

Н43 4
Д 9(257)3
Ф-43

Р. Ф. ТЕККЕР А. И. ОСИПОВА Т. Н. БЕЛЬСКАЯ

ФЕРГАНСКИЙ ЗАЛИВ ПАЛЕОГЕНОВОГО МОРЯ СРЕДНЕЙ АЗИИ

II

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

н434
29(257)/3
Ф43

Р. Ф. ГЕККЕР, А. И. ОСИПОВА,
Т. Н. БЕЛЬСКАЯ

ФЕРГАНСКИЙ ЗАЛИВ ПАЛЕОГЕНОВОГО МОРЯ СРЕДНЕЙ АЗИИ

ЕГО ИСТОРИЯ, ОСАДКИ, ФАУНА, ФЛОРА,
УСЛОВИЯ ИХ ОБИТАНИЯ И РАЗВИТИЕ

Книга 2



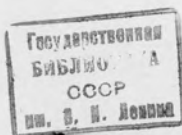
ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1962

Настоящая книга — продолжение монографии «Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развитие» — содержит часть IV монографии, преимущественно палеонтологического содержания.

В частях I—III, составляющих первую книгу, были рассмотрены вопросы истории изучения ферганского палеогена, его стратиграфия, фациальные комплексы, типы осадков, их происхождение и связанные с ними фауна и флора, палеогеография, история развития Ферганского залива в палеогеновую эпоху и распределение и смена в нем фауны и флоры. Там же помещено общее предисловие к работе. Список литературы и общие выводы даются в конце настоящей книги. Вторая книга монографии составлена А. И. Осиповой и Р. Ф. Геккером. Первым автором в главе 1 написаны разделы о фораминиферах и о брюхоногих и двустворчатых моллюсках (за исключением устриц), а также главы 2, 3, 4 и 5; вторым автором написаны разделы об устрицах и устричниках, о ракообразных и всех остальных группах морских животных.

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

Р. Л. МЕРКЛИН



22510



ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ

ФАУНА И ФЛОРА ФЕРГАНСКОГО ЗАЛИВА ПАЛЕОГЕНОВОГО МОРЯ, ИХ СОСТАВ, УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И РАЗВИТИЕ

Глава I

СОСТАВ, УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И РАЗВИТИЕ ОТДЕЛЬНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП ФАУНЫ И ФЛОРЫ

Судя по сохранившимся остаткам, в состав населения Ферганского палеогенового залива входили фораминиферы, радиолярии, сверлящие губки, шестилучевые кораллы, черви-трубкожилы, роющие и сверлящие черви, мшанки, двустворчатые и брюхоногие моллюски, иглокожие (морские ежи и офиуры), членистоногие (остракоды, баланусы, среднехвостые раки и крабы), рыбы (акулы, скаты и костистые), а также различные группы водорослей (сине-зеленые, диатомовые, багряные, сифонниковые, харовые и жгутиковые). Преобладали двустворчатые моллюски, из которых особенно характерными были устрицы (создававшие устричники); большое развитие имели брюхоногие моллюски, мелкие бентонные фораминиферы, остракоды и среднехвостые роющие раки; представители других групп животных были малочисленны. Особенно бедно были представлены типично морские группы животных: иглокожие, кораллы, радиолярии и планктонные фораминиферы. Головоногие моллюски, брахиоподы и нуммулиты в Ферганском заливе совершенно не жили. Общая обедненность фауны была свойственна заливу в течение всего времени его существования.

Рассмотрим фауну и флору Ферганского залива по систематическим группам и наиболее подробно остановимся на некоторых господствующих группах — фораминиферах, моллюсках и высших ракообразных.

В главе «Материалы и методика исследования» (см. кн. 1, стр. 14—17) отмечалось, что при изучении населения Ферганского залива мы стремились уточнить количественные отношения между различными представителями фауны, выявить донные комплексы и их распространение в различных зонах и частях залива.

Данные, приведенные при описании пород палеогена Ферганы (см. кн. 1, часть II), показывают, что, как правило, каждый тип осадков характеризуется определенным комплексом фауны. Комплексы, заключенные в осадках, различных по составу и происхождению, сильно отличаются друг от друга и, наоборот, большое сходство обнаруживают комплексы в разновозрастных, но фациально сходных осадках. Весьма существенно то, что в отложениях более глубоководных зон не обнаруживается сколько-нибудь значительной примеси форм, населявших мелководные участки. Это относится не только к макробентосу, но, как видно из данных Н. К. Быковой (1959), и к бентонным фораминиферам. В совокупности эти данные

позволяют считать, что в условиях Ферганского залива, где подвижность вод была значительно слабее, чем в открытом море, большого перемещения раковин не происходило, и комплекс форм, захороненных в том или ином типе осадка, в общем отражает состав бентоса, населявшего этот грунт (за исключением бесскелетных организмов). Приходится также учитывать возможность полного растворения известковых раковин, захороненных в бескарбонатных осадках, что имеет особенно большое значение для мелких фораминифер, но иногда заметно сказывается и на раковинах двустворчатых моллюсков (см. кн. 1, стр. 234, тип 37).

Н. К. Быкова (1953), основываясь на своих многолетних работах и на исследованиях других авторов, также пришла к заключению, что смешение остатков различных сообществ донных фораминифер происходило в ограниченных пределах и не охватывало биотопы, резко различные по своим экологическим условиям. Поэтому она считает, что комплексы фораминифер, обнаруживаемые в том или ином образце породы, в грубом приближении соответствуют естественным сообществам бентонных фораминифер.

При выяснении аналогичных вопросов для макрофауны имеется возможность использовать не только приведенные выше данные, но также основные черты экологии тех или иных групп животных и признаки, позволяющие оценить степень участия водной среды или другого фактора в создании данного скопления окаменелостей (сортировка остатков по размеру и весу, разрозненность или целостность раковин, сохранение деталей их скульптуры, ориентировка, окатанность, потертость, иссверленность другими организмами и др.). Это позволяет определить, имеем ли мы дело с остатками прижизненного сообщества организмов (т. е. с ископаемым биоценозом) или же со скоплением остатков организмов, только совместно погребенных (ископаемым танатоценозом).

Исходя из таких данных, Е. В. Ливеровская (1953) выделила ряд сообществ брюхоногих и двустворчатых моллюсков (исключая устриц). При этом ею принимались во внимание повторяемость совместного нахождения отдельных форм, их количественные отношения, различный экологический облик отдельных форм и их связь с определенными фациями. Названия сообществ даны по преобладающим формам, как это делается гидробиологами.

Следует отметить, что, как правило, остатки ползающих двустворчатых моллюсков, сохранившиеся в виде внутренних ядер раковин с обеими створками в связи, обычно лежат плашмя. Прижизненная ориентировка наблюдается очень редко. Так, например, в разрезе Камыш-Баши в сузакских глинах сизо-серого цвета встречены редко рассеянные ядра *Pectunculus*. Большинство их занимают в толще прижизненное положение, с замочным краем обращенным вверх. Это положение раковин в разрезе может быть установлено и по образцам, из него извлеченным, в тех случаях, когда макушечная область раковины была приплюснута от давления вышележащих слоев, — а такие экземпляры имеются.

Об ориентировке раковин биссусных форм (*Perna*) было сказано на стр. 175 книги 1 (см. также рис. 41, там же), а об ориентировке раковин устриц много говорится в соответствующих главах настоящей книги.

Из приведенных ниже описаний захоронений фауны видно, что явные танатоценозы (перемещенные остатки организмов, захороненные не на месте их обитания) в отложениях ферганского палеогена редки. К ним, несомненно, относятся захоронения клешней ракообразных (см. «клешневые концентраты», стр. 180), фосфатизированные ядра фауны в фосфоритовом горизонте в основании сумсарского яруса (горизонт *p*, стр. 172), скопления створок устриц, окатанных до состояния галек (см. стр. 67) или устричники-накаты, образованные сильно иссверленными, обломанными и вложенными друг в друга створками (см. стр. 53).

Рассмотрение других типов устричников показывает, что нахождение разобщенных створок раковин и обломков их не может служить безусловным показателем танатоценотического захоронения, так как длительно существовавшие поселения устриц находились в мелководной зоне, где при сильном волнении часть популяции погибала. Таким образом, мы приходим к выводу, что в большинстве случаев остатки организмов, заключенные в изученных тинах пород, отражают с большей или меньшей полнотой состав донных комплексов Ферганского залива.

1. ФОРАМИНИФЕРЫ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ФОРАМИНИФЕР В ПАЛЕОГЕНЕ ФЕРГАНСКОЙ ДЕПРЕССИИ

Мелкие фораминиферы являлись одной из основных групп фауны, населявших Ферганский залив¹. Начало их изучению было положено Н. Н. Субботиной, Н. К. Быковой и В. Г. Морозовой в 1935 г., но написанная ими работа не была опубликована. В дальнейшем изучением фораминифер палеогена Ферганы занималась Н. К. Быкова (1939) и Н. Е. Минакова (1948а, 1948б). Н. К. Быкова продолжила свои исследования в 1947 г., причем ею обрабатывались и наши сборы из отложений, начиная с сузакского и кончая ристанским ярусами (Быкова, 1951, 1953б, 1959)². Материал по верхним ярусам остался не обработанным. Этот пробел восполняется работой Н. Е. Минаковой (1953), изучившей фораминифер ханабадского и сумсарского ярусов.

В таблице 1 сведены данные Н. К. Быковой и Н. Е. Минаковой о распространении фораминифер по ярусам и горизонтам ферганского палеогена. При рассмотрении ее следует иметь в виду, что методика, применяемая при изучении фораминифер мезокайнозоя, позволяет изучать только фораминифер, заключенных в рыхлых или слабо сцементированных породах; поэтому из толщ, сложенных в основном карбонатными породами (Szk₂, Al₂, Trk₂, Rst₁), фораминиферы почти не изучались. Из таблицы видно, что в отложениях бухарского яруса обнаружены только немногочисленные милиолиды. В нижней части сузакского яруса найдены преимущественно фораминиферы с песчанистой раковиной (*Haplophragmoides laciniosus* N. Bykova, *Recurvoides? gracilis* N. Bykova, *Glomospira diffundens* Cushman et Renz, *Ammomarginulina macrospira* N. Bykova и др.), формы же с известковой раковиной обнаружены в значительно меньшем количестве — спорадически присутствуют (иногда в довольно большом числе экземпляров) *Cibicides succedens* Brotzen и *C. rigidus* N. Bykova, реже *Anomalina umbilicata* (Brotzen), *Nonionella ovata* Brotzen, *Pseudoparrella* aff. *granulosa* (N. Bykova) и некоторые другие. В среднесузакских отложениях большим распространением пользуются милиолиды, а песчанистые формы найдены в немногих местонахождениях. В лагунных осадках позднесузакского времени фораминиферы вообще не обнаружены.

Отложения алайского и туркестанского ярусов характеризуются комплексом известковых фораминифер, представленных небольшим

¹ Находка крупной фораминиферы, возможно *Nummulites variolaris* Sow., была однажды отмечена в Гульче. Ближайшая точка, где (в алайском ярусе) был найден обломок крупной фораминиферы, сходной с *Assilina*, — это Иркештам, на границе СССР и Кашгарии (Böhm, 1903). Эти данные требуют проверки.

² Напомним, что в работах Н. К. Быковой (1951, 1953б) граница между сузакским и алайским ярусами проводится согласно со взглядами С. Н. Симанова (1952). Соответственно этому отложения, относимые нами к среднесузакским (Szk₂), Н. К. Быковой относятся к горизонту Al₁, верхнесузакские отложения индексируются как толща Al₂, нижнеалайские отложения (Al₁ в понимании О. С. Вялова и нашего) причисляются к толще Al₃, а верхнеалайские отложения, в которых нами выделены горизонты Al₂¹, Al₂² и Al₂³, отнесены к толще Al₄.

Распределение фораминифер по ярусам и горизонтам *

Название	Beh	Szk		Al		Trk			Rst		Isph	Khn	Sms
		Szk ₁	Szk ₂	Al ₁	Al ₂	Trk ₁	Trk ₂	Trk ₃	Rst ₁	Rst ₂			
Фораминиферы с агглютированными, кремневыми и псев- дохитиновыми раковинами													
Сем. Stegaminidae													
<i>Psammospaera</i> sp. . . .		ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Saccaminidae													
<i>Protonina difflugiformis</i> (H. B. Brady)	—	нр	нр	—	—	—	—	—	—	—	—	—	нр
<i>Saccamina</i> sp.	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Reophacidae													
<i>Reophax suzakensis</i> N. Bykova	—	р	р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Reophax</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	нр	—
Сем. Ammodiscidae													
<i>Lituotuba</i> sp.	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Glomospira diffundens</i> Cushman et Renz	—	нр	мм	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Glomospira abnormis</i> N. Bykova	—	—	—	—	—	—	—	р	—	—	—	—	—
<i>Ammodiscus</i> ex gr. <i>incertus</i> (Orb.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	нр	нр
<i>Ammodiscus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	нр	—	нр	—	—	—
Сем. Lituolidae													
<i>Trochaminoides</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед	—	—	—
<i>Haplophragmoides laciniosus</i> N. Bykova	—	нр	мм	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Haplophragmoides irregularis</i> N. Bykova	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Haplophragmoides nanus</i> Rumjanzeva (in litt.)	—	р	р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Haplophragmoides seravshanensis</i> N. Bykova	—	—	—	—	—	—	—	ед	—	—	—	—	—
<i>Haplophragmoides</i> ex gr. <i>canariensis</i> (Orb.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	нр
<i>Haplophragmoides</i> ex gr. <i>emaciatum</i> (H. B. Brady).	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	нр
<i>Haplophragmoides</i> sp.	—	р	—	р	—	р	—	мм	—	р	р	р	—
<i>Recurvirostra</i> (?) <i>gracilis</i> N. Bykova	—	М	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alveolophragmium?</i> <i>planum</i> N. Bykova	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед	—
<i>Ammobaculites</i> sp.	—	р	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* Обозначения для количественной характеристики: М (много) — для форм многочисленных и широко распространенных; мм (местами много) — для многочисленных, но локально распространенных форм; р (редки) — для форм, встречающихся в небольшом количестве экземпляров в немногих пунктах; ед (единичны) — для форм, найденных в виде единичных экземпляров в редких пунктах. В случаях, когда количественная характеристика не могла быть дана, присутствие форм отмечается знаком +.

В «Основах палеонтологии» (1959) представители среднеазиатских *Elphidium* отнесены к роду *Cibicides*. *Caucasina* aff. *schischkinskiae* (Samoilova), определенная Н. К. Быковой (1953б) из сюзакского яруса Северной Ферганы, рассматривается теперь ею как новый вид — *Caucasina suzakensis*; *Pseudoparrella* aff. *granulosa* (N. Bykova) отнесена к роду *Asterigerina*, а *Cibicides vialovi* N. Bykova отнесен к роду *Anomalina*.

Таблица 1 (продолжение)

Название	Bch	Szk		Al		Trk			Rst		Isph	Fkh	Sms
		Szk ₁	Szk ₂	Al ₁	Al ₂	Trk ₁	Trk ₂	Trk ₃	Rst ₁	Rst ₂			
<i>Ammoscalaria pseudoe-</i> <i>pansa</i> (N. Bykova)	—	—	MM	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ammoscalaria</i> aff. <i>mid-</i> <i>wayensis</i> (Plummer)	—	—	HP	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ammomarginulina mac-</i> <i>rospira</i> N. Bykova	—	—	MM	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ammomarginulina</i> ex gr. <i>ensis</i> Wiesner	—	—	MM	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ammomarginulina</i> sp.?	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Textulariidae													
<i>Spiroplectammina tuae-</i> <i>vi</i> (Morozova). . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р	р
<i>Spiroplectammina</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	HP	—
<i>Textularia?</i> <i>shorsuensis</i> N. Bykova	—	—	—	—	—	—	—	ед	—	—	—	—	—
<i>Textularia</i> sp.	—	—	—	—	—	ед	—	ед	—	—	—	—	—
Сем. Verneuilinidae													
<i>Gaudryina kurusaiensis</i> N. Bykova	—	р	р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gaudryina ossipovae</i> N. Bykova	—	р	р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gaudryina</i> aff. <i>ossipovae</i> N. Bykova	—	р	MM	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gaudryina superturke-</i> <i>stanica</i> N. Bykova	—	—	—	—	—	—	—	HP	—	р	—	—	—
<i>Gaudryina gracilis</i> Cush-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
man et Laiming	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gaudryina</i> aff. <i>cubana</i> Cushman et Bermu-	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р
dez	—	ед	—	—	—	—	—	ед	—	ед	—	—	—
<i>Gaudryina</i> pl. sp.	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Verneuilina</i> sp.	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Siliciniidae													
<i>Miliammina vexativa</i> N. Bykova	—	HP	HP	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Miliammina</i> ex gr. <i>fusca</i> H. B. Brady	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Miliammina</i> sp.	—	HP	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Trochamminidae													
<i>Trochammina suljukten-</i> <i>sis</i> N. Bykova	—	—	HP	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trochammina ispharensis</i> N. Bykova	—	MM	р	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trochammina</i> ex gr. <i>tea-</i> <i>si</i> Cushman et Elli-	—	MM	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед	—
sor.	—	MM	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trochammina</i> aff. <i>dia-</i> <i>gonis</i> (Carsey)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	MM	—
<i>Trochammina</i> pl. sp. . .	—	MM	—	—	—	—	—	р	—	—	—	—	—
Фораминиферы													
с известковой раковиной													
Сем. Miliolidae													
<i>Miliolina</i> ex gr. <i>semi-</i> <i>nula</i> (Linné)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	HP	р
<i>Miliolina</i> sp. № 1 N. Bykova	—	—	—	MM	—	ед	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Название	Bch	Szk		Al		Trk			Rst		Isph	Kln	Sms
		Szk ₁	Szk ₂	Al ₁	Al ₂	Trk ₁	Trk ₂	Trk ₃	Rst ₁	Rst ₂			
<i>Miliolina</i> sp. № 2 N.													
Bykova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	нр	—
<i>Miliolina</i> sp. № 3 N.													
Bykova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	р
<i>Miliolina</i> pl. sp.	—	р	—	нр	—	—	—	—	—	—	—	нр	нр
<i>Quinqueloculina</i> sp.	—	—	—	р	мм	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Triloculina</i> sp.	—	—	—	—	мм	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spiroloculina</i> sp.	—	—	—	—	мм	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Miliolidae</i>	нр	—	М	нр	мм	нр	М	—	нр	ед	—	нр	нр
Сем. Ophtalmidiidae													
<i>Cornuspira</i> sp.	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Lagenidae													
Подсем. Nodosariinae													
<i>Robulus arcuato-striatus</i> (Hantken) var. <i>caroliniana</i> Cushman	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р
<i>Robulus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед	—
<i>Marginulina</i> (?) sp.	—	—	—	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—
<i>Dentalina capitata</i> (Boll).	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р
<i>Dentalina</i> sp.	—	—	—	ед	—	ед	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cristellaria sinticuensis</i> (Nakamura)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	—
<i>Cristellaria articulata</i> Reuss	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед
<i>Cristellaria</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	+
<i>Nodosaria ex gr. ludwigi</i> Reuss var. <i>Andreae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед
<i>Nodosaria</i> sp.	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Подсем. Lageninae													
<i>Lagena striata</i> Orb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р
<i>Lagena tenuis</i> (Bornemann)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	нр
Сем. Polymorphinidae													
<i>Globulina inaequalis</i> Reuss	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	мм
<i>Globulina gibba</i> Orb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	мм
<i>Globulina minuta</i> (Roemer)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	нр	нр
<i>Globulina rotundata</i> Bornemann	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Guttulina austriaca</i> Orb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р	р
<i>Guttulina roemeri</i> (Reuss)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р	р
<i>Guttulina praelonga</i> (Egger)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Guttulina regularis</i> (Orb.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Polymorphina caudata</i> Suzin	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р
<i>Polymorphina</i> sp.	—	ед	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudopolymorphina dollfussi</i> Cushman et Ozawa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р	—
<i>Pseudopolymorphina</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	м	+
<i>Polymorphinidae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Название	Beh	Szk		Al		Trk			Rst		Isp	Khn	Sms
		Szk ₁	Szk ₂	Al ₁	Al ₂	Trk ₁	Trk ₂	Trk ₃	Rst ₁	Rst ₂			
Сем. Nonionidae													
<i>Nonion laeve</i> (Orb.)	—	p	—	M	M	M	—	p	M	p	—	—	—
<i>Nonion laeve</i> (Orb.) var. <i>granulosa</i> Morozova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	M	M
<i>Nonion laeve</i> (Orb.) var.	—	—	—	M	—	M	—	np	np	np	—	M	p
<i>Nonion ex gr. laeve</i> (Orb.)	—	—	—	M	M	M	—	—	np	np	—	M	np
<i>Nonion umbilicatus</i> (Montagu)	—	p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	p
<i>Nonion usbekistanense</i> N. Bykova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	p	ед
<i>Nonion</i> sp.	—	p	—	M	M	—	—	—	M	—	—	—	—
<i>Nonionella ovata</i> Brotzen	—	np	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nonionella ex gr. turgida</i> (Will.)	—	—	p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nonionella ispharensis</i> (N. Bykova)	—	—	p	np	np	np	—	—	—	—	—	ед	—
<i>Nonionella ex gr. ispharensis</i> (N. Bykova)	—	p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nonionella jacksonensis</i> Cushman	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	p	np
<i>Nonionella</i> sp.	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Elphidium rishtanicum</i> N. Bykova	—	—	—	—	—	—	—	—	M	M	—	p	p
<i>Elphidium ferganense</i> N. Bykova	—	—	—	M	np	mm	—	p	—	—	—	—	—
<i>Elphidium</i> sp.	—	—	—	—	M	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Heterohelicidae													
<i>Bolivinopsis</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	p	p
<i>Gümbelina</i> sp.	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Buliminidae													
Подсем. Turrilinae													
<i>Turrilina</i> aff. <i>alsatica</i> Andreae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	mm	—
<i>Buliminella ex gr. pulchra</i> Terq.	—	—	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—	—
<i>Buliminella</i> sp.	—	—	—	—	—	ед	—	—	—	ед	—	—	—
Подсем. Bulimininae													
<i>Bulimina usbekistanensis</i> N. Bykova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед	—	—	—
<i>Bulimina parvula</i> Minakova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Bulimina</i> pl. sp.	—	ед	—	ед	—	ед	—	—	ед	—	—	—	—
<i>Neobulimina elongata</i> (Orb.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед	—	mm	—
<i>Neobulimina</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	np	—
<i>Caucasina</i> aff. <i>schischinskiae</i> (Samoilova)	—	mm	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Entosolenia</i> sp.	—	—	—	ед	—	ед	—	—	—	—	—	—	—
Подсем. Virgulinae													
<i>Virgulina schreiberziana</i> Czjzek	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед	—	mm	ед
<i>Virgulina ex gr. dibolensis</i> Cushman et Applin	—	—	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—	—
<i>Virgulina</i> sp.	—	ед	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bolivina</i> aff. <i>pseudonobilis</i> N. Bykova	—	—	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Название	Bch	Szk		Al		Trk			Rst		Isph	Khn	Sms
		Szk ₁	Szk ₂	Al ₁	Al ₂	Trk ₁	Trk ₂	Trk ₃	Rst ₁	Rst ₂			
<i>Bolivina</i> ex gr. <i>pseudonobilis</i> N. Bykova	—	—	—	ед	—	ед	—	ед	—	—	—	—	—
<i>Bolivina</i> aff. <i>ouachitensis</i> Howe et Wallace	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	нр
<i>Bolivina</i> <i>beyrichi</i> Reuss	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	нр
<i>Bolivina</i> ex gr. <i>nobilis</i> Hantken	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	нр
<i>Bolivina</i> <i>bellatula</i> Minakova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р	р
<i>Bolivina</i> sp.	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	ед	—	ед	ед
<i>Hopkinsina</i> aff. <i>danvillensis</i> Howe et Wallace	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Подсем. <i>Uvigerininae</i>													
<i>Uvigerina</i> sp.	—	—	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	ед	—
<i>Angulogerina</i> <i>angulosa</i> (Will.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед	ед
<i>Buliminidae</i>	—	—	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—	—
Сем. <i>Rotaliidae</i>													
Подсем. <i>Rotaliinae</i>													
<i>Rotalia</i> <i>alaica</i> N. Bykova	—	—	—	М	М	р	—	ед	—	—	—	—	—
<i>Rotalia</i> <i>heckeri</i> N. Bykova	—	—	—	мм	—	р	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rotalia</i> <i>iljini</i> N. Bykova	—	—	—	нр	нр	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rotalia</i> ex gr. <i>iljini</i> N. Bykova	—	—	—	нр	нр	мм	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rotalia</i> <i>variolata</i> Balakhm.	—	—	—	—	—	мм	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rotalia</i> sp.	—	—	—	М	+	—	—	—	—	—	—	р	р
Подсем. <i>Spirillininae</i>													
<i>Spirillina</i> sp.	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Подсем. <i>Discorbisinae</i>													
<i>Discorbis</i> <i>ferganensis</i> N. Bykova	—	ед	—	мм	нр	М	—	ед	нр	ед	—	ед	ед
<i>Discorbis</i> <i>ferganensis</i> N. Bykova var.	—	—	—	—	—	М	—	—	—	—	—	—	—
<i>Discorbis</i> pl. sp.	—	—	р	нр	нр	нр	—	—	—	—	—	нр	нр
<i>Gyroidina</i> sp.	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Подсем. <i>Baggininae</i>													
<i>Baggina</i> <i>valvulinariaformis</i> N. Bykova	—	—	—	—	—	ед	—	нр	—	мм	—	нр	нр
<i>Baggina</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. <i>Amphisteginidae</i>													
<i>Asterigerina</i> <i>asiatica</i> Minakova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	р	—	—	—
<i>Asterigerina</i> <i>lucida</i> Minakova	—	—	—	—	—	—	—	—	нр	нр	—	нр	нр
<i>Asterigerina</i> (?) sp.	—	—	—	—	—	р	—	—	—	р	—	—	—
Сем. <i>Cassidulinidae</i>													
<i>Alabamina</i> <i>danvillensis</i> (Howe et Wallace)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	мм	—
<i>Pseudoparrella</i> aff. <i>granulosa</i> (N. Bykova)	—	мм	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1 (окончание)

Название	Beh	Szk		Al		Trk			Rst		Isph	Khn	Sms
		Szk ₁	Szk ₂	Al ₁	Al ₂	Trk ₁	Trk ₂	Trk ₃	Rst ₁	Rst ₂			
Сем. Globigerinidae													
<i>Globigerina triloculinoi-</i> <i>des Plummer</i>	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Globigerina danvillensis</i> Howe et Wallace	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	M	—
<i>Globigerina ex gr. bul-</i> <i>loides Orb.</i>	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Globigerina tarchanensis</i> Subb. et Chutz. var. <i>subtarchanica</i> Miña- kova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	p	—
<i>Globigerina pl. sp.</i> . . .	—	ед	—	ед	—	ед	—	—	—	ед	—	np	p
<i>Globigerinella sp.</i>	—	—	—	—	—	ед	—	ед	—	—	—	—	—
Сем. Globorotaliidae													
<i>Globorotalia (?) sp.</i> . . .	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Anomalinidae													
Подсем. Anomaliniinae													
<i>Anomalina umbilicata</i> (Brotzen)	—	np	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anomalina ex gr. wein-</i> <i>kauffi</i> (Reuss)	—	p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anomalina sp. [A. ex gr.</i> <i>scorbiculata</i> Schwa- ger— <i>A. ex gr. umbi-</i> <i>licata</i> (Brotzen)] . . .	—	mm	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anomalina ex gr. acuta</i> Plummer	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	mm	—
<i>Anomalina sp.</i>	—	—	—	—	—	ед	—	ед	—	—	—	—	—
<i>Planulina sp.</i>	—	—	—	p	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Подсем. Cibicidinae													
<i>Cibicides infrafergani-</i> <i>cus N. Bykova</i>	—	—	—	M	+	M	—	ед	—	—	—	—	—
<i>Cibicides artemi N. By-</i> <i>kova</i>	—	—	—	p	—	M	—	ед	—	—	—	—	—
<i>Cibicides succedens Brot-</i> <i>zen</i>	—	p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cibicides rigidus N. By-</i> <i>kova</i>	—	p	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cibicides lobatulus</i> (Wal- ker et Jacob)	—	—	—	—	—	ед	—	—	—	—	—	—	np
<i>Cibicides dubius N. By-</i> <i>kova</i>	—	—	—	ед	—	ед	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cibicides vialovi N. By-</i> <i>kova</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	M	M	—	—	—
<i>Cibicides macrurus N.</i> <i>Bykova</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	mm
<i>Cibicides sumsarensis N.</i> <i>Bykova</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	np
<i>Cibicides khababadensis</i> Mjasnikova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	M
<i>Cibicides subbotinae N.</i> <i>Bykova</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	np
<i>Cibicides subbotinae N.</i> <i>Bykova var. sum-</i> <i>sarensis</i> Minakova	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	M
<i>Cibicides mundus N. By-</i> <i>kova</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	ед	—	mm	M
<i>Cibicides scabiosus Mina-</i> <i>kova</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Cibicides pl. sp.</i>	—	mm	p	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+

количеством видов, обычно присутствующих в большом числе экземпляров — *Nonion laeve* Orb., *Elphidium ferganense* N. Bykova, *Cibicides infraferganicus* N. Bykova, *C. artemi* N. Bykova, *Discorbis ferganensis* N. Bykova, *Rotalia alaica* N. Bykova, *R. iljini* N. Bykova, Miliolidae и др. Для позднетуркестанского времени вновь отмечается появление форм с песчанистой раковиной (*Haplophragmoides* sp., *Glomospira abnormis* N. Bykova, *Ammodiscus* sp. и др.).

В риптанском ярусе комплекс заметно меняется: исчезают некоторые виды — *Elphidium ferganense* N. Bykova, *Cibicides* ex gr. *lobatulus*, представители рода *Rotalia*, и появляются новые виды — *Elphidium rischtanicum* N. Bykova, *Cibicides vialovi* N. Bykova. Песчанистые формы (*Haplophragmoides* sp., *Gaudryina* sp.) имеют небольшое развитие в основном в самых верхних слоях риптанского яруса, где виды с известковой раковиной исчезают.

В отложениях исфаринского яруса до недавнего времени были обнаружены только редкие фораминиферы с агглютинированной раковиной¹. Считалось, что микрофауны исфаринского и ханабадского ярусов резко различны, что для исфаринского яруса характерны радиолярии при отсутствии фораминифер, тогда как ханабадский ярус отличается богатой фауной фораминифер. Однако такое различие является в значительной мере фаціальным, так как радиолярии связаны с определенным типом осадков (тип 37), который был распространен преимущественно в исфаринский век в Южной Фергане. Одновременно в Северной Фергане (Чарвак и другие разрезы), в условиях большего мелководья, радиолярии отсутствовали, а существовали фораминиферы с агглютинированной раковиной. Среди них Н. К. Быковой обнаружены формы, сходные с распространенными в Кызыл-Кумах. В Южной Фергане Н. К. Быковой найдены известковые фораминиферы *Caucasina*. Радиолярии обнаружены позднее и в нижней части ханабадского яруса в тонких глинах (тип 38), фаціально близких к кремнистым осадкам исфаринского яруса. Из фораминифер в этой части разреза присутствуют почти исключительно формы с агглютинированной раковиной [*Reophae* sp., *Ammodiscus* ex gr. *incertus* (Orb.), *Haplophragmoides* ex gr. *canariensis* (Orb.), *H.* ex gr. *emaciatulus* (H. B. Brady), *Recurvoides* (?) *gracilis* N. Bykova, *Spiroplectamina* sp.]. Во вторую половину ханабадского века в Ферганском бассейне существовали многочисленные фораминиферы с известковой раковиной, среди которых, по данным Н. Е. Минаковой (1948а, 1948б), преобладали *Cibicides mundus* N. Bykova, значительно реже встречались представители семейств Nonionidae [*Nonion laeve* (Orb.) var. *granulosa* Morozova, *N.* ex gr. *laeve* (Orb.)] и Polymorphinidae [*Globulina inaequalis* Reuss, *Gl. gibba* Orb., *Gl. minuta* (Roemer), *Guttulina austriaca* Orb., *G. roemeri* (Reuss), *Pseudopolymorphina dolfussi* Cushman et Ozawa], местами были обильны Miliolidae. Почти все перечисленные виды перешли в лежащий выше сумсарский ярус.

В сумсарском ярусе фораминиферы наиболее обильны в нижней части малиновых глин. Здесь имеются как песчанистые [*Proteonina difflugiformis* (H. B. Brady), *Ammodiscus* ex gr. *incertus* (Orb.), *Spiroplectamina tuaevi* Morozova, *Gaudryina* aff. *cubana* Cushman et Bermudez], так и известковые формы. Среди последних в большом количестве встречается *Cibicides mundus*, перешедший из ханабадского яруса, но руководящими формами являются *Cibicides subbotinae* N. Bykova и, возможно, *C. macrurus* N. Bykova и *C. scabiosus* Минакова. Все остальные виды, найденные в сумсарском ярусе, являются эндемичными формами или имеют широкое стратиграфическое распространение [*Dentalina capitata* (Boll), *Cristellaria*

¹ Как указывает Н. Е. Минакова (1948б), отсутствие известковых фораминифер и остракод, вероятно, связано с растворением раковин после захоронения.

articulata Reuss, *Lagena striata* Orb., *L. tenuis* (Bornemann), *Globulina inaequalis* Reuss, *Gl. gibba* Orb., *Gl. minuta* (Roemer), *Gl. rotundata* Bornemann, *Guttulina austriaca* Orb., *G. roemeri* (Reuss), *G. praelonga* (Egger), *G. regularis* (Orb.), *Polymorphina caudata* Suzin, *Nonion laeve* (Orb.) var. *granulosa* Morozova, *N. ex gr. laeve* (Orb.), *N. umbilicatus* (Montagu), *N. usbekistanense* N. Bykova, *Nonionella jacksonensis* Cushman, *Elphidium rischtanicum* N. Bykova, *Virgulina schreiberiana* Czjzek, *Bolivina* aff. *ouachitensis* Howe et Wallace, *Bolivina* ex gr. *nobilis* Hantken, *Angulogerina angulosa* Will., *Discorbis ferganensis* N. Bykova, *Asterigerina lucida* Minakova, *Globigerina* sp., *Cibicides lobatulus* (Walker et Jacob), *C. praecursorius* (Schwager), *C. khanabadensis* Mjasnikova]. Н. Е. Минакова (19486) пишет, что по мере продвижения вверх по разрезу состав фауны все более и более обедняется: сильно сокращается количество видов и особей. В верхней части отложений сумсарского яруса в прослоях красных и малиновых песчаников присутствуют следующие виды: *Miliolina* sp., *Asterigerina lucida* Minakova, *Globigerina* sp., *Cibicides mundus* N. Bykova и *C. subbotinae* N. Bykova var. *sumsarensis* Minakova. Иногда эти виды представлены карликовыми формами. По-видимому, изменение фаунистического состава и измельчение форм связано с прогрессирующим опреснением Ферганского залива палеогенового моря Средней Азии во вторую половину сумсарского века.

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ФОРАМИНИФЕР В ФЕРГАНСКОМ ЗАЛИВЕ

Сузакский век (Szk)

Некоторые условия существования фораминифер, обитавших в Ферганском заливе, были указаны уже в работе Н. Н. Субботиной, Н. К. Быковой и В. Г. Морозовой (1935) на основании сравнения родового состава изученных фораминифер с живущими ныне формами. Было установлено, что в Ферганском заливе наибольшим распространением пользовались роды *Cibicides*, *Nonion*, *Elphidium*¹, затем *Discorbis*, *Nonionella*, *Rotalia*, а также *Miliolidae*. Современные представители этих фораминифер обитают в мелких и теплых водах морей, имеющих нормальную соленость.

В более поздней работе Н. К. Быкова (1939) пришла к сходным выводам в отношении фораминифер, существовавших в алайском, туркестанском, риштанском, ханабадском и сумсарском ярусах, но отметила, что в сузакском ярусе (Кызыл-Курган) обнаружена ассоциация, состоящая главным образом из видов с песчанистой раковиной. Обсуждая условия существования этого комплекса, Н. К. Быкова писала: «В современных морях ассоциации фораминифер, состоящие, главным образом, из песчанистых раковин, из таких родов, как *Protonina*, *Reophax*, *Trochammina*, *Alveolophragmium*, и из известковых фораминифер *Nonionella*, обычно развиваются в условиях пониженных температур: в мелких водах (литеральной зоне) холодных морей (арктических) и на больших глубинах. Литологический состав изучаемых отложений исключает возможность предположения об их глубоководности, с другой стороны, наличие гипсов в толще сузакского яруса говорит скорее в пользу теплого климата.

Не делая здесь каких-либо выводов о температурных условиях бассейна в сузакское время, — выводов, которые нуждаются в накоплении большего фактического материала, мы только отметим, что развитие рассмотренной нами микрофауны указывает на существование каких-то

¹ В последней статье Н. К. Быковой (1959) виды *Elphidium* из алайского и туркестанского ярусов отнесены к роду *Cribronion*.

особых физико-химических условий бассейна в сузакское время, отличающихся от условий, которые существовали на протяжении остальной части палеогеновой эпохи» (1939, стр. 9).

Н. К. Быковой (1939) в лежащих выше отложениях виды с песчанистой раковиной не были обнаружены, но вскоре Н. Е. Минакова (1941, 1948а, 1948б) нашла комплекс песчанистых фораминифер в ханабадском ярусе в Чулях, а затем и в Фергане. Немногочисленные, плохо сохранившиеся песчанистые фораминиферы были обнаружены ею в риштанском, исфаринском и сумсарском ярусах Ферганы. Н. Е. Минакова пришла к заключению, что «литологический состав отложений сузакского и ханабадского ярусов и вся геологическая история Ферганы и Приташкентского района не позволяют сделать вывод о их глубоководности. Также мало вероятно и проникновение холодных вод. Таким образом, причины распространения видов с песчаной раковиной пока остаются не выясненными» (Минакова, 1948а, стр. 92). В работе этого же года Н. Е. Минакова (1948б), на основании анализа состава комплексов фораминифер и их распределения по заливу, впервые высказала предположение о повышении солености вод Ферганского залива в риштанский век и об опреснении залива в конце сумсарского века.

При последующем изучении Н. К. Быкова (1951) обнаружила присутствие песчанистых фораминифер также в нижней части алайского яруса, в туркестанском и риштанском ярусах. Наиболее детально Н. К. Быковой были изучены фораминиферы сузакского яруса (рис. 1, а—и, рис. 2, а, б), обнаруженные в разрезах Сулюкта, Джиль-Булак (он же Бужум), Исфара, Камыш-Баши, Кан, Абшир-Сай, Кызыл-Курган, Караункур, Сурхи, Красная гора (или гора Айляма), Шайдап Аштский. Списки фауны из этих местонахождений и характеристика комплексов приведены в работе Н. К. Быковой (1953б). Нами они рассмотрены при характеристике распределения фораминифер в Ферганском заливе в ранне- и средне-сузакское время (см. кн. 1, стр. 270, 276).

Изучение песчанистых фораминифер, преобладающих в отложениях сузакского яруса, привело Н. К. Быкову к выводу о том, что «ферганская фауна сузакского времени представляла собой холодноводный тип фауны или, во всяком случае, имела бореальное происхождение» (Быкова, 1953б, стр. 258). Холодноводные условия, по мнению Н. К. Быковой, существовали также в позднетуркестанское время (отвечающее, по ее данным, времени отложения толщи с *Lyrolepis caucasica* на Северном Кавказе) и в исфаринский век (Быкова, 1951, стр. 297; 1956, стр. 145, 149). Кроме того, Н. К. Быкова (1953б, стр. 261) указала на возможную связь некоторых комплексов песчанистых фораминифер с зоной морской растительности, где отложения обогащены органическим веществом.

Прежде чем перейти к рассмотрению вопроса о распространении комплексов песчанистых фораминифер и связи их с теми или иными условиями обитания в Ферганском заливе, отметим, что комплексы, состоящие почти из одних только песчанистых фораминифер, известны из разных горизонтов мела и нижнетретичных отложений Средней Азии, Кызыл-Кумов, Кавказа, Эмбенской области, Поволжья и из миоцена Сахалина (Субботина, 1947, стр. 43). Нередко эти разновозрастные комплексы обнаруживают значительное сходство по родовому, а иногда и по видовому составу с фораминиферами, населяющими холодноводные области современных океанов. Однако, как справедливо отмечает Н. Н. Субботина (1947), было бы ошибочно во всех случаях без исключения на основании находок в ископаемом состоянии одних только песчанистых фораминифер параллелизовать их с ассоциациями современных бассейнов, так как зачастую ископаемая ассоциация может оказаться только остатком более полной ассоциации, в которой присутствовали и виды с известковой раковиной, при последующих процессах растворенной или разрушенной.

Действием такого «физико-химического отбора» Н. Б. Вассоевич (1951, стр. 157) объясняет отсутствие известковых раковин и наличие одних только фораминифер с агглютинированной раковиной в определенных частях флишевых ритмов мелового возраста.

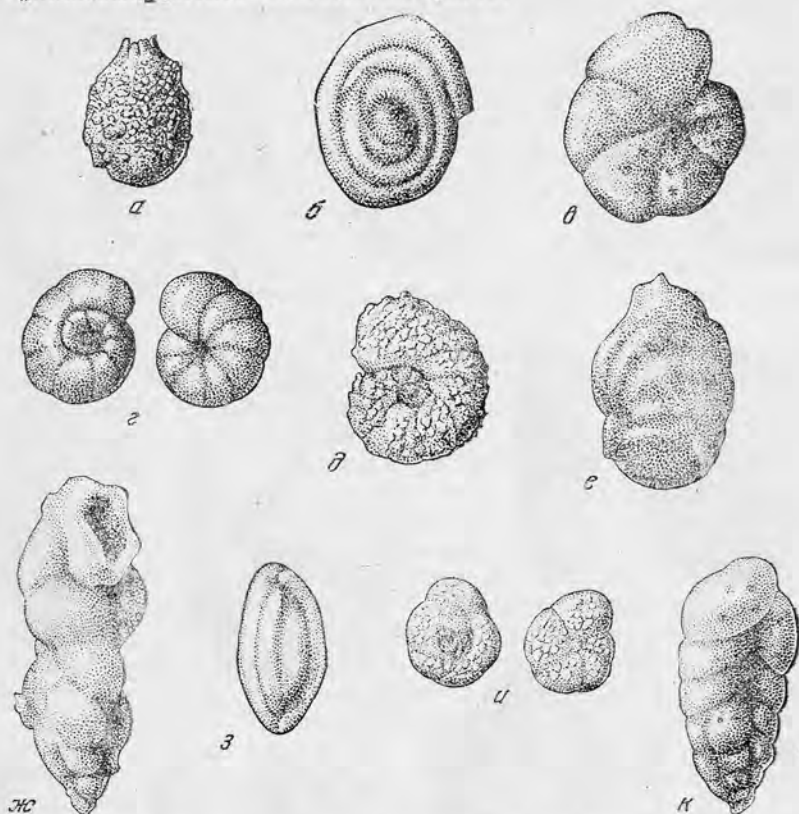


Рис. 1. Фораминиферы с песчанистыми раковинами
(по Н. К. Быковой, 1953б, 1959).

а — *Protonina difflugiformis* (Н. В. Brady), Кызыл-Курган, сузакский ярус, увел. 57; б — *Glomospira diffundens* Cushman et Renz, Сулюкта (западный разрез), верхняя часть сузакского яруса, увел. 78; в — *Haplophragmoides irregularis* N. Вукова, Абшир-Сай, сузакский ярус, увел. 76; г — *Recurvoides gracilis* N. Вукова, отсюда же, увел. 64; д — *Ammonia marginulina macrospira* N. Вукова, Сулюкта (западный разрез), верхняя часть сузакского яруса, увел. 78; е — *Ammonia pseudoeurypa* (N. Вукова), отсюда же, увел. 75; ж — *Gaudryina ossipovi* N. Вукова, Кан, нижняя часть сузакского яруса, увел. 75; з — *Miliammina vexatilis* N. Вукова, Сулюкта (западный разрез), верхняя часть сузакского яруса, увел. 64; и — *Trochammina ishpharensis* N. Вукова, Песфара около Ханбаба, нижняя часть сузакского яруса, увел. 78; и — *Gaudryina superturkestanica* var. *superturkestanica* N. Вукова, Сулюкта (восточный разрез), верхняя часть туркестанского яруса, увел. 64

Несомненно, физико-химический отбор проявлялся и при захоронении скелетных остатков в бескарбонатных осадках ферганского палеогена, о чем свидетельствует то, что многие фораминиферы с известковой раковиной сохранились в виде глинистых или ожелезненных ядер. Однако фораминиферы с песчаной раковиной в значительном количестве находятся также и в сильно карбонатных глинах сузакского яруса (см. кн. 1, стр. 187, тип 14б), но отсутствуют в карбонатных глинах и мергелях из других ярусов. Если бы комплекс песчаных фораминифер был только тафономически отобранным остатком сообщества, состоявшего из видов с песчаной и известковой раковиной, мы полные такие сообщества

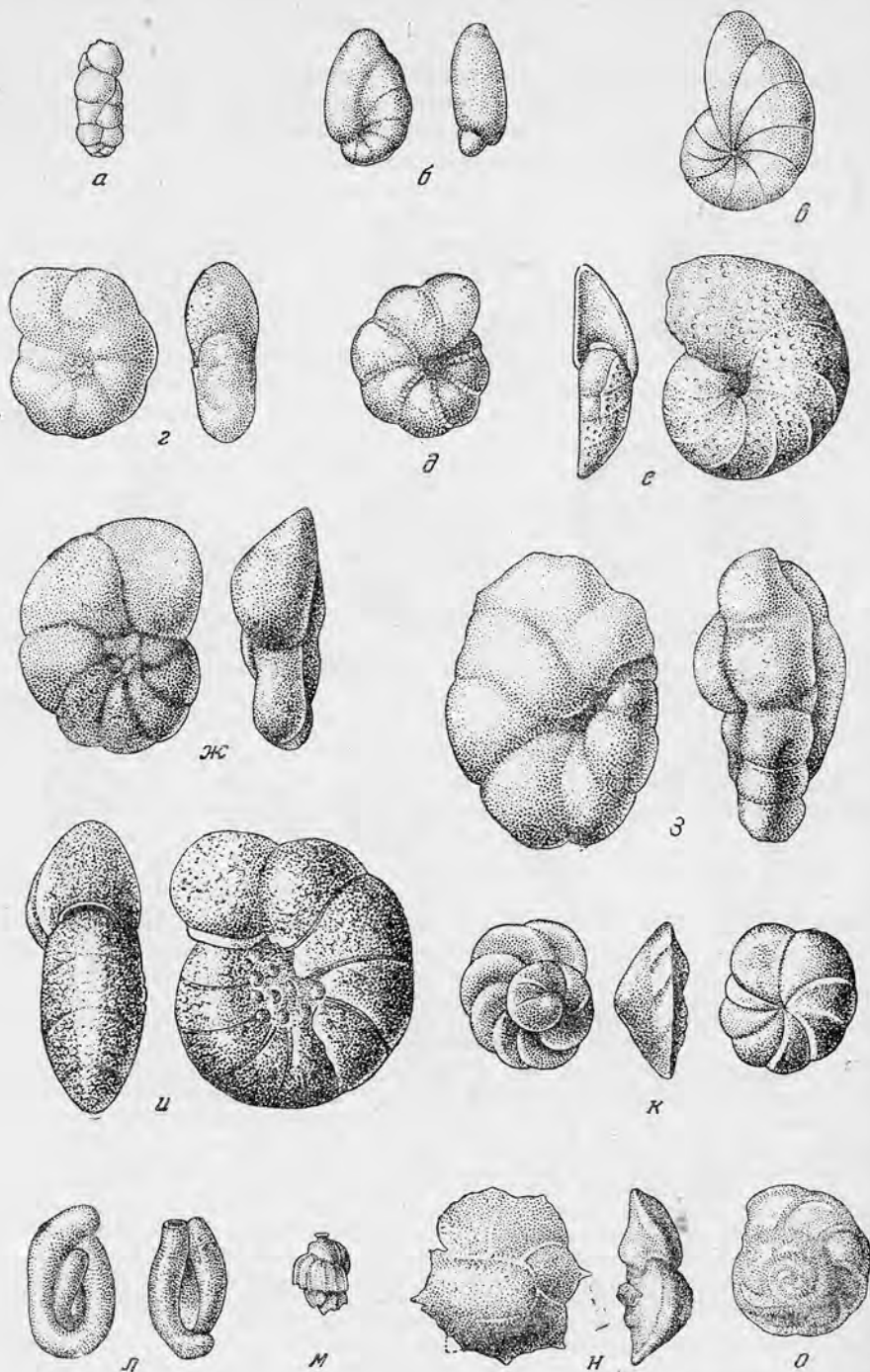


Рис. 2. Фораминиферы с известковыми раковинами (по Н. К. Быковой, 1939, 1951, 1953б, 1959).

а — *Caucasina* aff. *schischkinskiae* (Samoilova), Северная Фергана, Карауинкур, сузакский ярус, увел. 64; б — *Nonionella ovata* Brotzen, Исфара около Ханабада, нижняя часть сузакского яруса увел. 90; в — *Nonionella ispharensis* N. Вукова, отсюда же, алайский ярус, увел. 100; г — *Nonion* ex gr. *laeve* (Orb.), Фергана, туркестанский ярус, увел. 92; д — *Elphidium ferganense* N. Вукова, Фергана, туркестанский ярус, увел. 72; е — *Cibicides artemi* N. Вукова, Сулпокта (восточный разрез), нижняя часть туркестанского яруса, увел. 65; ж — *Cibicides infraferganicus* N. Вукова, Исфара около Ханабада, нижняя часть туркестанского яруса, увел. 57; з — *Cibicides dubius* N. Вукова, отсюда же, увел. 65; и — *Cibicides vialovi* N. Вукова, Исфара около Ханабада, ристанский ярус, увел. 72; к — *Discorbis ferganensis* N. Вукова, Исфара около Ханабада, туркестанский ярус, увел. 72; л — *Miliolina* sp., Исфара около Ханабада, алайский ярус, увел. 67; м — *Uvigerina* sp., Исфара, нижняя часть туркестанского яруса, увел. 65; н — *Rotalia hecheri* N. Вукова, отсюда же, увел. 65; о — *Rotalia ilini* N. Вукова, отсюда же, увел. 65.

часто должны были бы находить в глинисто-карбонатных породах. Но в них, как правило, заключены разнообразные фораминиферы с известковой раковиной. Поэтому, допуская некоторый отбор при захоронении, мы все же считаем, что комплексы фораминифер с песчанистой раковиной были связаны с какими-то условиями обитания, определявшими преимущественное развитие именно этих форм.

Обратимся теперь к рассмотрению тех данных, которые послужили основанием Н. К. Быковой для заключения о холодноводном типе сузакской фауны фораминифер. Такими данными, по Н. К. Быковой (1953б), являются: 1) широкое развитие песчанистых фораминифер и приуроченность их к мелководной зоне; 2) сведения об условиях обитания современных песчанистых фораминифер, близких к формам, населявшим сузакский бассейн Средней Азии; 3) присутствие в сузакских отложениях остатков диатомовых водорослей и спикул кремневых губок; 4) бореальное происхождение палеоценового бассейна и 5) соображения о характере климата.

Устанавливая приуроченность песчанистых фораминифер к мелководной зоне, Н. К. Быкова (1953а, стр. 258) исходила из общего распределения фораминифер в юго-восточной части Средней Азии, охватывающей Таджикскую депрессию, Фергану и Приташкентский район. Н. К. Быкова указывает, что в Таджикской депрессии, представлявшей собой в сузакское время открытый бассейн, были распространены комплексы, состоявшие из фораминифер с известковыми и песчанистыми раковинами. Эти комплексы Н. К. Быкова сравнивает с существующими ныне в северо-западной части Атлантического океана на глубинах 100—300 м. Далее она указывает, что по направлению к береговой линии (в области Зеравшанского хребта, Ферганской долины и Приташкентского района) эти богатые комплексы фораминифер замещаются более мелководными комплексами с преимущественным развитием песчанистых фораминифер. Н. К. Быкова пишет: «Такая картина распределения очень напоминает смену фаун в северной части Атлантического океана, где комплексы песчаных фораминифер распространены в мелководной зоне субарктической провинции» (Быкова, 1953а, стр. 259).

Необходимо отметить, что при таком общем рассмотрении Н. К. Быкова не учитывает особенностей Ферганского водоема, который не являлся мелководной зоной открытого Таджикского бассейна, а был мелководным заливом. Когда мы рассмотрели распределение описанных Н. К. Быковой (1953б) комплексов фораминифер в пределах одного Ферганского залива, то получили картину, обратную нарисованной Н. К. Быковой — комплексы фораминифер с известковыми раковинами были распространены только в наиболее мелководной части бассейна, тогда как комплексы фораминифер с песчанистыми раковинами занимали более удаленные от берега и тиховодные участки залива (см. кн. 1, часть III, рис. 60). Такое размещение комплексов фораминифер уже не обнаруживает сходства с распространением фораминифер в субарктической провинции Атлантического океана.

Н. К. Быковой (1953б) приведены данные об условиях обитания современных песчанистых фораминифер, причем в сузакском ярусе обнаружены лишь два ныне живущих вида — *Protonina difflugiformis* (Н. В. Brady) и *Miliammina* ex gr. *fusca* (Н. В. Brady); другие 12 видов, найденные в этом ярусе, сравниваются лишь с морфологически близкими ныне живущими видами того или иного рода. Что касается фораминифер с известковой раковиной, то хотя из раннесузакских отложений определено более 17 видов, экологические данные приведены лишь для двух из них. Не являясь специалистами по фораминиферам, мы не имеем возможности судить, насколько правильны представления Н. К. Быковой о близости видов раннесузакского времени к ныне живущим формам и соответственно

в какой мере можно переносить известные данные об условиях обитания этих видов на виды, существовавшие в палеогене. Однако и при неоспоримом видовом тождестве мы считаем необходимым контролировать актуалистические данные и проверять, увязываются ли они с данными, характеризующими конкретную среду обитания древних организмов (палеогеографическая обстановка, состав комплекса форм, сведения об условиях их обитания и др.).

В качестве примера приведем данные, характеризующие среду обитания некоторых комплексов фораминифер, существовавших в северной части Ферганского залива. Глинистые осадки, заключающие фораминиферы, принадлежали к литоральным образованиям и описаны как тип 9 (см. кн. 1, стр. 167). Там же описаны двусторонние изменения, происходящие при переходе глин в дельтовые красноцветы и в осадки более удаленной части Ферганского залива. Описание найденных здесь комплексов фораминифер и характеристика условий их обитания даны Н. К. Быковой (1953б), но ею при этом не были учтены данные об условиях жизни других представителей бентоса, обитавших здесь же. В образце 127/7, взятом из красных карбонатных глин сузакского яруса горы Айляма¹, обнаружен комплекс, состоящий почти исключительно из фораминифер с известковой раковиной; наибольшего развития в нем достигают *Pseudoparrella* aff. *granulosa* (N. Bykova) и *Cibicides* sp., присутствуют единичные *Nonion laeve* (Orb.), *Polymorphina* sp. и *Discorbis ferganensis* N. Bykova. Из песчанистых форм обнаружены только единичные *Haplrophragmoides* sp. (см. кн. 1, стр. 270, рис. 60, комплекс 1). Н. К. Быкова, располагавшая данной нами фациальной характеристикой, определяет условия обитания этого комплекса следующим образом: «На развитие комплекса... существенное влияние оказывала, очевидно, впадавшая река, которая приносила с суши значительное количество взвешенных частиц CaCO_3 и понижала соленость. Красный цвет глин говорит о том, что реакция на дне была окислительной. Родовой состав сузакского комплекса фораминифер Красной горы указывает на его мелководность. Мелководность, в свою очередь, определила более высокую температуру воды» (Быкова, 1953б, стр. 266). Однако более высокая температура на мелководье возможна только в условиях теплого климата, а значительное количество CaCO_3 , как было выяснено при описании дельтовых отложений (см. кн. 1, стр. 135), содержится в водах рек аридной зоны.

Таким образом, получается, что при обсуждении конкретных условий местообитания Н. К. Быкова приходит к выводам, противоречащим развиваемым ею положениям о холодноводности сузакской фауны фораминифер. О тепловодности свидетельствует и нахождение *Voluta* sp. в глинах, заключающих описанный комплекс фораминифер, и нахождение *Fusus* sp. в песчаных осадках, подстилающих глины. Оба эти рода являются типичными обитателями тепловодных морей (Коробков, 1950а).

В разрезе Сурхи, более удаленном от береговой линии (см. кн. 1, стр. 73, рис. 15), уже за пределами полосы, где оседали вносимые реками (тип 9) карбонаты, в слое 11, синхроничном слою 7 разреза Айляма, в слабоизвестковистых глинах, сохраняющих еще красную окраску, Н. К. Быковой обнаружен комплекс иного состава. Основную массу его составляют песчанистые формы *Trochammina* sp. — более 150 экземпляров, встречаются *Haplrophragmoides* sp., но присутствуют также фораминиферы с известковой раковиной — *Nonionella* ex. gr. *ispharensis* (N. Bykova) — 14 экземпляров, распространенные и в алайском ярусе (см. рис. 2, е), *Caucasina* aff. *schischinskiae* (Samoilova) — 3 экземпляра и *Anomalina umbilicata* Brotz. (см. кн. 1, стр. 270, рис. 60, комплекс 2).

¹ Н. К. Быковой этот разрез назван Красной горой.

В лежащих выше серых, почти не известковых глинах (слой 12) встречаются одни песчанистые формы плохой сохранности; среди них преобладают *Trochammina* sp., встречаются *Verneuilina* sp. и *Gaudryina* sp. (см. кн. 1, рис. 60, комплекс 4).

Не исключена возможность, что полное отсутствие известковых форм в слое 12 объясняется растворением их раковин в процессе диагенеза. На растворение указывает то, что в слое 11 известковые формы представлены глинистыми ядрами. Но, допуская искажение первичного состава комплекса фораминифер за счет процессов диагенеза, мы не можем объяснить этим полное различие комплексов известковых фораминифер в слое 7 разреза Айляма и слое 11 разреза Сурхи.

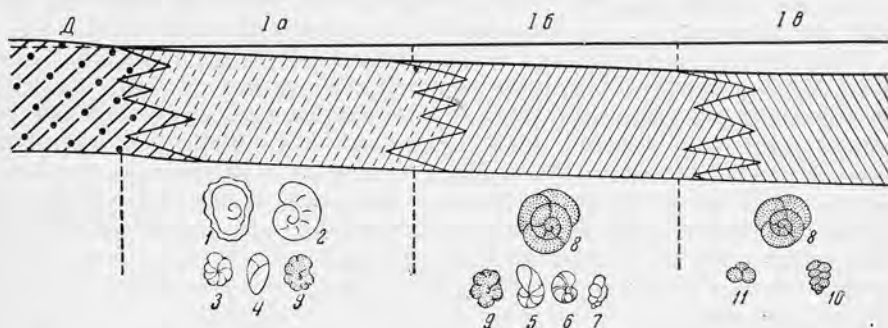


Рис. 3. Смена комплексов фораминифер на литорали северной части Ферганского залива в раннесузакское время.

1—7. Известковые фораминиферы: 1 — *Pseudoparrella*; 2 — *Cibicides*; 3 — *Discorbis*; 4 — *Polymorphina*; 5 — *Nonionella*; 6 — *Anomalina*; 7 — *Caucasina*; 8—11. Песчанистые фораминиферы: 8 — *Trochammina*; 9 — *Harpohragmoides*; 10 — *Gaudryina*; 11 — *Verneuilina*; Д — дельтовые красноцветные песчано-глинистые осадки, сильно карбонатные. 1а — литоральные осадки: 1а — красные карбонатные алевроитовые глины; 1б — красные слабокарбонатные глины; 1в — серые бескарбонатные глины

По-видимому, следует признать, что на соседних участках дна раннесузакского залива одновременно существовали комплексы фораминифер, не содержащие почти ни одного общего вида (рис. 3).

Н. К. Быкова (1953б) пишет, что развитие комплексов фораминифер слоев 11 и 12 разреза Сурхи шло, по-видимому, в условиях, при которых в осадке преобладали восстановительные реакции. Обилие *Trochammina* из группы *Tr. inflata* — *Tr. lobata*, к которым, по-видимому, приближаются *Trochammina* комплексов разреза Сурхи, в современных морях свойственно мелководным отложениям, обогащенным органическим веществом, — зоне растительности.

Последнее указание Н. К. Быковой хорошо согласуется с присутствием растительного детрита в слое 12, что является большой редкостью в отложениях ферганского палеогена, хотя и не исключена возможность, что это детрит наземных растений.

Изложенные факты позволяют предположить, что бентонные фораминиферы, населявшие раннесузакский бассейн, не обладали сильно выраженной способностью концентрировать нужные им вещества из придонного слоя воды. Вероятно поэтому, при недостаточном насыщении этого слоя карбонатами, фораминиферы были представлены преимущественно формами с песчанистой раковиной.

Следует отметить, что в слое 12 разреза Сурхи имеются клешни и норы роющих раков *Callianassa*. Эти ракообразные ныне являются обитателями мелководной тропической зоны океана (см. стр. 201) и были ими также в эоцене. Основываясь на этих указаниях, мы можем считать, что

устрицы, обитавшие в Ферганском заливе, по требованиям, предъявляемым ими к температуре, приближались к живущим ныне, личинки которых оптимально развиваются в водах с температурой 20—25° (см. также стр. 77).

В нижних горизонтах сузакского яруса Южной Ферганы, где, как считает Н. К. Быкова (1953б), обнаружены наиболее типичные холодноводные комплексы, присутствуют устрицы *Ostrea (Bellostrea) bellovacina* Lam. и *O. (B.) bellovacina* Lam. var. *trinkleri* Böhm — они населяли алевритово-песчаные грунты, заключающие *Cibicides succedens* Brotzen (разрез Джилль-Булак, он же Бужум; см. кн. 1, рис. 60, комплекс 5). Присутствие этих устриц, распространенных в Кашгаре и танетском ярусе Франции, где найдена флора жаркого пояса (Жинью, 1952, стр. 433), также противоречит заключению Н. К. Быковой о холодноводности бассейна.

В последних своих работах Н. К. Быкова (1956, стр. 149—151) придает очень большое значение воздействию температурных условий на развитие фораминифер и считает смену температурных условий основной движущей силой филогенетического развития фораминифер, определяющей направленности развития. В качестве одного из примеров ею приводятся представители рода *Pseudoparrella*, которые, как полагает Н. К. Быкова, проникли в Ферганский бассейн с палеоценовой бореальной трансгрессией и испытали здесь под влиянием прогрессирующего повышения температуры быстрое изменение, вследствие чего здесь появились *Caucasina* и другие формы.

Представители рода *Caucasina* были отмечены Н. К. Быковой (1953б, стр. 223) в комплексе из слоя 11 разреза Сурхи и в глинах из разреза Караункур, отлагавшихся также в зоне литорали (см. кн. 1, рис. 60, комплексы 2 и 3). Приведенные выше данные о температурах, при которых могли существовать раки *Callianassa*, устрицы и брюхоногие моллюски, не дают оснований считать, что температурные условия были различны во время отложения нижних слоев сузакского яруса Южной Ферганы и несколько более высоких слоев той же части яруса в Северной Фергане (Сурхи, Караункур).

Предположение о холодноводном типе сузакской фауны фораминифер, по мнению Н. К. Быковой (1953б, стр. 258) до известной степени находит подтверждение в присутствии местами спикул кремневых губок и кремневых телец, а также диатомовых, которые в современную эпоху более свойственны северным широтам.

Природа кремневых телец, обнаруженных Н. К. Быковой в разрезах Исфары, Камыш-Баши и Кана (1953б, стр. 212), неясна; возможно, что они появляются при разложении остатков губок. Кремневые же губки, как известно, распространены не только в холодноводных бассейнах, они существуют и в тропических водах (Kükenthal и Krumbach, 1923—25).

Что касается диатомовых водорослей, то, как указал А. Н. Криштофович, «мнение о преимущественном распространении диатомовых в холодном климате и в холодных водах является глубоко ошибочным». «...геологическое распространение диатомовых не соответствует их современному предпочтению холодных вод, так как громадные залежи известны в странах, несомненно имевших тогда очень теплый климат (Алжир, Кавказ, Виргиния)»¹ (1954, стр. 151; 1957, стр. 135).

В отложениях сузакского яруса остатки диатомовых водорослей найдены Г. И. Тесленко (1949) в Северо-Западной Фергане (Кансай) и в При-ташкентском районе (Дарбаза, Джилга и др.), но, как показали опреде-

¹ Эти данные подтверждаются исследованиями океанологов. Так, В. Г. Богоров в докладе о биогеографической зональности мирового океана, сделанном в Палеонтологическом институте в апреле 1959 г., подчеркнул, что представление о преобладании диатомовых в северных областях неправильно. Диатомовые начинают преобладать при увеличении количества фосфатов, что наблюдается и в южных районах.

ления А. П. Жузе, диатомовые из этих местонахождений имеют мало общих форм с палеоценовой флорой восточного склона Урала (Свердловская область). По-видимому, эти данные Н. К. Быковой не были известны. Ею указывается, что при беглом ознакомлении с нижнепалеоценовой (палеоценовой?) фауной фораминифер Свердловского района, в холодноводности бассейна которого «не приходится сомневаться в силу географического положения», там был обнаружен комплекс песчаных фораминифер, близких по своему фациальному характеру к развитому в Средней Азии (Быкова, 1953б, стр. 259).

Мы полагаем, что при детальном изучении и сравнении нижнепалеоценовых фораминифер Урала и Средней Азии в их составе могут выявиться не меньшие различия, чем это получилось по диатомовым.

В числе косвенных данных, подтверждающих холодноводность сузакского бассейна, находятся, по мнению Н. К. Быковой, данные И. А. Коробкова (1946) о трансгрессии бореального моря в палеоцене, а также некоторые закономерности климатов земли (Пидопличко и Макеев, 1952). Ссылка на статью И. А. Коробкова является недоразумением, так как, хотя этот исследователь и писал о том, что трансгрессия шла с севера, но он же указывал, что в палеоцене климат Европы был субтропическим, а бассейны тепловодными. Говоря о сузакской фауне Ферганы и Таджикской депрессии, И. А. Коробков отметил, что здесь «общий характер фауны имеет субтропический отпечаток» (1946, стр. 24). В этой же статье он опровергал представления о том, что образование кремнистых пород в русском палеоцене связано с проникновением холодных северных вод.

По мнению Н. К. Быковой (1953б, стр. 272) о бореальном происхождении и холодноводном характере трансгрессии сузакского моря свидетельствует присутствие видов фораминифер, общих с существовавшими в палеоценовом бассейне Швеции. Однако, как видно из списков, приводимых Н. К. Быковой, все эти сходные формы представлены фораминиферами с известковой раковиной (*Nonionella ovata*, *Cibicides succedens* и др.). При анализе материалов Бротцена (Brotzen, 1948), описавшего фораминифер палеоцена Швеции, мы выяснили, что там комплекс состоит преимущественно из известковых фораминифер (110 видов), песчаные же фораминиферы представлены всего 7 видами. Из них лишь один род *Spiroplectammina* является общим с сузакским ярусом Ферганы. Наоборот, в южном палеоценовом бассейне (Западная Туркмения, хребет Малый Балхан), по данным Д. М. Халилова (1948), песчаные фораминиферы достигали большого развития, и здесь мы обнаруживаем уже 7 родов, общих с таковыми сузакского яруса Ферганы (*Ammodiscus*, *Haplophragmoides*, *Glomospira*, *Gaudryina*, *Reophax*, *Trochamminoides*, *Bolivina*).

Такие соотношения ясно показывают, что распространение песчаных фораминифер в этих двух частях палеоценового моря определялось не географическим положением и температурными особенностями водоема, а иными факторами среды.

В подтверждение своих выводов о холодноводности сузакского бассейна Н. К. Быкова (1953б) ссылается также на закономерности распределения климатов. Она приводит данные о том, что континентальные климаты не простираются на морские побережья в тех местах, где вдоль побережий проходят теплые течения, и, наоборот, охватывают их только там, где существуют холодные течения (Пидопличко и Макеев, 1952); вместе с тем она считает, что эти данные хорошо согласуются с выводами Р. Ф. Геккера, А. И. Осиповой и Т. Н. Бельской (1952) о нахождении Ферганского залива в зоне сухого и жаркого климата. Н. К. Быкова пишет: «в рассматриваемой области континентальный климат в сузакское время мог быть скорее при наличии холодноводных течений. В случае же теплых морских течений, климат Ферганы был бы морским, субтропическим» (1953б, стр. 259).

Привлекая данные И. Г. Пидопличко и П. С. Макеева, Н. К. Быкова не обратила внимания на то, что все приводимые этими авторами примеры относятся к океаническим побережьям или открытым морям (Патагония, Аляска, Австралия, Охотское море и др.), тогда как Ферганский водоем был очень небольшим заливом, вдающимся в материк, а в проливах соединявших залив с соседними частями моря, имелись подводные пороги (см. кн. 1, рис. 59). Такие особенности водоема не позволяют предполагать проникновение в него холодных течений, да еще столь мощных, что они могли оказывать влияние на климат побережья.

Как было указано выше, Н. К. Быкова считала, что некоторые комплексы песчанистых фораминифер были связаны с местообитаниями морской растительности. К числу таких комплексов она отнесла два комплекса из Сурхи (слои 11 и 12), которые мы относим к раннесузакским отложениям, а также среднесузакский комплекс с преобладающим развитием *Glomospira*, найденный в Сулюкте (см. кн. 1, стр. 276, тип 14в и рис. 64, комплекс 8). Н. К. Быкова (1953б, стр. 268) пишет, что на связь сулюктинского комплекса с зоной растительности указывают: 1) присутствие в этом комплексе *Miliammina* и *Trochammina* ex gr. *squamata*, обычных для зон морской растительности; 2) обилие экземпляров песчанистых фораминифер и 3) наличие многочисленных углистых включений и примазок.

Наши наблюдения показывают, что растительные остатки в алевротовых глинах Сулюкты были явно аллохтонными (кусочки древесного угля, обрывки стеблей). Поэтому мы не можем согласиться с тем, что этот комплекс был связан с зоной морской растительности, а полагаем, что разложение органических остатков способствовало накоплению углекислоты в придонном слое воды, вследствие чего существование здесь организмов, обладавших известковой раковиной, было затруднено.

Разнообразный видовой состав комплекса (Н. К. Быкова, 1953б, на стр. 215 приводит список в 17 форм) показывает, что особенности газового режима в придонном слое воды ограничивали возможность существования здесь только фораминифер с известковым скелетом, в то время как песчанистые формы находили достаточно благоприятные условия существования. Следует учесть, что в юго-западной, предпроливной части бассейна, где был найден этот комплекс (см. кн. 1, рис. 64, компл. 8), несомненно сказывалось влияние вод открытого моря, и соленость здесь, вероятно, была близка к нормальной морской.

В среднесузакское время, как было показано при описании распределения фауны в Ферганском заливе (кн. 1, часть III), большое развитие получили известковые фораминиферы, представленные почти исключительно миллиолидами. Это, по данным Н. К. Быковой (1953б), указывает на некоторое понижение солености вод. Комплексы песчанистых фораминифер здесь немногочисленны; они, как и в раннесузакское время, существовали на тех участках дна, где отлагались тонкие глинистые илы и придонные воды не были насыщены карбонатом кальция.

Подводя итоги изложенному, мы приходим к заключению, что данные, освещенные в этом разделе, а также закономерности распределения комплексов фораминифер, рассмотренные в части III, не дают оснований считать холодноводной фауну фораминифер сузакского века, существовавшую в Ферганском заливе. Эти данные показывают, что комплексы фораминифер с песчанистой раковиной были распространены в тиховодных частях залива. В современных водоемах в таких зонах обычно накапливается много органического вещества (как сносимого из периферических частей залива, так и образуемого планктоном), и придонные слои воды обогащаются углекислотой. Местами песчанистые фораминиферы обитали, по видимому, на участках, занятых водной растительностью (Сурхи), но такие биотопы имели значительно более ограниченное распространение, чем это предполагала Н. К. Быкова (1953б).

Алайский век (Al)

Раннеалайское время (Al₁)

Как указывалось выше, вследствие принятой методики фораминиферы были изучены почти исключительно из нижнеалайских отложений, представленных глинисто-мергельными породами (Об-Джувоз, Ура-Тюбе, разрез к востоку от кишлака Сулюкты, Исфара, Риштан). Наиболее детально были изучены фораминиферы исфаринского разреза, для которого А. И. Осиповой (1947) уже была дана характеристика типов осадков, были выделены прижизненные сообщества и танатоценозы макробентоса и освещены некоторые условия обитания. Послойное изучение фораминифер, проведенное Н. К. Быковой (1951, 1959), и примененный ею точный подсчет

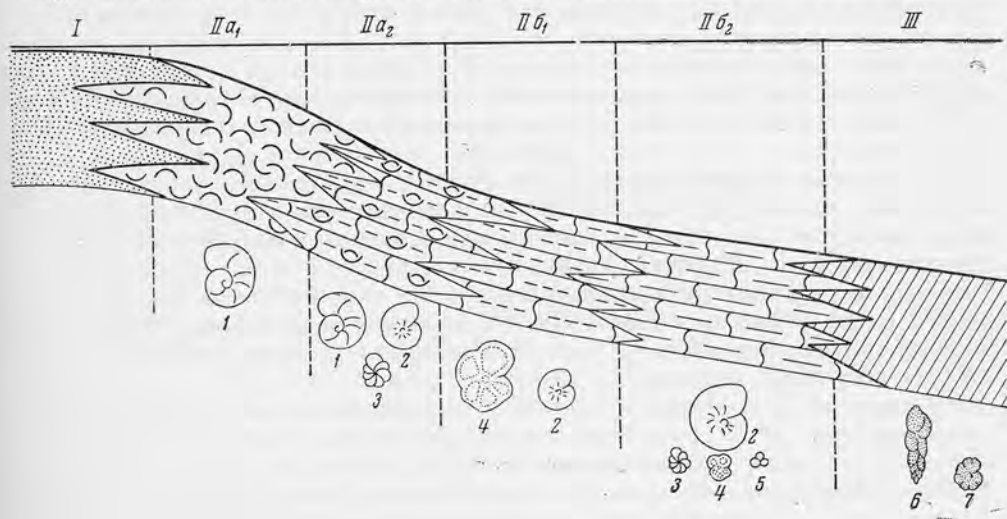


Рис. 4. Смена комплексов фораминифер в южной части Ферганского залива в раннеалайское время.

1—5. Известковые фораминиферы: 1 — *Cibicides infraferganicus*; 2 — понииониды (*Nonion laevis* и *Elphidium ferganense*); 3 — *Discorbis ferganensis*; 4 — *Rotalia alatica*; 5 — *Globigerina* и др.
6 — 7. Песчаные фораминиферы: 6 — *Textularia*; 7 — *Haplophragmoides*.

I — песчано-алевритовые осадки литорали; II — мелководная зона: IIa₁ — устричники, существовавшие в сильно подвижной воде; IIa₂ — небольшие устричники на алевритово-карбонатных илах; IIb₁ — алевритово-карбонатные илы; IIb₂ — глинисто-карбонатные илы; III — относительно глубоководная зона, тонкие глинисто-карбонатные илы

экземпляров каждого вида, дали очень интересные результаты и позволили выявить следующие основные комплексы бентонных фораминифер: 1) пониионидовые; 2) цибидесовые; 3) комплексы с преобладанием *Rotalia alatica*; 4) комплексы с преобладанием *Rotalia iljini* и *Rotalia heckeri*; 5) комплексы, состоящие из песчаных фораминифер.

Сопоставление результатов изучения микрофауны с литологическими данными и палеоэкологическими наблюдениями над макрофауной, заключенной в этих слоях, показало, что эти комплексы фораминифер свойственны различным типам осадков и условиям обитания.

Так, выяснилось, что в комплексе фораминифер, извлеченных из цемента устричников-накатов (см. кн. 1, стр. 193, тип 176; рис. 4, II a₁), резко преобладают *Cibicides infraferganicus* Н. Вукова (до 70%). Морфологические особенности их раковин свидетельствуют о приспособленности к обитанию в подвижной воде: они обладают широкой, отчетливо асимметричной раковиной с одной уплощенной стороной и, по-видимому, могли прикрепляться к твердому субстрату.

В условиях меньшей подвижности воды, где устрицы селились небольшими группами на алевроитово-карбонатных илах (см. кн. 1, стр. 190, тип 15), фораминиферы были представлены цибидесовыми комплексами с большим содержанием нонионид и *Discorbis* (см. рис. 4, *IIa*₂). Типичные нонионидовые комплексы селились глубже, они приурочены к более тонкозернистым отложениям — глинисто-карбонатным илам с небольшой примесью алевроита и глинистым илам (см. кн. 1, тип 15 — глинистые мергели, тип 14; стр. 179; рис. 4, зона *IIb*₂). Nonionidae в этих комплексах составляют от 60 до 98%, при этом *Nonion laeve* (Orb.) резко преобладает над *Elphidium ferganense* N. Вукова. В незначительном количестве присутствуют *Discorbis ferganensis* N. Вукова и *Rotalia alalaica* N. Вукова. Интересно, что в этом комплексе постоянно присутствуют единичные фораминиферы, свойственные более открытым и глубоководным бассейнам — *Bolivina*, *Neobulimina*, *Dentalina* (?), *Entosolenia* sp. и раковинки планктонных *Globigerina*. Н. К. Быкова отмечает, что эти пришельцы несут на себе следы сильной угнетенности — раковины их очень мелкие и недоразвиты; у *Globigerina* раковины становятся более уплотненными.

Комплексы с преобладанием *Rotalia alalaica* (50—80%), по-видимому, занимали участки дна, промежуточные между зоной небольших устричников (см. рис. 4, *IIa*₂) и илами, заселенными нонионидами (*IIb*₂). По данным Н. К. Быковой, комплексы с *Rotalia alalaica* находятся в алевроитовых мергелях, содержащих значительное количество фосфатных стяжений (одна из разновидностей типа 15). Содержание Nonionidae в таких комплексах снижается до 15—46%, появляются единичные песчанистые формы (*Haplophragmoides* sp.).

Комплексы, в которых *Rotalia iljini* N. Вукова и *R. heckeri* N. Вукова составляют до 70%, характеризуются снижением Nonionidae до 12% и Cibicides до 7—12%, а также присутствием Miliolidae (рис. 2, *a*). Они обнаружены в алевроитово-мергелистых и песчано-известковых осадках и обитали, по-видимому, в той же зоне, что и комплексы с преобладанием *Rotalia alalaica*, но, как предполагает Н. К. Быкова, при несколько более низкой солености.

Последний из выделенных Н. К. Быковой комплексов представлен только фораминиферами с песчанистыми раковинами: *Textularia* sp. и *Haplophragmoides* sp.; он приурочен к тонким глинисто-карбонатным илам с рыбными остатками, которые нами отнесены к наиболее глубоководным образованиям из известных для раннеалайского времени (см. кн. 1, тип 39, стр. 239; рис. 4, *III*).

Н. К. Быкова (1951, 1959, стр. 563) считает, что этот комплекс существовал в зоне, заселенной морской травой (зостера), где осадки были обогащены органическим веществом. При разложении его, в процессе диагенеза, могли растворяться раковинки известковых фораминифер, так что комплекс представляет, возможно, лишь часть обитавшего здесь сообщества.

Литологические данные и анализ фаций не противоречат предположению о том, что в тонких глинисто-карбонатных илах с остатками рыб и песчанистых фораминифер имелось повышенное (по сравнению с другими типами осадков) содержание органического вещества, но едва ли оно могло накапливаться за счет росшей здесь морской травы.

Известно, что в современных бассейнах морская трава занимает большие площади на песках литоральной зоны (Зернов, 1913; Калицкий, 1937), выше полосы устричников, т. е. в самой периферической части бассейна. В южной части Ферганского залива такие осадки были распространены в районе Шураба и Самаркандека, откуда фораминиферы не были изучены. Мергели же, заключающие песчанистых фораминифер, были найдены в большом удалении от древней береговой линии (Риштан). По

чрезвычайной тонкости терригенного материала видно, что на дне моря это был очень вязкий коллоидальный осадок, неблагоприятный, по-видимому, для зарастания морской травой, которая, как известно по данным большинства авторов, предпочитает песчаные осадки с большей или меньшей примесью ила (Калицкий, 1937, стр. 17—18).

Относительное обогащение тонких илистых осадков органическим веществом различного генезиса происходит, как известно, во всех водоемах за счет его сноса из мелководной зоны вместе с пелитом и тонкой карбонатной мутой. Такое объяснение в данном случае наиболее правдоподобно и вполне согласуется со всеми литологическими и экологическими данными. При анализе комплексов фораминифер сузакского века мы указывали, что газовый режим самого придонного слоя воды в таких участках бассейна, вследствие обогащения углекислотой, мог быть неблагоприятным для существования фораминифер с известковой раковиной, поэтому здесь селились преимущественно формы с песчанистой раковиной.

Из перечисленных комплексов наибольшим развитием в раннеалайское время пользовались нонионидовые комплексы. Н. К. Быкова (1951) иллюстрирует распространение основных комплексов следующим примером. Если в исфаринском разрезе всю нижнеалайскую толщу, содержащую фораминифер, принять за 100 %, то мощность отложений, охарактеризованных нонионидовыми комплексами, составит около 50 %. Следующее место по распространенности занимали комплексы с преобладанием *Rotalia alaiica*; отложения с этими комплексами составляют около 25 % по мощности, комплексы с *Cibicides* — соответственно 23—24 %. Весьма ограниченное распространение имели комплексы с преобладающим развитием *Rotalia iljini* и *R. heckeri*. Комплекс песчанистых фораминифер в исфаринском разрезе не обнаружен; по нашему мнению, он мог иметь относительно большое распространение в центральной части залива.

В других разрезах соотношения комплексов будут несколько иными (в зависимости от преобладания того или иного фациального типа осадков), но нонионидовые комплексы остаются господствующими.

Из изложенного видно, что фауна фораминифер раннеалайского времени резко отличалась от существовавшей в раннесузакское время прежде всего большим развитием известковых фораминифер. Как указывает Н. К. Быкова (1951), относительное однообразие комплексов, преобладание *Nonionidae* и отсутствие многих видов, характерных для мелководных зон открытых морей, подтверждают заключение Е. В. Ливеровской (1953) об отклонении солености Ферганского залива от нормальной морской. По тепловодности и солености Н. К. Быкова считает Ферганский залив близким к среднесарматскому бассейну Крымско-Кавказской области, где также большое развитие имели *Nonion* и *Elphidium*. Однако она отмечает, что температурные условия не были субтропическими, о чем свидетельствует отсутствие здесь нуммулитов, пенероплид и других групп, характерных для мелководных субтропических бассейнов. На наш взгляд, отсутствие этих фораминифер объясняется не температурными различиями, а пониженной соленостью Ферганского залива. Последнее подтверждает нахождение нуммулитов в Приаралье, т. е. значительно севернее Ферганского бассейна.

Позднеалайское время (Al₂)

Вследствие трудности извлечения микрофауны из твердых карбонатных пород верхнеалайских отложений, Н. К. Быковой (1951) был получен весьма ограниченный материал из исфаринского разреза, Сулюкты (восточный разрез) и Об-Джувоза. Этот материал дополняется данными, полученными при петрографическом описании шлифов. На основании изучения этого материала Н. К. Быкова могла отметить, что комплексы,

распространенные в карбонатной толще, беднее и отличаются большим разнообразием, чем комплексы из нижнеалайских отложений. В них постоянно присутствуют Miliolidae, причем в некоторых образцах обнаружены только их раковинки. Однако в исфаринском разрезе милиолиды все же играют второстепенную роль, преобладают *Nonion laeve* Orb., присутствуют *Discorbis* ex gr. *ferganensis* N. Вукова и местами *Rotalia* ex gr. *iljini*. В северной же части бассейна милиолиды получили исключительно большое развитие в горизонте Al₂.

Н. К. Быкова (1951, 1959) отмечает также отсутствие *Cibicides* и, возможно, *Rotalia alatica* и связывает это с большей опресненностью бассейна, указывая, что устричная фация, к которой тяготели *Cibicides* в раннеалайском бассейне, имела большое развитие и в позднеалайское время. В современных бассейнах нормальной солености представители этого рода широко распространены, но отсутствуют, например, в Черном море и не встречаются в осадках опресненного миоценового Крымско-Кавказского бассейна, где, по данным А. К. Богдановича, милиолиды также имели большое распространение (Быкова, 1953б).

В юго-западной части бассейна (Сулюкта и Об-Джувоз) комплексы фораминифер отличались от развитых в исфаринском районе по видовому составу и богатству экземпляров. Здесь выделяются: комплекс с преобладанием *Rotalia alatica*, цибicidesовый и нонионидовый комплексы, сходные по видовому составу с существовавшими в раннеалайское время. Однако в нонионидовых комплексах *Elphidium* нередко преобладали над *Nonion*, тогда как в комплексах раннеалайского времени соотношения были обратные.

Хотя комплексы *Cibicides* имеют очень ограниченное распространение и появляются спорадически, все же их присутствие, а также значительное разнообразие других фораминифер, свидетельствуют о том, что соленость здесь была ближе к нормальной морской, чем в остальных частях залива. Это, как было показано выше (см. кн. 1, часть III), хорошо увязывается с данными о распространении других групп фауны и с палеогеографическими материалами.

Туркестанский век (Trk)

Раннетуркестанское время (Trk₁)

Н. К. Быковой (1951, 1959) были изучены фораминиферы из нижнетуркестанских отложений исфаринского разреза, Риштана, Сулюкты (восточный разрез), Тогана, Шалды-Балды, Амбаргаза, Об-Джувоза и выделены пять основных типов комплексов: 1) нонионидовые; 2) нонионидовые, обогащенные *Cibicides*, к которым обычно приурочены *Rotalia iljini* и *R. heckeri*; 3) нонионидовые, обогащенные *Discorbis ferganensis*; 4) дискорбисовые и 5) цибicidesовые.

Н. К. Быкова указывает, что от фауны фораминифер позднеалайского возраста раннетуркестанская фауна отличается почти полным отсутствием Miliolidae и большим видовым разнообразием и количественным содержанием фораминифер, что свидетельствует о солености, близкой к нормальной морской. Наблюдается значительное сходство с комплексами фораминифер раннеалайского возраста и их распределением по дну моря, но все же раннетуркестанские комплексы отличаются некоторыми особенностями. К таковым относятся: возрастание количества *Discorbis ferganensis* N. Вукова, появление особого дискорбисового комплекса, где *Discorbis* превышают 50%, отсутствие комплекса *Rotalia alatica*, комплекса *Rotalia iljini* — *R. heckeri*, а также отсутствие комплекса песчаных фораминифер и большее развитие нонионидового комплекса с повышенным содержанием *Cibicides*.

При рассмотрении приуроченности комплексов фораминифер к типам осадков и размещения их по дну бассейна удается выяснить, с чем были связаны некоторые особенности комплексов раннетуркестанского времени.

Так, при изучении фораминифер исфаринского разреза Н. К. Быкова (1951) установила, что комплексы их заметно различаются в разных типах устричников туркестанского яруса, охарактеризованных Р. Ф. Геккером и А. И. Осиповой (1946). Выяснилось, что в устричниках-накатах, сходных с раннеалайскими и образовавшихся при сильной подвижности воды (см. кн. 1, стр. 193, тип 176; рис. 4, *IIa*₁), преобладали крупные *Cibicides infraferganticus* N. Bykova (рис. 2, ж) и *C. artemi* N. Bykova (рис. 2, е), а также *Cibicides dubius* N. Bykova (рис. 2, з), наиболее приспособленные к прикрепленному образу жизни. Эти три вида составляли 80—100% комплекса.

В других устричниках, находившихся в условиях меньшей подвижности воды (см. кн. 1, стр. 194, тип 17в, соответствует зоне *IIa*₂ на рис. 4), представители рода *Cibicides* составляли не более 18%, нониониды — 50—70%, а *Rotalia iljini* и *R. heckeri* — от 18 до 36%. При этом среди нонионид отмечается небольшое преобладание *Nonion ex gr. laeve* (рис. 2, г) над *Elphidium ferganense* (рис. 2, д), но часто *Elphidium* встречается почти в равных количествах с *Nonion* (Быкова, 1959, табл. 4, обр. 169—173). Наоборот, в глинистых илах, отлагавшихся глубже (соответствуют зоне *IIб*₂ на рис. 4), *Nonion ex gr. laeve* нередко в пять раз больше, чем *Elphidium ferganense* (Быкова, 1959, табл. 4, обр. 161, 162, 185), а *Rotalia iljini* и *R. heckeri* здесь отсутствуют или не превышают 2%.

Обсуждая возможные причины присутствия большого количества *Rotalia iljini* (рис. 2, о) и *R. heckeri* (рис. 2, и) в устричниках туркестанского яруса, Н. К. Быкова (1951) высказала предположение, что это может быть обусловлено несколько меньшей соленостью раннетуркестанского бассейна (по сравнению с раннеалайским) или более высокой температурой его вод. Принимая первое предположение, мы должны были бы наблюдать увеличение распространения комплекса *Rotalia iljini* — *R. heckeri*, но, как отмечает Н. К. Быкова, комплекс этот в чистом виде в раннетуркестанское время отсутствует, и эти виды входят в нонионидовый комплекс, обогащенный *Cibicides*.

Приуроченность этого комплекса к мелководным поселениям устриц приводит нас к мысли, что в раннетуркестанское время была заметно выражена стратификация вод залива — поверхностный слой был более опреснен, чем глубинный. Вследствие этого в мелководной зоне селились формы, выносившие понижение солености или предпочитавшие солоноватую воду (устрицы, *Rotalia iljini*, *R. heckeri*), а в более глубоких зонах, где отлагались глинистые илы, преимущественное распространение имели нонионидовые комплексы с преобладанием *Nonion ex gr. laeve*, в которых нередко присутствовали пришельцы из более открытых и нормально соленых морей — *Bulimina*, *Bolivina*, *Virgulina*, *Uvigerina* и др., а также единичные планктонные формы *Globigerinella* и *Globigerina*. Обычно все эти виды очень немногочисленны, мелки и недоразвиты, что указывает на плохие условия существования.

Н. К. Быкова отметила также, что в некоторых нонионидовых комплексах из разреза Риштана представители *Elphidium ferganense* составляют 57—72% и значительно преобладают над *Nonion laeve* (40—23%); она высказала предположение, что это связано с опресняющим действием реки.

По Н. К. Быковой, в более алевроитовых разностях глин увеличивается количество *Discorbis ferganensis* N. Bykova, а в алевроитах эти формы становятся преобладающими, составляя 53—70—90%. Возрастание содержания алевроита свидетельствует о том, что осадки формировались в зоне с более сильной подвижностью воды, чем глинистые илы, в которых

преобладали понииониды. Интересно, что и в современных морях представители рода *Discorbis* обитают в зоне волнения, где они, имея уплощенную раковину, лучше удерживаются на дне, чем многие другие фораминиферы (Сигаль, 1956).

Причины отсутствия комплекса песчанистых фораминифер и комплекса *Rotalia alatica* остаются не выясненными. Н. К. Быкова предполагает, что это может объясняться меньшей (по сравнению с раннеалайским бассейном) продуктивностью органического вещества и отсутствием в изученных разрезах осадков, на которых селилась водная растительность. Мы не имеем никаких данных, подтверждающих это положение, и можем лишь указать, что содержание органического углерода в глинистых и мергелистых осадках раннеалайского и раннетуркестанского времени выражается близкими цифрами — 0,14—0,19%.

Из данных Н. К. Быковой (1951) видно, что в верхних слоях нижнетуркестанских отложений наблюдается полное или почти полное исчезновение фораминифер, причем остающиеся единичные формы представлены почти исключительно пониионидами — *Nonion laeve* в Исфаре, *N. laeve* и *Elphidium ferganense* в Риштане; только в Тогапе, находившемся вблизи пролива, состав более разнообразный (*Nonion laeve*, *Rotalia alatica* и *Cibicides infraferganicus*), но обеднение наблюдается и здесь. Как будет показано ниже, сходные явления были нами прослежены и в составе комплексов моллюсков.

Среднетуркестанское время (Trk₂)

Н. К. Быкова (1951) просмотрела большое число шлифов карбонатных пород среднетуркестанского времени из разрезов Южной Ферганы (Сель-Рохо, Камыш-Баши, Шор-Су), причем во многих шлифах обнаружила фораминиферы, относящиеся только к Miliolidae. Они же были встречены Н. К. Быковой в Риштане. Как указывалось нами при описании пород и в палеогеографическом разделе (см. кн. 1, часть II, типы 21, 22, стр. 200—203; часть III), остатки Miliolidae также были найдены почти во всех разрезах Северной Ферганы. Широкое распространение Miliolidae, как пишет Н. К. Быкова (1953б), указывает на понижение солености и мелководность, что хорошо согласуется с данными Е. В. Ливеровской (1953) и с литологическими и палеогеографическими материалами.

Позднетуркестанское время (Trk₃)

Фораминиферы верхнетуркестанских отложений были изучены Н. К. Быковой из исфаринского разреза, Риштана, Сулюкты (восточный разрез), Тогапа, Шалды-Балды и Амбаргаза. Здесь обнаружена значительно более бедная фауна, чем в раннетуркестанских отложениях — найдены пониионидовые комплексы, обогащенные *Discorbis ferganensis*, иногда заключающие также *Cibicides* (до 6,5%) и немногочисленные *Rotalia alatica* (Сулюкта), дискорбисовые комплексы (Риштан) и комплексы песчанистых фораминифер. Последние в разрезах присутствуют, но всюду представлены небольшим количеством экземпляров. В исфаринском разрезе обнаружены *Haplophragmoides seravschanensis* Н. Быкова и *Gaudryina* ex gr. *superturkestanica* Н. Быкова, причем представителей второго вида обычно больше, чем первого. С ними встречены также немногочисленные *Nonion laeve* и единичные *Elphidium ferganense*. В риштанском разрезе обнаружены единичные раковинки следующих песчанистых фораминифер: *Ammodiscus* sp., *Glomospira* aff. *abnormis* Н. Быкова, *Haplophragmoides* sp., обломки *Gaudryina* sp., *Textularia*, а также немногочисленные радиолярии. Три первые вида найдены и в Сулюкте, где кроме них присутствуют еще *Haplophragmoides* sp. и *Gaudryina superturkestanica* Н. Быкова var. *superturkestanica* (рис. 1, ж). В Амбаргазе найдены единич-

ные песчанистые фораминиферы (*Haplophragmoides* sp., *Trochammina* sp.), обломки полурастворившихся известковых раковин *Marginulina*?, *Globigerinella* sp. и довольно многочисленные радиолярии. В большем числе экземпляров песчанистые фораминиферы обнаружены в разрезе Шалды-Балды, где присутствуют *Ammodiscus* sp., *Glomospira* aff. *abnormis*, *Haplophragmoides seravshanensis*, *Textularia* sp. и *Gaudryina super-turkestanica*, а также немногие известковые формы — *Nonion laeve* и *Discorbis ferganensis*.

Н. К. Быкова (1951, 1959) пишет, что широкое горизонтальное распространение фораминифер с песчанистой раковиной, присутствие ряда видов, сходных с сузакскими, и появление радиолярий дают основание связывать образование толщи позднетуркестанского возраста с холодноводной трансгрессией¹. Далее Н. К. Быкова указывает, что примерно одновременно на Северном Кавказе (зона *Lyrolepis caucasica*), в Эмбенском районе и в Западной Туркмении происходило отложение бескарбонатных глин, в которых отмечается развитие либо песчанистых фораминифер и радиолярий, либо комплексов планктонных фораминифер. Отложения с песчанистыми фораминиферами Н. К. Быкова считает мелководными образованиями (Фергана, Эмба, частично хребет Кюрен-Дар), а отложения с планктонными фораминиферами — более глубоководными.

Мы считаем, что имеющийся материал по Фергане недостаточен для обоснования столь широких обобщений, тем более, что фораминиферы с песчанистой раковиной, заключенные в бескарбонатных глинах, являются остатками более полных комплексов, в которые входили также известковые формы. Об этом, как видно из материалов Н. К. Быковой (1951), свидетельствует присутствие здесь немногих раковин известковых фораминифер, иногда полурастворившихся.

Нонионидово-дискорбисовые и дискорбисовые комплексы, обнаруженные в более мелководных отложениях (известкистых алевроитовых глинах и мергелях), вполне сходны с комплексами, находимыми в осадках раннетуркестанского времени, и не исключено, что при изучении фораминифер из других разрезов (в частности, из более карбонатных отложений северной части Ферганской депрессии) будет обнаружено большее развитие известковых фораминифер.

При рассмотрении распределения осадков и комплексов фораминифер по дну залива в позднетуркестанское время (см. кн. 1, стр. 298, рис. 78) мы пришли к заключению, что распределение фораминифер было весьма сходно с описанным для раннесузакского и раннеалайского времени и, вероятно, было вызвано теми же причинами — ненормальным газовым режимом придонных вод.

Большое распространение глинистых отложений и чрезвычайная тонкость многих их разностей свидетельствуют о том, что залив был значительно более тиховодным, чем в раннетуркестанское время (на большую подвижность вод последнего указывает существование мощных устричников и алевроитовых осадков). Поэтому нарушения газового режима придонных вод в позднетуркестанское время могли быть более сильными и распространяться на большую часть залива.

Возвращаясь к представлению Н. К. Быковой о холодноводности позднетуркестанского моря, отметим, что ему противоречат данные о растительности туркестанского века. Так, в Бадхызе (Ю. Туркмения) в отложениях туркестанского яруса были найдены остатки растительности субтропической и тропической зон; ряд морфологических особенностей этих остатков указывает на существование их в условиях высокой температуры и периодической засухливости (Берг, 1947; Василевская, 1949).

¹ Появление радиолярий не может свидетельствовать о холодноводности бассейна, так как радиоляриями особенно изобилуют теплые тропические воды современных океанов (см. стр. 220).

Риштанский век (Rst)

Н. К. Быковой (1951) отложения риштанского яруса были изучены в исфаринском разрезе, Риштане, Сулюкте (восточный разрез), Тогане, Шалды-Балды и Об-Джувозе. Фораминиферы в значительном количестве обнаружены только в двух первых разрезах, в остальных они очень немногочисленны или совсем отсутствуют (Шалды-Балды, Об-Джувоз). Отсутствие фораминифер Н. К. Быкова связывает с относительно грубой зернистостью осадков многих западных разрезов, что было неблагоприятно для поселения фораминифер, а также с процессами последующего растворения их раковин. Ею было обнаружено, что в мелководных глинистых осадках риштанского яруса (тип 14) разнообразный известковый детрит несет следы сильного растворения; так, например, членики офиур превращаются в бесформенные зубчатые остатки. Естественно, что при таком растворении должны были легко уничтожаться мелкие и тонкие раковины фораминифер. Интересно, что в некоторых образцах, где растворение, по-видимому, не было очень сильным, сохранились только раковины *Cibicides vialovi*, у которых толщина стенок наибольшая (см. рис. 2, u).

В более глубоководных бескарбонатных глинах (тип 36) эти процессы протекали не менее интенсивно; возможно, поэтому, в некоторых слоях фораминиферы совсем отсутствуют, в других имеются единичные *Nonion laeve* и *Cibicides vialovi*, в третьих обнаруживаются единичные раковины песчанистых фораминифер *Trochammina* sp. и *Haplophragmoides* sp.

Н. К. Быкова пишет, что, в отличие от фораминифер нижнеферганского подотдела, в риштанском ярусе встречено значительно меньшее разнообразие видов и, особенно, комплексов фораминифер. Присутствуют преимущественно четыре вида — *Nonion laeve* (Orb.), *Elphidium rischtanicum* N. Быкова, *Cibicides vialovi* N. Быкова и, реже, *Discorbis ferganensis* N. Быкова. Совершенно исчезают в риштанском ярусе *Rotalia alaica*, *R. iljini* и *R. heckeri*.

Среди комплексов фораминифер различаются два основных типа — нонионидовые и цибидидесовые. Изредка появляются комплексы, состоящие из небольшого числа песчанистых фораминифер.

Нонионидовые комплексы, как и в туркестанском ярусе, приурочены к алевроитово-глинистым осадкам, причем, как показывают наши данные, в менее алевроитовых разностях появляются редкие формы, характерные для более глубоководных зон — *Buliminella* sp., *Bulimina usbekistanensis* N. Быкова и *Neobulimina elongata* (Orb.).

Н. К. Быкова отмечает, что в одних нонионидовых комплексах *Nonion laeve* преобладает над *Elphidium rischtanicum*, в других наблюдается обратное соотношение. Пределы колебаний можно видеть в табл. 2 на примерах из исфаринского разреза.

Напомним, что преобладание *Elphidium* над *Nonion* отмечалось также для нонионидовых комплексов позднеалайского времени, но оно не наблюдалось в аналогичных комплексах раннеалайского времени и очень мало проявлялось в комплексах раннетуркестанского времени, где обычно преобладали *Nonion*. На возможных причинах этого явления мы остановимся ниже.

Цибидидесовые комплексы приурочены к глинам и мергелям, заключающим устрицы. В них *Cibicides vialovi* составляет 73—90%, в значительном количестве присутствуют также нониониды, среди которых иногда преобладают *Elphidium*, а иногда *Nonion*. В некоторых образцах отмечены также единичные *Discorbis ferganensis* и *Miliolidae*.

В одном из цибидидесовых комплексов обнаружены фораминиферы, характерные для более глубоководных зон и более открытых частей бас-

Соотношение видов в нонионидовых комплексах риштанского яруса (в %)

Виды	О б р а з ц ы						
	253	254—255	259—260	261	265	273	279
<i>Nonion laeve</i>	50	69—78	20—40	58	15	58	Присутств.
<i>Elphidium rischtanicum</i>	20	11—21	60—80	41	85	42	Преобл.
<i>Discorbis ferganensis</i>	10	4—7	—	—	—	—	—
<i>Cibicides vialovi</i>	20	1—6	—	—	—	—	—
<i>Bulimina usbekistanensis</i> . . .	—	—	—	ед	—	—	—
<i>Neobulimina elongata</i>	—	—	—	ед	—	—	—
Miliolidae	—	—	ед	—	—	—	ед

сейна, — бентонные *Virgulina schreiberziana* Czjzek, *Bolivina* sp., *Baggina vulineriaformis* N. Вукова, *Asterigerina*, и планктонные — *Globigerina*. Присутствие их Н. К. Быкова объясняет проникновением течений из Таджикского или Кызылкумского морей.

Как упоминалось выше, Н. К. Быкова при характеристике комплексов туркестанского яруса указывала, что преобладание *Elphidium* над *Nonion* связано с понижением солености. Но она полагает, что этот вывод для комплексов риштанского яруса не находит достаточного подтверждения и считает, что другой причиной преобладания *Elphidium* над *Nonion* могла явиться более низкая температура воды. Н. К. Быкова указывает, что в мелководной зоне современных бореальных морей *Elphidium* развиты гораздо больше, чем *Nonion*, и обращает внимание на то, что *Elphidium rischtanicum* гораздо крупнее *Elphidium ferganense*, существовавшего в туркестанском веке. Это, по мнению Н. К. Быковой, также говорит о холодноводности бассейна, так как в северных морях виды обычно характеризуются большими размерами.

Нам представляется, что преобладание *Elphidium* над *Nonion* связано с понижением солености вод залива. В пользу этого говорит состав второстепенных форм, входящих в комплексы с преобладанием *Elphidium* — обычно они представлены Miliolidae, которые, как показала Н. К. Быкова, получали распространение при опреснении (см. табл. 2, обр. 259—260, 279). Наоборот, в комплексах с преобладанием *Nonion* над *Elphidium* иногда, как видно из табл. 2 и других данных Н. К. Быковой, заключены формы, характерные для открытого бассейна с нормальной соленостью (*Bulimina*, *Neobulimina* и др.).

О холодноводности риштанского бассейна свидетельствуют, по Н. К. Быковой, также следующие данные: 1) экологическое сходство риштанской устрицы *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom., имеющей плоскую раковину, с уплотненными устрицами сузакского яруса [*Ostrea (Solidostrea) hemiglobosa* Rom., *O. (Bellostrea) bellovacina* Lam. var. *trinkleri* Böhm], которые были связаны с бореальной трансгрессией; 2) появление комплекса песчанистых фораминифер; 3) литологическое сходство типичных разностей риштанских глин с некоторыми разностями позднетуркестанских глин, отлагавшихся в холодноводном бассейне; 4) то обстоятельство, что риштанский бассейн явился приемником позднетуркестанского бассейна, связанного с холодноводной трансгрессией, и сменился исфаринским бассейном, по-видимому также связанным с холодноводной трансгрессией (Быкова, 1951, 1956).

Ввиду очевидной неубедительности всех этих положений, мы не будем останавливаться на их разборе, тем более, что основой их является

признание холодноводности сузакского и позднетуркестанского бассейнов, что достаточно подробно обсуждалось нами. Отметим только, что обитатели теплых вод — устрицы и раки *Callianassa* (о температурных требованиях которых мы писали в разделе о сузакских фораминиферах) — в риштанском бассейне имели очень большое распространение. Эти данные, а также мощные залежи гипса в отложениях риштанского яруса Таджикской депрессии, совершенно не согласуются с представлениями Н. К. Быковой о холодноводности Ферганского залива в риштанский век.

Исфаринский, ханабадский и сумсарский века

Как упоминалось выше, материалы, собранные во время наших исследований из отложений исфаринского, ханабадского и сумсарского ярусов Н. К. Быковой остались не обработанными. Имеющиеся данные по работам Н. К. Быковой (1939) и Н. Е. Минаковой (1948а, 1948б) использованы нами при общей характеристике фораминифер ферганского палеогена (см. стр. 12) и при освещении распространения и смены осадков и фауны в Ферганском заливе (см. кн. 1, часть III). Здесь следует только добавить, что в тонких, относительно глубоководных глинах ханабадского яруса Н. Е. Минаковой (1948б) обнаружены почти исключительно формы с песчанистой раковиной, среди которых определены: *Haplophragmoides* ex gr. *emaciatulus* Brady, *H.* ex gr. *canariensis* (Orb.), *Haplophragmoides* sp., *Alveolophragmium planum* N. Bykova, *Reophax* sp., *Trochammina* aff. *diagonis* (Carsey), *Trochammina* sp. и *Spiroplectammina* sp.

Все эти роды, а также некоторые виды находятся и в сузакском ярусе. Следуя Н. К. Быковой (1953б), мы должны были бы и отложения нижней части ханабадского яруса считать холодноводными, чему, однако, противоречат многие данные (см. кн. 1, часть III).

* * *

Как видно из изложенного, примененные Н. К. Быковой (1951) количественный подсчет и послойное изучение фораминифер из осадков разных типов позволили охарактеризовать различные комплексы фораминифер. Выясняется, что в Ферганском заливе постоянно были распространены понионидовые и цибидесовые комплексы, несколько меньшее распространение имели комплексы с преобладанием *Rotalia alaiica* и дискорбисовые; при значительном обособлении залива исключительным развитием пользовались миллиолидовые комплексы, а временами большое распространение приобретали песчанистые фораминиферы.

При использовании разнообразных литологических, экологических и палеогеографических данных для большинства из этих комплексов нам удалось очертить условия их обитания. Мы расходимся с Н. К. Быковой (1951, 1953б) в отношении характеристики условий обитания комплексов песчанистых фораминифер, так как она считает, что их развитие в основном определялось холодноводностью, связанной с бореальными трансгрессиями, происходившими, по ее мнению, в раннесузакское, позднетуркестанское, риштанское и исфаринское время; другим фактором, определявшим существование комплексов песчанистых фораминифер, Н. К. Быкова считает наличие морской растительности и связанный с нею характер реакций на дне бассейна.

Последовательное рассмотрение материала, при учете многих конкретных данных, характеризующих среду обитания этой фауны, показывает, что лишь единичные местообитания можно считать приуроченными к зоне морской растительности. Большинство же песчанистых фораминифер населяло тиховодные и относительно глубоководные части Ферганского залива, т. е. такую зону, где в современных бассейнах обычно

накапливается много органического вещества как сносимого из периферических частей залива, так и продуцируемого планктоном и бентосом, обитающим в этой части залива.

Полученные нами данные хорошо согласуются с результатами изучения таких живущих ныне фораминифер, как *Haplophragmoides* и *Trochammina*, которые могут обитать в воде, обедненной кислородом или даже совсем лишенной его (Сигаль, 1956).

Исследования Н. К. Быковой (1951) выявили очень интересные особенности состава некоторых комплексов известковых фораминифер, позволяющие осветить такие черты среды их обитания, как степень подвижности воды (цибицидесовые и дискорбисовые комплексы)¹, разное отклонение солености вод залива (комплексы с преобладанием *Rotalia iljini* и *R. heckeri*, нонионидовые комплексы с разными соотношениями *Nonion* и *Elphidium*, миллиolidовые комплексы).

Выводы, сделанные Н. К. Быковой (1951), в большинстве случаев хорошо увязываются с другими данными экологического характера. Материал, проработанный ею, позволяет иногда восстановить такие трудно улавливаемые особенности водной среды древних бассейнов, как стратификация вод залива (см. комплексы фораминифер раннетуркестанского времени).

Однако, пока остаются невыясненными условия обитания некоторых комплексов или причины их исчезновения. Примером может служить *Rotalia alatica*, которая в алайском веке слагала особый комплекс, в туркестанском существовала как второстепенная форма в других комплексах, а, начиная с рипшанского века, исчезла вообще. Сходные вопросы можно отнести также к *Rotalia iljini*, *R. heckeri* и некоторым другим.

Ответ на эти вопросы, а также освещение многих других экологических особенностей фораминифер, обитавших в Ферганском заливе, вероятно могли бы быть получены при изучении фораминифер из других разрезов, в частности, из разрезов Северной Ферганы, где условия обитания значительно отличались от существовавших в южной части залива. К сожалению, этот материал остался еще не обработанным Н. К. Быковой; его изучение — очередная задача при микрофаунистических исследованиях.

2. МОЛЛЮСКИ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ В ПАЛЕОГЕНЕ ФЕРГАНСКОЙ ДЕПРЕССИИ

Приводим общий список моллюсков палеогена Ферганской депрессии с указанием их распространения во времени². Далее рассмотрим отдельно: 1) устриц и образуемые ими устричники и 2) сообщества брюхоногих и двусторчатых моллюсков.

¹ Преобладание *Cibicides* в устричниках, образовавшихся при интенсивных волнениях и течениях, отмечается В. А. Крашенинниковым (1956) в миоценовых отложениях Подолии.

² При составлении таблицы использованы определения Е. В. Ливеровской, Л. В. Мироновой, Р. Л. Мерклиной (определения *Lithophaga* и *Anomia*), а также данные В. Т. Балахматовой (1953), О. М. Варенцовой-Мануйленко (1953а, 1953б), О. С. Вялова и В. И. Солуна (1950), Е. Н. Ивановой (1953) и И. А. Коробкова (1951). Названия устриц даны по О. С. Вялову, причем от установленных этим автором подрода *Turkostrea* (рода *Ostrea*) и рода *Fatima* в настоящий список включено только по одному виду; то же самое сделано с родом *Amphidonta*. Об остальных указываемых в литературе формах этих устриц в нашей работе подробно говорится дальше. В настоящее время (см. «Основы палеонтологии», 1960) для некоторых родов приняты другие названия: вместо *Pectunculus* — *Glycimeris*, вместо *Avicula* — *Pteria*, вместо *Perna* — *Isognomon*, вместо *Modiola* — *Modiolus*, вместо *Meretrix* — *Pitar* и вместо *Panopaea* — *Panope*.

Распределение моллюсков по ярусам и горизонтам

Название	Bch	Szk			Al		Trk ₁	Trk ₂		Trk ₃	Rst		Isph	Khn	Sms
		Szk ₁	Szk ₂	Szk ₃	Al ₁	Al ₂		m ₁	m ₂		Rst ₁	Rst ₂			
Двустворчатые моллюски															
<i>Nucula</i> pl. sp.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>N. ferganensis</i> Ivan.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>N. cf. triangularis</i> Arch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leda</i> pl. sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. khababadensis</i> Ivan.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. khababadensis</i> Ivan. var.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. cf. galeottiana</i> Nyst	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. cf. westendorpii</i> Nyst	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. schurabica</i> Liwer.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. cf. schurabica</i> Liwer.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Arca</i> pl. sp.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. aff. duvivieriensis</i> Wood	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cucullaea</i> sp.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. gibbosa</i> Netsch.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. dorsotundata</i> Netsch.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. crassatina</i> Lam.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Parallelodon</i> sp.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pectunculus terebratularis</i> Lam.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. cf. volgensis</i> Netsch.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. brevistris</i> Sow.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. cf. pseudopulvinatus</i> Orb.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. ex gr. polymorphus</i> Desh.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pectunculus</i> sp.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Limopsis</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Avicula</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pinna</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Perna</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chlamys vialovi</i> Korob.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Ch. sokhtiensis</i> Korob.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gh. dichotocosta</i> Korob.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Ch. zimistanensis Korob.
Ch. necopitana Korob.
Ch. (?) foediaurita Korob.
Chlamys sp.
Ch. incelebrata Korob.
Ch. (?) advena Korob.
Ch. sumsarica Vial.
Ch. sumsarica Vial. var. *korobkovi* Vial.
Ch. sumsarica Vial. var. *fastosa* Korob.
Pectinidae pl. sp.
Pecten karadarsjensis Korob.
P. mancus Korob.
Lima sp.
Ostrea (Cymbulostrea) flabellulaeformis Schaur
O. (C) pygmaea Vial.
O. (Flemingostrea) schurabica Vial.
O. (Solidostrea) hemiglobosa Rom. var. *kalirniganica* Burač.
O. (Bellostrea) kalizkyi Vial.
O. (B.) bellovacina Lam.
O. (B.) bellovacina Lam. var. *trinkleri* Böhm
O. (Gorizdrella) gorizdroae Vial.
O. (Turkostrea) turkestanensis Rom.
O. (Cubitoostrea) plicata Solander
O. (C.) tianschanensis Rom.
O. ex gr. longirostris Lam.
O. (Platygena) asiatica Rom.
O. (Pl.) lada Vial.
Liostrea simplex (Desh.).
L. rischianica Vial. (in litt.).
L. (Kokanostrea) kokanensis (Sok.).
Gryphaea (Gryphaea?) errara Vial.
Gr. (Gigantostrea) camelus Burač.
Gr. (Ferganea) severzovi Rom.
Fatima esterházyi (Páv.).
Amphidonta ferganensis (Rom.).
Anomia ex gr. albertiana Nyst
Mytilus sp.
Modiola pl. sp.

Таблица 3 (продолжение)

Название	Bch	Szk			Al		Trk ₁		Trk ₂		Trk ₃	Rst		Isph	Kh	Sms
		Szk ₁	Szk ₂	Szk ₃	Al ₁	Al ₂	m ₁	m ₂	Rst ₁	Rst ₂						
<i>Modiola jeremejewi</i> Rom.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. elegans</i> Sow.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. zimistanensis</i> Ivan.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lithophaga tsfarensis</i> Merkl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lithophaga</i> pl. sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Unio</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crassatella</i> pl. sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. scutellaria</i> Desh.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. aksaraiensis</i> Ivan.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. vitalovi</i> Ivan.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. rotundo-angulata</i> Ivan.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. cf. duboisi</i> Mayer	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. cf. intermedia</i> Nyst	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cardita</i> pl. sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. cf. longa</i> Arkh.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pectuncularis</i> Lam.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. ex gr. pectuncularis</i> Lam.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. multicosata</i> Lam.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. cf. astieri</i> Orb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. aff. astieri</i> Orb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. ferganica</i> Miron.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. lukovichi</i> Ruchin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Isocardia eichwaldiana</i> Rom.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Isocardia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cyprina</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. morrisi</i> Sow.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. lunulata</i> Desh.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lucina</i> pl. sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. cf. gravesii</i> Desh.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phacoides</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diplodonta ferganensis</i> Var.-Man.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. subaizyensis</i> Var.-Man.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. aff. renulata</i> Desh.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diplodonta</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Thyasira sp.
Corbis (?) sp.
C. cf. volderiana (Nyst).
Cardium pl. sp.
C. ex gr. plumsteadense Sow.
C. dungrumense Liwer.
C. aff. edwardsi Desh.¹
Nemocardium edwardsi (Desh.).
Nemocardium trifidum (Desh.).
Meretrix pl. sp.
M. ovalina Desh.
M. cf. rutoti Cossm.
M. aff. montensis Cossm.
M. varzikensis Var.-Man.
M. proxima Desh.
M. aff. sulcataria Desh.
M. cf. tokodensis Oppenh.
M. cf. sublunaria Arch.
M. cf. mayeri Netsch.
M. tschangirtaschensis Liwer.
M. cf. nitida Desh.
M. incrassata Sow.
Tapes (?) sp.
Tellina pl. sp.
T. sutchinensis Liwer.
Gari consobrina (Desh.)
G. debilis (Desh.)
G. edwardsi (Morris)
Gari sp.
Solecurtus pl. sp.
S. subsolenoides (Var.-Man.)
S. turkestanensis (Var.-Man.)
Solen pl. sp.
Cutellus pl. sp.
Lutraria sp.
Panopaea pl. sp.

¹ Форма, определенная Е. В. Ливеровской (1953, табл. V, фиг. 1—2) как *Cardium aff. edwardsi* Desh., судя по характеру скульптуры, относится скорее к роду *Laevicardium* (примечание отв. редактора).

Таблица 3 (продолжение)

Название	Beh	Szk			Al		Trk ₁	Trk ₂		Trk ₃	Rst		Isph	Khn	Sms
		Szk ₁	Szk ₂	Szk ₃	Al ₁	Al ₂		m ₁	m ₂		Rst ₁	Rst ₂			
<i>Panopaea vaudini</i> Desh.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. aequalis</i> Schafh.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. corrugata</i> Dixon	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. elongata</i> (Leym.)	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. cf. intermedia</i> Sow.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. ispharinica</i> Miron.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. aff. woodwardi</i> Koen.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solemya</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Corbula</i> pl. sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. karaunkurica</i> Liwer.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. rischtanensis</i> Ivan.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. (Cuneocorbula) turkestanensis</i> Slodk	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. (C.) ex gr. turkestanensis</i> Slodk.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. (C.) asiatica</i> Vial.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. (C.) ex gr. asiatica</i> Vial.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. (C.) gorizdroae</i> Vial.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. (C.) angulata</i> Lam.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. (C.) biangulata</i> Desh.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. (C.) triangulata</i> Vial.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Martesia</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Thracia</i> (?) sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pholadomya</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cuspidaria</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Лопатоногие															
<i>Dentalium</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Брюхоногие моллюски															
<i>Pleurotomaria</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pyramidella</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Turbonilla</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eulina</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Micromelania</i> (?) sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cerithium</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

УСТРИЦЫ И УСТРИЧНИКИ

УСТРИЧНАЯ ФАУНА ФЕРГАНСКОГО ПАЛЕОГЕНА

Из биоценозов, населявших дно Ферганского залива палеогенового моря, при полевых исследованиях наиболее сильно бросаются в глаза биоценозы крупных устриц. Это те знаменитые ферганские устрицы и устричники, которые были открыты после присоединения Туркестана к России и впервые описаны Г. Д. Романовским (1878, 1879, 1882, 1884). Крупные устрицы и сложенные ими устричники задают общий «тон» фауны ферганского палеогена и представляют в ней для палеонтолога наибольший интерес.

Ферганские устрицы после Г. Ф. Романовского изучались многими палеонтологами. О них последовательно писали Бэм (Böhm, 1902), Д. В. Соколов (1909, 1912), С. Н. Михайловский (1914), З. Ф. Гориздро (1915), Ки (Kieh, 1930), Бэм (Böhm, 1933) и Б. А. Борнеман, А. Р. Бурачек и О. С. Вялов (1934). Любопытно отметить, что одна из особо характерных ферганских палеогеновых устриц, называемая сейчас *Fatima esterhazyi*, представляет одну из наиболее давно известных окаменелостей вообще: эти устрицы были описаны в 1780 г. Фихтелем под названием «Gryphiten» на основании сотен экземпляров, происходящих из Трансильвании.

В наше время ферганские устрицы были подробно изучены О. С. Вяловым, причем это исследование было выполнено на основе ревизии систематического состава всего обширного семейства устричных по их ископаемым и ныне живущим представителям. Принципы классификации сем. Ostreidae были им изложены в 1948 г. в небольшой статье. О. С. Вяловым по устрицам было опубликовано много работ, основные из них следующие. В 1937 г. вышла в свет работа «Руководящие устрицы палеогена Ферганы». В 1940 г. была закончена большая монография, заключающая подробное описание большинства среднеазиатских палеогеновых устриц; к сожалению, эта работа не была напечатана. Позже О. С. Вяловым была опубликована работа, посвященная специально палеогеновым устрицам Таджикской депрессии (1948б). Исследования этого автора показали большое разнообразие форм и большую изменчивость, присущую устрицам Средней Азии.

Судя по обилию устриц¹, по присутствию здесь (согласно работам О. С. Вялова) различных подсемейств, многих родов, подродов, представленных многими видами и разновидностями, а также судя по крупным размерам, которых достигали раковины многих форм, — среднеазиатское палеогеновое море и в особенности его Ферганский залив представляли места, чрезвычайно благоприятные для жизни устриц. Это было специфическое «устричное море», в котором устрицы процветали. Такую характеристику мы находим уже в работах Д. В. Соколова, посвященных ферганскому ярусу (1910, 1912). Этот автор писал: «За время отложения осадков ферганского яруса море, заливавшее современную Ферганскую долину, было настоящим царством некоторых немногих видов устриц, достигших здесь необыкновенно пышного развития, но затем вымерших и отсутствующих в покрывающих ферганский ярус осадках...» (1912, стр. 113).

Помимо подрода *Turkostrea* Vialov, в алайском ярусе и рода *Fatima* Vialov в туркестанском, включающих несколько видов и значительное число разновидностей (общим счетом 22 систематических единицы), рассматриваемых нами ниже, из ферганского палеогена известны еще следующие устрицы (названия даны по О. С. Вялову, 1948а)². При этом необ-

¹ Г. Д. Романовский, выделивший ферганский ярус (в меловой системе), писал, что он отличается «преимущественно мириадами остатков красивой *Gryphaea Kaufmannii* Rom.» (1879).

² В скобках приведены подродовые названия или названия секций.

ходимо отметить, что подроды *Solidostrea*, *Kokanostrea* и *Ferganea* были основаны О. С. Вяловым на среднеазиатском материале.

1. *Ostrea (Bellostrea) kalizkyi* Vial.— Szk
2. *Ostrea (Bellostrea) bellovacina* Lam.— Szk
3. *Ostrea (Bellostrea) bellovacina* Lam. var. *trinkleri* Böhm— Szk
4. *Ostrea (Solidostrea) hemiglobosa* Rom. var. *kafirniganica* Burač.— Szk
5. *Gryphaea (Gigantostrea) camelus* Burač.— Szk
6. *Gryphaea (Gryphaea?) errara* Vial.— Szk
7. *Ostrea (Gorizdrella) gorizdroae* Vial.— Al
8. *Ostrea (Flemingostrea) schurabica* Vial.— Trk
9. *Liostrea (Kokanostrea) kokanensis* (Sok.) — Trk
10. *Liostrea simplex* (Desh.) — Rst
11. *Liostrea rischtanica* Vial. (in litt.) — Rst
12. *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom.— Rst
13. *Ostrea (Platygena) lada* Vial.— Rst
14. *Ostrea (Cubitostrea) plicata* Sol.— Khn
15. *Ostrea (Cubitostrea) tianschanensis* Rom.— Khn
16. *Ostrea (Cymbulostrea) flabellulaeformis* Schaur.— Sms
17. *Ostrea (Cymbulostrea) pygmaea* Vial.— Sms
18. *Ostrea ex gr. longirostris* Lam.— Sms¹
19. *Gryphaea (Ferganea) sewerzowi* Rom.— Sms
20. *Amphidonta ferganensis* (Rom.) — Sms
21. *Amphidonta galeata* (Rom.) — Sms
22. *Amphidonta galeata* (Rom.) var. *rotula* Vial.— Sms.

Из этого списка к подсем. *Ostreinae* Lamarck² относятся формы под №№ 1—4 и 7—19, к подсем. *Gryphaeinae* Vialov — формы №№ 5, 6 и 20, к подсем. *Exogyrinae* Vialov — формы под №№ 21—23.

Устрицы не только и не столько заходили в среднеазиатское палеогеновое море из других морей, сколько развивались здесь на месте, притом развивались, как мы это могли показать для Ферганы, в бассейне с постоянно менявшимся режимом, часто с затрудненным сообщением с открытым морем; этот бассейн временами был полузамкнутым.

Среднеазиатское море, в частности его Ферганский залив, были «рассадником» устриц. Из него некоторые устрицы расселялись в другие части азиатского и европейского палеогенового моря, причем иногда заходили очень далеко. Последнее хорошо иллюстрируется появлением *Fatina esterházyi* (Páv.) — формы, как увидим дальше, среднеазиатского происхождения в палеогеновом море в Трансильвании (Румыния), из отложений которого она была описана раньше, чем из Ферганы. Отсюда и название этой устрицы, столь странно звучащее в обстановке Средней Азии; в Румынии этот вид стоит особняком. Совершенно иную картину мы наблюдаем в палеогеновых отложениях Средней Азии.

Из соседней с Ферганской депрессией области распространения морского палеогена — Таджикской депрессии — О. С. Вяловым (1948б) было описано 38 различных видов и разновидностей устриц. Здесь, в отличие от Ферганы, особенно богат устрицами (18 форм) сузакский ярус. Из них характерный сузакский вид *Gryphaea (Gigantostrea) camelus* Burač. представлен, по О. С. Вялову, в бассейне Таджикской депрессии основной формой и тремя разновидностями. В Ферганской депрессии было встречено всего лишь несколько экземпляров этого вида. Это говорит о том, что в сузакское время более южный район — Таджикская депрес-

¹ Этих устриц О. С. Вялов определил по нашим сборам из верхов ханабадского яруса в Южной Фергане (Риштан, восточный разрез Шураба).

² Подсемейство *Ostreinae* семейства *Ostreidae* Lamarck было установлено О. С. Вяловым в 1936 г., однако, на основании действующих сейчас правил номенклатуры, автором подсемейства необходимо писать автора названия семейства.



сия — представлял основное место жизни этого вида и что отсюда он зашел в Фергану. Видимо, такого же происхождения одиноко стоящая среди ферганских устриц сузакская *Gryphaea errara* Vial., имеющая близко родственные формы *G. smirnovi* Rom. с разновидностью и *G. latipyga* Vial. в Таджикской депрессии (Вялов, 19486). Количество выделенных

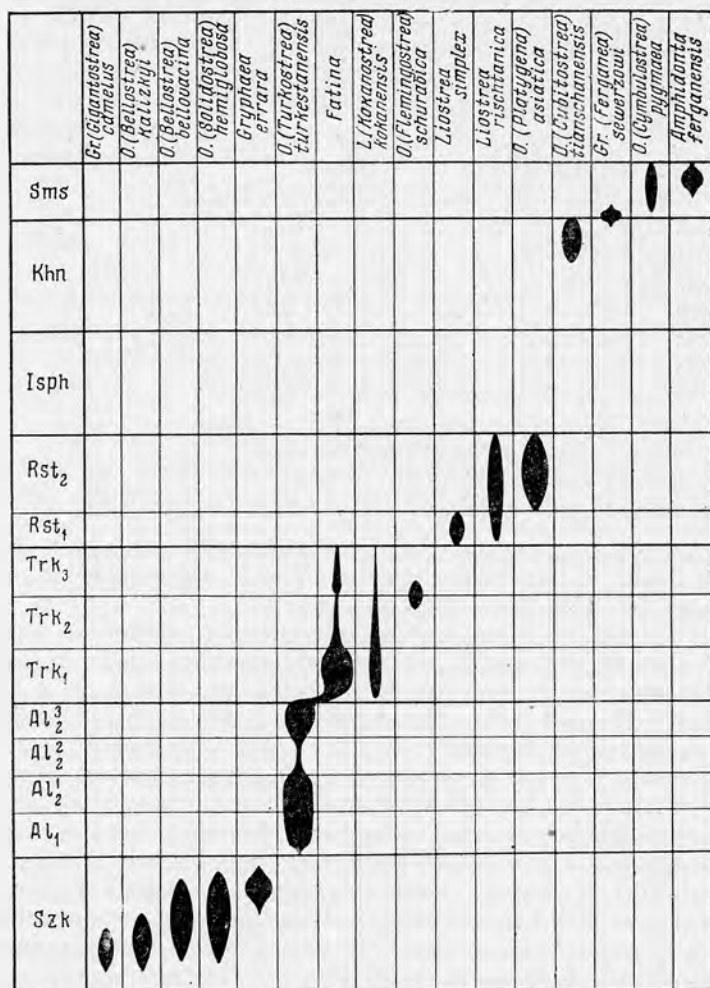


Рис. 5. Стратиграфическое распределение устриц в ферганском палеогене

О. С. Вяловым форм подрода *Turkostrea* в Таджикской и Ферганской депрессиях одинаково (и тут, и там оно равно 9); имеются общие формы, часть различна. Иную картину показывает род *Fatina*: его богатству формами (по Вялову — 13) в Фергане — в Таджикской депрессии могут быть противопоставлены только два вида и одна разновидность, вообще не характерные для туркестанского яруса на юге и здесь редко встречающиеся (Вялов, 19486). Они известны только на севере Таджикской депрессии.

Из других интересных нас устриц рипшанская *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom. в Таджикской депрессии встречается очень редко, а сумсарская *Amphidonta* здесь отсутствует.

На рис. 5 показано стратиграфическое распределение устриц в ферганском палеогене.

ФЕРГАНСКИЕ УСТРИЧНИКИ И УСЛОВИЯ ИХ ОБРАЗОВАНИЯ

Среди преимущественно моллюсковых сообществ Ферганского залива устричные биоценозы занимают особое место. В противоположность большинству других моллюсковых сообществ, в которые входили в разной степени подвижные формы двустворчатых и брюхоногих, обитавшие на рыхлом дне, устричные биоценозы состояли из сидячих форм.

Ферганские устрицы часто образовывали сомкнутые поселения — устричные банки. Банки, как правило, были приурочены к достаточно плотному дну — песчано-алевритовому, глинисто-алевритовому и детритическому. Моллюски других биоценозов, связанных с рыхлым дном, преимущественно ползали по нему или в него зарывались.

Таким образом, наблюдается определенный антагонизм между различными экологическими типами пелеципод ферганского палеогена. Поэтому мы встречаем в разрезах либо слои с устрицами, либо слои с равномускульными пелециподами и гастроподами. Слои со смешанным составом также наблюдаются, а именно, в отложениях переходного типа, где к населению мягких грунтов примешиваются молодые особи устриц с легкими раковинами, или же они наблюдаются в местах переотложения раковин.

В устричные биоценозы входили не одни только устрицы. С ними были связаны представители различных групп животных, возможно также и растения — обитатели твердого субстрата, находившие приют на раковинах устриц, либо в них. Сюда относятся другие двустворчатые моллюски (*Anomia*), черви, баланусы, мшанки, губки и, несомненно, сюда относились также и другие мягкотелые животные, в ископаемом состоянии не сохранившиеся¹. Многие устричные сообщества были образованы особями с крупными раковинами, принадлежавшими под родам *Solidostrea*, *Bellostrea*, *Platygena*, *Turkostrea* и родам *Fatina* и *Amphidonta*.

В некоторых случаях к крупным устрицам примешивались мелкие устрицы, но обычно в небольших количествах [например, *Liostrea* (*Kokanostrea*) *kokanensis* (Sok.) вместе с крупными *Fatina* в Trk₁]. Реже наблюдалась обратная картина: обилие мелких устриц вместе с небольшим числом крупных [например, мелкая *Ostrea* (*Flemingostrea*) *schurabica* Vial. и крупные *Fatina* на более высоком уровне туркестанского яруса в исфаринском разрезе, под горизонтом *m* (см. рис. 16, стр. 64)] и редкие случаи нахождения в отдельных слоях немногочисленных *Fatina* среди массы *Liostrea* (*Kokanostrea*) *kokanensis* (Sok.). Наконец, нам известны также биоценозы, состоящие из мелких устриц, в составе которых крупные не участвовали. Сюда относятся, например, устричник из раковин *Liostrea simplex* (Desh.) в основании риштанского яруса (горизонт *n*) в исфаринском разрезе, Камыш-Баши и других, и устричники, образованные многочисленными мелкими раковинами *Ostrea* sp. в горизонте *m* в Кызыл-Арче. Во всех перечисленных устричниках равномускульные двустворчатые моллюски почти полностью отсутствуют, хотя их много в ниже- и выше-лежащих слоях.

Для выяснения условий жизни устриц Ферганского залива палеогенового моря и условий образования ими банок, рассмотрим слои с устрицами по ярусам. Вопросы условий жизни устриц интересовали уже Г. Д. Романовского (1878).

Сузакский ярус (Szk)

Отложения бухарского яруса в Фергане устриц не содержат.

В сузакском ярусе были встречены следующие формы: *Ostrea* (*Bellostrea*) *kalizkyi* Vial., *O. (B.) bellovacina* Lam., *O. (B.) bellovacina* Lam. var. *trinkleri* Böhm, *O. (Solidostrea) hemiglobosa* Rom. var. *kafirniganica* Burač.,

¹ Подробнее см. в разделе «Симбионты ферганских крупных устриц» (см. стр. 88).

Gryphaea (Gigantostrea) camelus Burač. и *G. errara* Vial. Последняя форма занимает стратиграфически более высокий уровень, чем первые пять.

В Южной Фергане (Бужум, или Джиль-Булак) на сравнительно низком стратиграфическом уровне (Szk₁) в песчано-алевритовых осадках наблюдаются устричники из раковин *Ostrea (Bellostrea) bellovacina* Lam. и ее разновидности (var. *trinkleri*). В той же части разреза устричник из раковин *O. (Bellostrea) bellovacina* и *Ostrea (B.) kalizkyi* обнаружен в Северо-Западной Фергане (Шайдан Аптский). *O. (B.) kalizkyi* образует разреженные устричники с другими видами моллюсков в Северной и Северо-Восточной Фергане; этот устричный слой можно наблюдать от Варзыка на западе и до Арсланбоба — на востоке¹. Очень редко в нем можно найти также *Gryphaea (Gigantostrea) camelus* Burač. (Нарын, Караункур). Там, где разрез удается проследить с юга на север, в сторону береговой линии сузакского моря, могут быть отмечены изменения внутри этого

устричного слоя и его замещение дальше к северу грубыми красноцветами без фауны.

Слой с *Ostrea (Bellostrea) kalizkyi* залегает на красноцветах или на серых и зеленых алевритах. Большой мощностью он нигде не обладает: максимальная наблюдавшаяся мощность — 1,10 м, минимальная, в Ак-Сае и на р. Нарын, — до 0,50 — 0,60 м. Всюду этот слой сложен грубозернистым песком, гравием, содержит гальку (до 10 см), раковины устриц, ядра равномускульных пелеципод и гастропод; цвет желтовато- или зеленовато-серый, иногда местами светло-лиловый. Обыкновенно этот слой неоднородного сложения: прослойки песчаника без галек и фауны чередуются в нем с прослоями с галькой и фауной. Такое чередование особенно четко выражено в разрезе горы Айляма около Варзыка (см. кн. 1, рис. 16). В 6,5 км к юго-западу отсюда разрез сходный, а в 6 км к востоку (Сурхи) он уже отличен (рис. 6).

Рассмотрим несколько подробнее разрез этого горизонта в Айляме. Толща распадается на пять слоев, из которых три (слои 1, 2 и 3) содержат фауну. Они более плотны, чем промежуточные слои

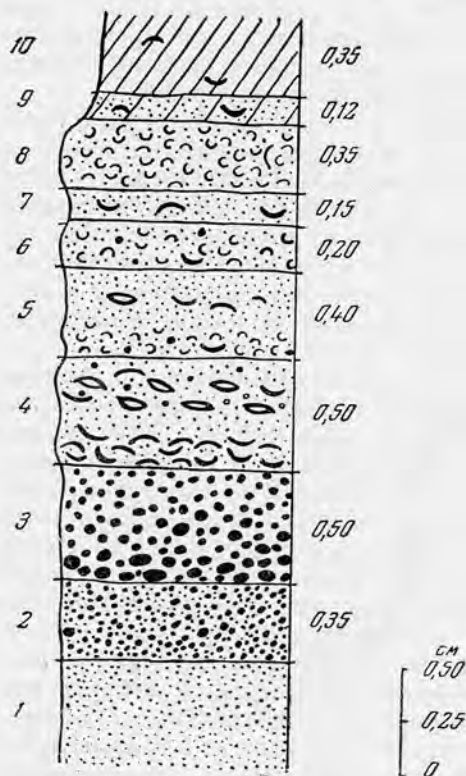


Рис. 6. Разрез морских песчано-гравийных отложений нижней части сузакского яруса с галькой, устрицами и раковинами других моллюсков. Северная Фергана, Сурхи около Варзыка

песчаника, и выступают в виде небольших карнизов. Слои 1 и 3 содержат гальки. Вполне закономерным является отсутствие галек в слое 3 в разрезе Варзыкской гряды, а также меньшее их количество и меньшие размеры здесь в слое 1 — этот участок располагался дальше от берега. Слой 3 айлямского разреза лишь в основании включает гальки, притом более крупные, чем в слое 1.

¹ Этот слой в северной полосе Ферганской депрессии прежде относили к бухарскому ярусу.

В слое 1 вместе с гальками встречаются обломанные и окатанные створки раковин устриц. Слой 2 содержит отдельные створки главным образом гладких и крупных равномускульных пелеципод, с преобладающей ориентировкой $\cup \cup$ и нередко вложенных одна в другую; в Варзыкской гряде в этом слое присутствуют также разрозненные створки устриц. Лишь в слое 3 в обоих местах заключены цельные двустворчатые раковины устриц *O. (Bellostrea) kalizkyi*, обычно лежащие плашмя. Кроме того, здесь состав моллюсковой фауны богаче, чем на более низких уровнях разреза: помимо *Pectunculus*, здесь пользуются широким распространением крупные *Cardita* ex gr. *pectuncularis* Lam. и крупные гастроподы с богато скульптурированной раковиной (*Fusus* sp.).

Чередование слоев в синхроничном морском гравийно-галечном горизонте в Сурхи более частое и более сложное, чем в других точках этого района; оно показано на рис. 6. Здесь пески с галькой и резко выраженный галечный слой сменяются кверху гравийным песчаником с гальками и многочисленными отдельными створками устриц. Выше пески с галькой, содержащие одно-, а также двустворчатые раковины устриц, и пески с немногочисленными остатками устриц переслаиваются со слоями, где створки устриц также присутствуют, но где главную массу органических остатков составляют ядра равномускульных пелеципод.

В более восточных разрезах северной окраины Ферганской депрессии рассматриваемый слой с устрицами имеет в Ак-Сае мощность от 0 до 0,60 м, а в Арсланбобе — до 0,40 м; в последнем месте он местами также выклинивается. Весь он более грубозернист, чем в Варзыкском районе, образован грубым гравийником с гальками (кварцевыми и другими) (см. кн. 1, стр. 156, рис. 36). Однако он содержит много фауны: как двустворчатые раковины, так и отдельные створки *Ostrea (Bellostrea) kalizkyi*, в нарынском разрезе также *Gryphaea (Gigantostrea) camelus* Bugač. (обыкновенно крупных размеров, до 15 см в поперечнике, и обломки их раковин), а также ядра равномускульных пелеципод [*Panopaea elongata* (Leym.), *Panopaea* sp., *Cyprina morrisi* Sow.] и крупных гастропод. Здесь найдены также *Natica* (?) sp.

Может быть отмечена разница между устричником в Арсланбобе и на р. Нарын (Карау-Кыр). В более грубозернистой породе в первом месте разрозненных створок устриц и их обломков больше; на Нарыне же, наоборот, преобладают раковины устриц с обеими створками. Эти особенности обоих разрезов свидетельствуют о неспокойных условиях отложения в прибрежно-литеральной зоне сузакского моря, которая в сторону суши переходила в красно- и пестроцветы.

Сравнение между собой разрезов отдельных точек и прослеживание отдельных разрезов по вертикали очень наглядно показывает быструю и частую смену условий осадкообразования и жизни: от галечников без устриц к галечникам и гравийникам с разрозненными и поломанными створками устриц и далее к песчаникам и гравийникам, как с отдельными створками, так и цельными двустворчатыми раковинами устриц, равномускульными пелециподами и гастроподами, а также к пескам, лишенным фауны или содержащим лишь редкие органические остатки. Эта смена свидетельствует о различной силе воздействия прибойной волны и береговых течений на осадки и фауну — о большем воздействии на малых глубинах и на более открытых участках.

Скопления раковин устриц и других моллюсков, по-видимому, ни в одном из этих слоев не являются чисто первичными. Однако большое число и даже преобладание цельных двустворчатых раковин устриц и равномускульных пелеципод (например, в слое 3 разреза горы Айляма) говорит о том, что эти экземпляры не подвергались длительному переносу, а захоронены, по-видимому, близко к месту своего обитания или даже частично на нем самом, после нарушения его первичного состояния волнами. К сожалению, на севере Ферганской депрессии отсутствуют разрезы,

отвечающие этому времени, в которых было бы видно строение сузакского яруса на участках морского дна, более удаленных от берега, чем рассмотренные выше. Возможно, что по этой причине для нас остались неизвестными бесспорно первичные устричники этого начального момента трансгрессии.

Выше по разрезу сузакского яруса устричники пользуются большим распространением в Северной и Северо-Восточной Фергане; условия образования этих устричников, а также условия существования устриц могут быть здесь выяснены очень хорошо. Это отчасти связано с тем, что трансгрессия моря в это время была более длительной и несколько дальше заходила на север, чем в предшествующее время. Поэтому обнажения вскрывают здесь не только отложения окраинных участков сузакского моря, но и отложения несколько более глубоких его частей, чем те, с которыми мы познакомились ранее.



Рис. 7. Деталь устричника, образованного раковинами *Ostrea (Solidostrea) hemiglobosa* Rom. var. *kafiriganica* Burač. в основании 5-метрового известнякового карниза сузакского яруса. Северная Фергана, Ак-Сай.

Идя с севера на юг, на этом уровне сузакского яруса по отдельным протяженным обнаженным полосам мы можем проследить переходы от устричников вторичных к устричникам первичным. Ту же смену нам показывают разрезы этой части сузакского яруса в более южных частях его развития, если их детально прослеживать снизу вверх.

На севере и северо-востоке Ферганской депрессии рассматриваемая часть сузакского яруса содержит одну, очень хорошо выдерживающуюся пачку слоев, выступающую в обнажениях в виде четкого карниза (Szk_2). В основании этой пачки встречается либо небольшое количество раковин *Ostrea (Solidostrea) hemiglobosa* Rom. var. *kafiriganica* Burač. и *O (Bellostrea) bellovacina* Lam. var. *trinkleri* Böhm, либо образованный ими мощный устричник (рис. 7). Такие разрезы мы наблюдали во многих местах, начиная от Майли-Сая на западе и кончая Шайдап-Саем и Кой-Ташем — на востоке. В имеющихся разрезах более западных частей северной окраины Ферганской депрессии этот устричник отсутствует; только в районе Варыжа устрицы появляются в наиболее южной точке — в Сурхи.

В разрезах, близких к древней береговой линии сузакского моря, где среди красноцветных пачек впервые появляются маломощные морские осадки, мощных устричников нет. Здесь грубые песчано-гравийные отложения заключают разрозненные створки устриц. Так, например, в

Кара-Арт у Арсланбоба в основании сузакского карниза наблюдается маломощное скопление крупных раковин *O. (Bellostrea) bellovacina* var. *trinkleri* и *O. (Solidostrea) hemiglobosa* var. *kafirniganica*. Выше следует слой песчаника с отдельными створками и двустворчатыми раковинами *Gryphaea errata* Vial., а еще выше — гравийник, заключающий лишь обломки раковин этой грифеи; выше по разрезу идут красноцветы.

При удалении от берега разрез существенно меняется. Так, хорошим примером сузакских отложений несколько более удаленной зоны могут служить разрезы по р. Нарын.

Здесь в одном из разрезов левого берега, в основании известняковой толщи лежит мощная (не менее 2,30 м) устричная банка из крупных раковин *O. (Bellostrea) bellovacina* var. *trinkleri* и *O. (Solidostrea) hemiglobosa* var. *kafirniganica*. Целные раковины преимущественно лежат на левой створке; цемент известковый, с примесью среднезернистого песка. Выше известняковая толща по всей мощности уже полностью лишена терригенных частиц. Над базальным устричником в ней еще присутствуют раковины названных форм устриц, к которым прибавляется *Gryphaea errata*.

Выше известняк включает только эту форму, то в большом количестве, то распределенную более редко, различной сохранности и с различно ориентированными раковинами (с обеими створками или в виде отдельных створок, лежащих плашмя или на боку).

В другом месте, а именно на правом берегу Нарына, в гряде Карау-Кыр, базальный устричник был прослежен с самого своего основания. На тонкой зеленой глине с мелкими равномускульными пелециподами лежит пятнистая фиолетовая и охристо-желтая глина с кварцевыми песчинками и гравием (0,07 м). Выше следует слой (0,08 м) более светлой карбонатной глины, светло-зеленой и пестрой, с гравием и битой ракушей — тонкими и мелкими обломками раковин устриц. Еще выше следует слой такой же известковистой глины (0,55—0,70 м) с многочисленными обломками раковин устриц и с отдельными крупными створками, преимущественно лежащими плашмя и очень густо; некоторые створки сильно иссверлены. И только выше залегает устричная банка, образованная раковинами устриц с обеими створками, преимущественно лежащими плашмя и в прижизненном положении. Раковины¹ лежат предельно густо, цемент известковый, без песчинок и гравия. В этой точке устричник маломощный (1,00 м) и покрывается известняком (0,30 м) с отдельными раковинами устриц, преимущественно разрозненными створками. Выше следует известняк, пронизанный ходами каких-то беспозвоночных и заключающий ядра равномускульных пелеципод; крупные устрицы здесь чрезвычайно редки. Еще выше в известняках появляется *Gryphaea errata*.

Сравнение двух разрезов, описанных на берегах Нарына, показывает изменчивую мощность устричной банки, ее линзовидную форму, обстановку зарождения банки и ее дальнейшее развитие. На глинистое дно, непосредственно непригодное для развития на нем устричника из крупных и массивных раковин, течением или прибойной волной была нанесена битая ракуша. Затем, при усилившейся подвижности воды, сюда с близлежащего участка дна, заселенного устрицами, были принесены разрозненные их створки, и далее, уже на твердом дне, возникла устричная банка.

На подвижность воды, различную в различных местах развития устричников на дне моря, указывает, во-первых, состав цемента устричника, в некоторых местах заключающий в основании устричника песчинки и

¹ В этом устричнике толщина нижних створок *Ostrea (Solidostrea) hemiglobosa* var. *kafirniganica* достигает 5 см.

мелкие галечки, выше переходящий в песчанистый известняк, а еще выше свободный от терригенных частиц. Во-вторых, о подвижности водной среды говорит ориентировка раковин: некоторая часть раковин (обычно меньшая) лежит в перевернутом положении на своей верхней створке и есть экземпляры, стоящие на ребре. Известны также разрезы (Кой-Там), где устричник, состоящий из раковин с обеими створками, кверху переходит в нагромождение отдельных створок и их обломков. Это говорит о том, что сила волны настолько увеличилась, что дальнейшее существование и рост устричника стали невозможны и он начал разрушаться.

Выше по разрезу крупных устриц *Ostrea (Solidostrea) hemiglobosa* var. *kafirniganica* и *O. (Bellostrea) bellovacina* var. сменяет *Gryphaea errara*. Вместе с *G. errara* эти крупные устрицы встречаются лишь спорадически и до верхов сузакской известняковой пачки не доходят. *G. errara* связана обыкновенно с тонкозернистыми фораминиферовыми и детритусовыми известняками. В окраинных частях сузакского моря раковины этого вида были встречены в песчаниках.

Нижняя створка *G. errara* очень сильно выпуклая. Это должно было создавать малую устойчивость раковины на дне в полосе сильных волнений — значительно меньшую, чем у широких, более равномерно выпуклых раковин типа *O. (Solidostrea) hemiglobosa* Rom. var. и тем более у еще более плоских раковин типа *O. (B.) bellovacina* Lam. И если волнение на морском дне могло переворачивать раковины названных видов острей, оно тем более было способно нарушить первичную естественную ориентировку раковин *Gryphaea errara*. Главным образом поэтому и не удается наблюдать банки этого вида с раковинами, сохранившимися в прижизненном положении.

Алайский ярус (Al)

Этот ярус является одним из трех ярусов ферганского палеогена, обративших на себя внимание обилием устриц с первых дней знакомства с ним геологов. Алайские устрицы принадлежат подроду *Turkostrea* рода *Ostrea*, преобладающим видом является *Ostrea (Turkostrea) turkeslanensis* Rom. с несколькими разновидностями. *Turkostrea* встречается в алайском ярусе Ферганы повсеместно, причем в отдельных точках и слоях мы встречаем разное количество раковин этих устриц. Известны разрезы, как исфаринский и многие другие, где *Turkostrea* присутствует в огромных количествах, и, наоборот, другие разрезы, в юго-восточном углу Ферганской депрессии, где этот подрод устриц почти полностью отсутствует (Кочкар-Ата на р. Куршаб).

Turkostrea встречается в алайском ярусе в самых различных породах — конгломератах, гравийниках, песчаниках, алевролитах и в различных типах известняков, а также в различных их переходных типах. В глинах *Turkostrea* не наблюдалась, но в перечисленных выше породах с примесью глины она присутствует. Степень концентрации раковин *Turkostrea*, а также особенности их захоронения в этих породах различны: мы здесь имеем первичные устричники с устрицами, сохранившимися на месте жизни в нетронутom состоянии, а также различные типы вторичных устричников.

Изучение устричников в многочисленных разрезах алайского яруса показывает, что, за немногими исключениями, устричники из раковин *Turkostrea* в большей или меньшей степени были переработаны волнением. Это объясняется тем, что основные устричные поселения располагались в мелководной зоне, где при усилении волнения неизбежно какая-то часть живых устриц гибла, а раковины их частью выносились за пределы поселения, частью же оставались на месте обитания и служили субстратом для нового поколения устриц. Каждый мощный устричник

запечатлел в себе сложный процесс развития, при котором жизнь в устричных банках многократно прерывалась под воздействием волнения.

Устрицы в нетронutom виде на местах их поселения наблюдаются там, где господствовали спокойные условия, где ничто не нарушало целостности устричного поселения. Это были участки морского дна, куда выносились и где отлагались сравнительно тонкозернистые осадки — алевро-тово-известковые илы и тонкозернистые известковые осадки с примесью раковинного детрита.

Первичные устричники на алевро-тово-известковом дне пользовались широким распространением. Они характерны для нижней части алайского яруса. Примером могут служить исфаринский и смежные с ним разрезы. Описание таких устричников было дано А. И. Осиповой (1947). Совместное нахождение раковин устриц различных размеров при преобладании мелких (очень крупные раковины отсутствуют), большое количество экземпляров с сохранившимися в связи обеими створками, присутствие экземпляров, находящихся в слое в прижизненном положении, почти полное отсутствие в слое окатанных раковин — все это свидетельствует о том, что рассматриваемые устричники являются первичными. Такие устричные поселения представляют зачаточные устричники — небольшие устричные гнезда, разреженно покрывавшие дно моря на глубинах, находившихся в условиях спокойного водного режима.

Разреженность и малые размеры таких поселений свидетельствуют о том, что селиться устрицам на алевро-тово-илистом дне было затруднительно. Для личинок устриц было необходимо прикрепиться к какому-нибудь твердому предмету, а таковых здесь было мало: принесенные сюда водой обломки раковин устриц или раковины обитавших здесь равномускульных пелеципод и гастропод. В отличие от экземпляров *Turkostrea* из известняковой толщи алайского яруса, в молодости часто прираставших к устрицам же (которых на дне моря здесь было много), устрицы на алевро-тово-илистом дне раннеалайского моря особенно часто прирастали к раковинам *Turritella*¹. В связи с этим отпечатки раковин *Turritella* часто наблюдаются в макушечной области створок *Turkostrea* (табл. XIII, фиг. 5; стр. 140). В то же время найти раковины этих гастропод здесь почти невозможно, потому что они растворились. Поэтому находки их отпечатков представляют особый интерес.

Частое нахождение в алевро-тово-илистой толще мелких раковин *Turkostrea* свидетельствует о том, что многие устрицы гибли в молодости: они гибли в тонком осадке либо потому, что, вырастая, погружались в него, либо они заносились осадком при усилении течений. О том, что гидродинамический режим на алевро-тово-илистом дне алайского моря был изменчив, свидетельствует наблюдавшееся в разрезе чередование малоустричных пачек с устричниками.



Рис. 8. Небольшая гроздь из раковин *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. Три раковины, нарощие на перевернутую левую створку более крупного экземпляра. Р. Исфара, алайский ярус, $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№ 736—63)

¹ Аналогичный случай прикрепления современных устриц (*Ostrea angulata*) к раковинам *Cardium edule*, живущим на мягком илу лагуны, приведен в работе Danton et Heldt (1932).

Особый тип алайских первичных устричников представляют гроздевые поселения устриц, встреченные в верхней, известняковой толще алайского яруса. Небольшие группы устриц из сросшихся двух и, много реже, большего числа раковин в этом ярусе редкости не представляют — их можно иногда встретить среди массовых скоплений раковин устриц (рис. 8). Устричники же, в которых господствуют грозди устриц, с раковинами, нараставшими одна на другую, и с макушками, направленными вниз, представляют большую редкость и в Фергане наблюдались только в алайском ярусе. В гроздях преобладают раковины крупных размеров; на них выросли более мелкие раковины. Такой устричный слой с гроздями устриц, сохранившимися в прижизненном положении, имеется в исфаринском разрезе в нижней половине известняковой толщи. В этом же слое грозди устриц наблюдались и далее на восток, недалеко от перевала Топчар-Даван, между р. Исфарой и Камыш-Баши (рис. 9)¹. Такие гроздевые формы роста устричных банок известны из современного моря (см. стр. 76); они свойственны участкам с вязким илистым дном, где устрицы селятся, прирастая к раковинному детриту или другим твердым предметам, рассеянным по поверхности ила. Становясь по мере роста тяжелее, такие колонии постепенно погружаются в ил; образующие их устрицы интенсивно растут вверх и вследствие этого приобретают необычную высокую форму раковины.

Изучение в исфаринском разрезе известняка, заключающего грозди устриц, показало, что он очень тонкозернистый, содержит примесь глины и рассеянный раковинный детрит. Поэтому к нашему случаю вполне приложимо объяснение возникновения гроздей раковин устриц, даваемое современным устричным банкам такого же вида. Другим разрезом, где также наблюдались грозди раковин *Turkostrea*, является сулюктинский разрез. Здесь в Сулюкте (восточный участок) в верхней части горизонта I, в известково-глинистом мергеле имеется устричник, заключающий много гроздей из крупных и более мелких раковин *Turkostrea*.

Третий, хорошо выраженный тип нетронутых алайских устричников представляет «скальный тип» устричника, встреченный только около г. Ура-Тюбе (рис. 10). По условиям существования этот тип устричника диаметрально противоположен устричникам на алевроитово- и известково-илистом дне. Он располагался не в спокойных водных условиях, а, наоборот, в полосе прибоя. В районе Ура-Тюбе в прибрежной полосе алайского моря дно было скалистым и лежали глыбы палеозойских известняков (табл. III, фиг. 1). На них, возможно, существовало разнообразное население из животных и водорослей, но от этого биоценоза до нас сохранились лишь глубокие норы моллюсков-камнеточцев, видимо *Lithophaga*, и раковины *Turkostrea*, притом только их нижние створки, всей своей поверхностью нарастшие на глыбы.

Небольшое ура-тюбинское обнажение — единственное в своем роде во всей Ферганской депрессии. Здесь уже немало поработал молоток геолога, отколачивавшего раковины устриц от скал. Один из открытых сейчас и пригодных для фотографирования участков вертикальной скальной поверхности с раковинами устриц и к тому же с норами сверлящих моллюсков (в левом верхнем углу снимка) изображен на табл. III, фиг. 2.

Все остальные устричники, наблюдавшиеся в алайском ярусе, представляют устричные поселения, в различной степени нарушенные воздействием волн. Мы можем подобрать среди них все переходы от более слабо до более сильно размытых и переотложенных. Приведем несколько примеров.

¹ Еще восточнее, у Камыш-Баши, в алайских известняках устричников с гроздями раковин *Turkostrea* уже нет.

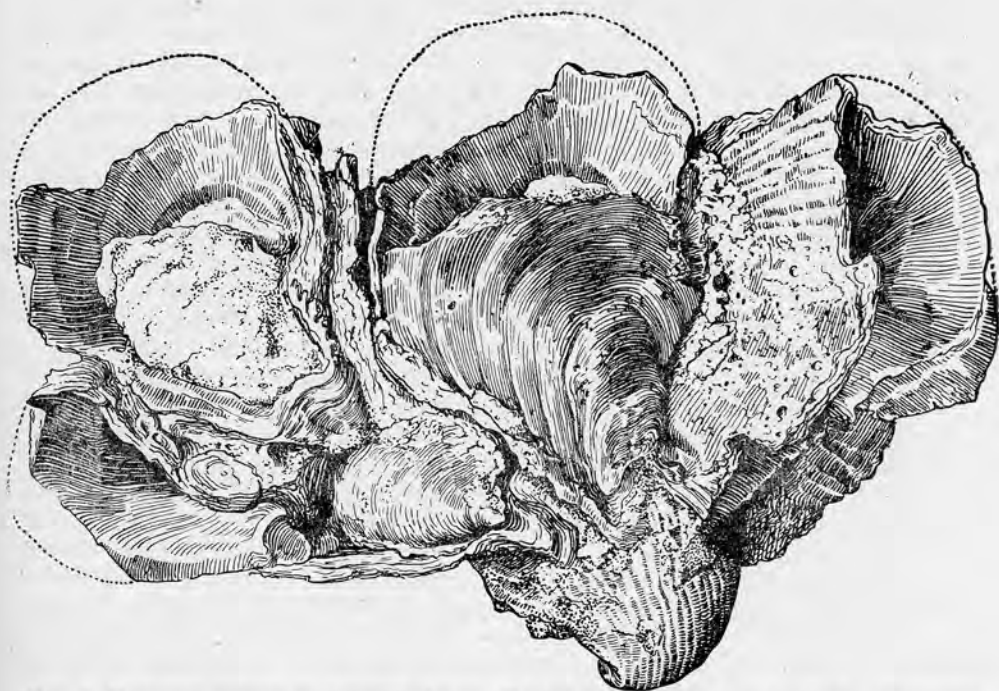


Рис. 9. Большая гроздь из раковин *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. в прижит-
ненной ориентировке. Взята из глинисто-детритусового известняка алайского яруса,
между р. Исфарой и Камыш-Банни, $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№ 736—64)

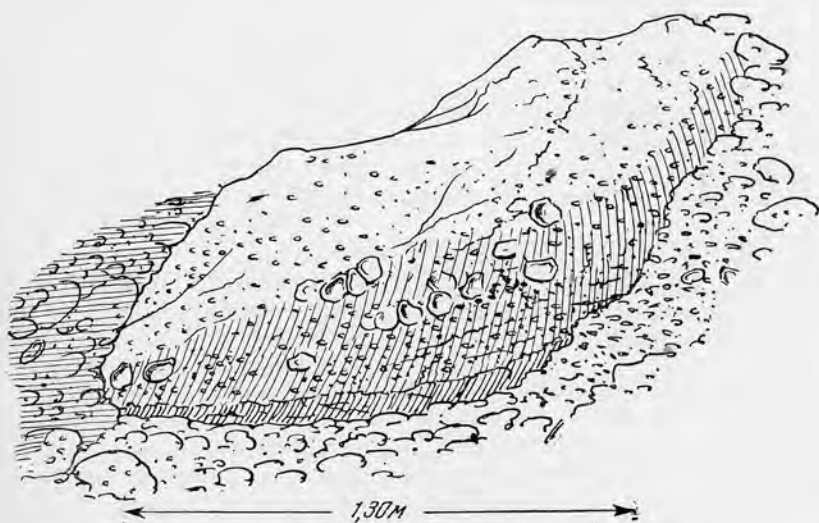


Рис. 10. Глыба палеозойского известняка с наросшими на нее устрицами
Ostrea (Turkostrea) turkestanensis Rom. и норами *Lithophaga*, алайского
возраста. На рисунке показана только часть раковин устриц. Юго-
Западная Фергана, г. Ура-Тюбе (см. кн. 1, рис. 32 и кн. 2, табл. III,
фиг. 1)

Хороший пример вторичных устричных слоев можно видеть в Юго-Западной Фергане в Сулюкте (западный участок), где имеется следующий разрез, относящийся к нижней части алайского яруса (рис. 11). В основании обнажения лежит слабоглинистый песок серо-зеленого цвета с охристыми полосами, видимой мощностью 2,50 м; выше следует глинистый

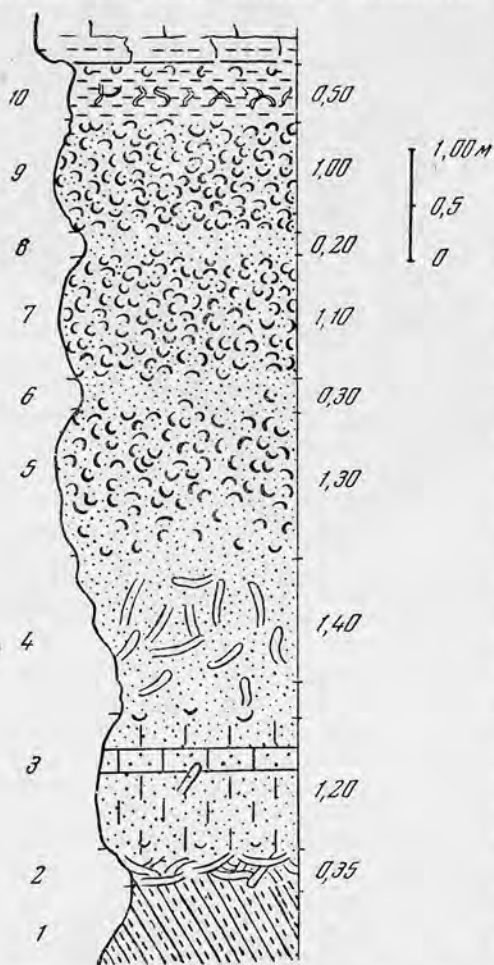


Рис. 11. Устричники из разрозненных створок *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom. и норы *Callianassa* в алевроитах алайского яруса (А₁). Южная Фергана, Сулюкта (западный разрез)

алевроит серо-зеленого цвета с бесчисленными норами *Callianassa*, заполненными более грубым (песчаным) материалом лежащего выше слоя, с тонкими раковинами устриц и их обломками (0,35 м). Он сменяется песчаником с известковым цементом, переходящим кверху в песчаный известняк; слой содержит кварцевые галечки, битые раковины устриц, ядра гастропод и равномускульных пелеципод, а также редкие ядра нор *Callianassa* (1,20 м). Его сменяет песок с многочисленными норами этих ракообразных, с рассеянными мелкими отдельными створками устриц и их обломками (1,40 м). Еще выше следуют три устричных слоя, разделенных двумя маломощными алевроитовыми прослоями почти без устриц (0,20—0,30 м). Устрицы в устричниках также сцементированы алевроитом и представлены почти исключительно разрозненными створками разных размеров и их обломками, очень густо расположенными и ориентированными различным образом. Это устричные накаты, образованные в мелкой, сильно подвижной воде в береговой полосе алайского моря, на больших отмелях. Толщина устричных слоев (считая снизу) — 1,30, 1,10 и 1,00 м. Выше в разрезе следуют тонкозернистый кварцевый песчаник с известковым цементом (0,50 м) и еще выше — литоморфный известняк (1,30 м),

в основании еще с большим количеством кварцевых песчинок.

В другом обнажении в том же районе Ферганы, в Тогане (Майдан-Тау), в устричнике видимой мощности 1,65 м, относящемся к тому же стратиграфическому уровню, имеется много двустворчатых, притом крупных раковин устриц вперемишку с более мелкими разрозненными створками. Сохранение обеих створок именно у раковин крупных устриц является характерной особенностью устричников, подвергшихся переработке волнением на месте поселений устриц.

В Южной Фергане в алевроитово-известковой нижней части алайского яруса, заключающей зачаточные первичные устричники (см. стр. 49), содержатся также выдерживающиеся прослои устричников. Их мощность в исфаринском разрезе колеблется между 0,10 и 0,15 м и лишь в одном

случае достигает 0,80 м. Такие соотношения наблюдаются также в разрезах этой толщи в Камыш-Баши и Сары-Камыш-Сае (Риштан). В последнем месте присутствует наиболее мощный устричник (0,50 м), представляющий типичный устричник-накат (рис. 12, *в*). Такой же характер носит единственный устричный слой в одновозрастных отложениях в Камыш-Баши («устричный банк» К. П. Калицкого). Все это типичные вторичные устричники, устричники-накаты, сложенные разрозненными створками раковин устриц различной величины, преимущественно более прочными нижними, или их обломками, ориентированными различным образом (рис. 12, *а*). Местами можно видеть, что створки многих устриц плотно вложены друг в друга; иногда они сильно исверлены, часто покрыты инкрустирующими мшанками, нараставшими не только на наружной, но и на внутренней поверхности створок. Эти особенности сохранности и захоронения указывают на то, что устричники-накаты представляют остатки крупных устричных поселений, подвергшихся длительному воздействию водной среды. Они образовывались, по-видимому, в моменты поднятий дна и существовали в более мелководной обстановке, чем зачаточные устричники, возникавшие на алевроитово-илистом дне (см. стр. 51). Однако эти поднятия не только способствовали образованию устричников, но выводили их также в зону большой подвижности воды, которая разрушала устричные поселения, перекачивала раковины и дробила их.

Очень часты в алайском ярусе и характерны для него скопления устриц в известняках, слагающих верхнюю половину яруса (Al_2). Многие особенности служат указанием на то, что захороненные в известняках устрицы — местного происхождения, связаны с известковым дном, а не приносились течением из какой-нибудь другой фации: 1) в алайской известняковой толще в вертикальном разрезе чередуются разности известняков, из которых одни содержат устриц, другие их лишены, 2) все эти скопления раковин устриц несут на себе следы перемыва и 3) в этих устричниках нередко сохраняются раковины (в особенности крупные) с обеими створками.

На известково-детритовом дне алайского моря устричники слагали мало мощные поселения. Они существовали в полосе подвижной воды, богатой кислородом и пищей, до того момента, когда более сильное воздействие воды не уничтожало эти естественные поселения. Нарушение же целостности и уничтожение устричных банок происходило часто, — настолько часто, что мы почти не находим их в нетронутом состоянии. Нетронутым в мелководной зоне с известковыми осадками оказался только слой с раковинами устриц в виде гроздей (см. стр. 50) благодаря тому, что он образовался в особенно спокойных условиях, которые затем не были нарушены размывом.

Наиболее богата устричниками верхняя часть известнякового отдела алайского яруса, обладающая очень сходным строением на юге и на севере. Сам известняк обычно средне-или крупнодетритический. В нем обыкновенно наблюдается чередование устричных, малоустричных и безустричных слоев; в одних местах преобладают устричные, в других безустричные слои, мощность тех и других варьирует. Устричники здесь исключительно перемытые, вторичные.

Скопления раковин устриц обычно густые, но встречаются и более разреженные. Преобладают раковины средних размеров; в основании некоторых устричников были встречены также и крупные раковины. Ориентировка створок различная. Как правило, верхних створок меньше, чем нижних. Очень многие створки окатаны и с обильными каналами сверлений.

При более длительном воздействии волнения на первичные устричники и разреженные поселения устриц не сохранялось почти ни одной раковины с обеими створками; в таких вторичных устричниках-накатах раз-

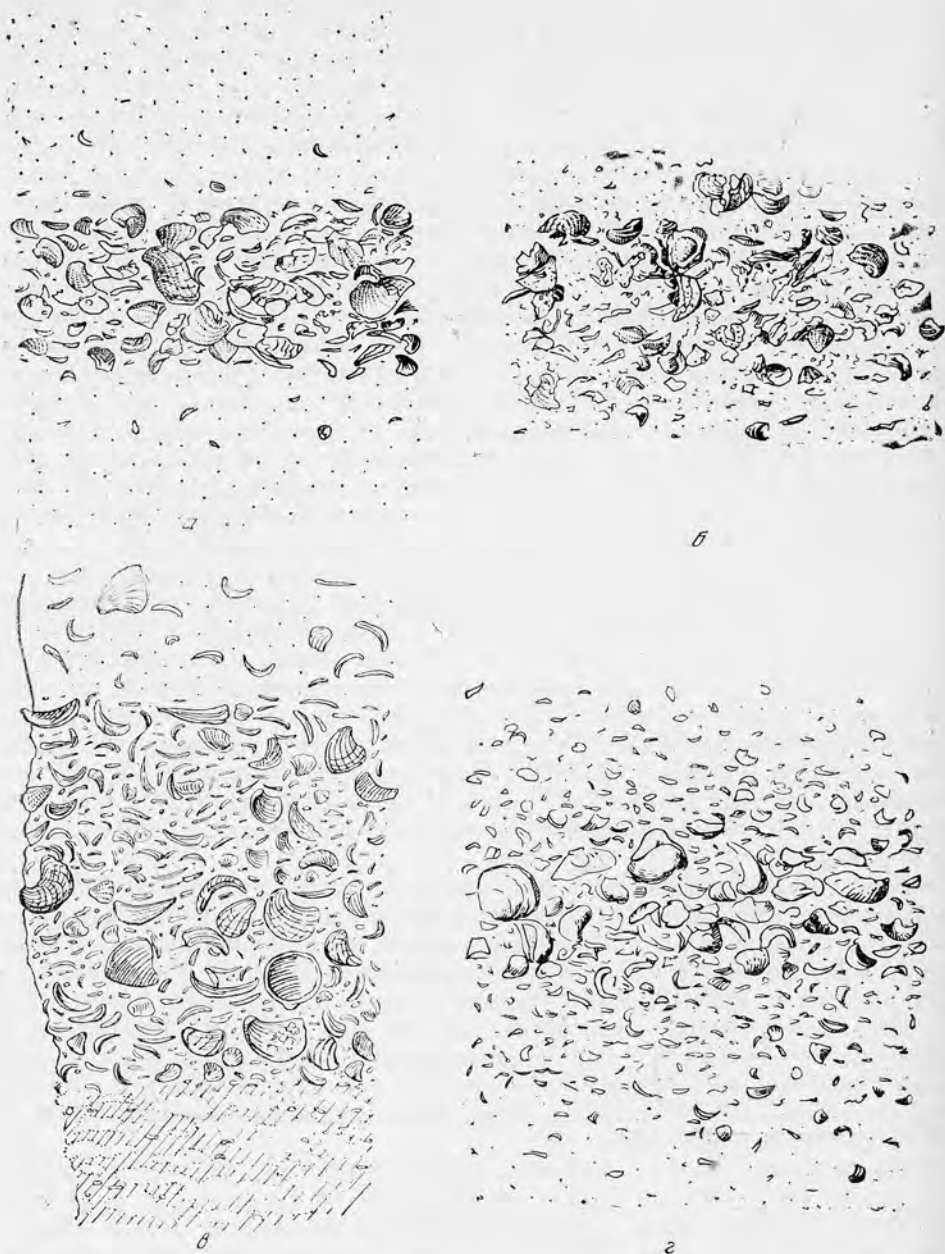


Рис. 12. Различные типы алайских устричников-накатов, образованных раковинами *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom.

а — из алевроитовых мергелей нижней части алайского яруса; б — из известняков верхов алайского яруса; в — устричник с мергельным цементом; г — устричник-накат, Южная Фергана; а, б и г — р. Исфара около Ханабада, $\frac{1}{4}$ нат. вел.; в — Риштан, ядро Сары-Камышской структуры, $\frac{1}{10}$ нат. вел.

рознены также створки крупных раковин. Примером может служить устричник в 0,70 м мощностью в тогапском обнажении. В то же время в подстилающем и покрывающем слоях, где устричных раковин немного, экземпляров с обеими створками больше, при этом они нередко занимают естественное положение.

Сортировка раковин устриц волнением может быть весьма различной. Наблюдались случаи в нижней части горизонта Al_2^1 , когда в устричниках-накатах, образованных разрозненными створками, более мелкие створки располагались в нижней и в верхней частях слоя, а более крупные — в его середине (см. рис. 12, з). В других случаях сортировка проявляется иначе: внизу и вверху слоя цемента (раковинного детрита) больше, чем в средней части, благодаря чему раковины устриц располагаются здесь не так густо, как в середине слоя. Иногда наблюдались прослойки, сложенные исключительно обломками раковин устриц, совершенно без цельных створок и раковин с обеими створками.

Хорошее представление о воздействии подвижной воды на алайские устричники, притом о воздействии не сильном, дает один из разрезов низов алайских известняков в Северной Фергане. Здесь в основании разреза лежит слой в 1,20 м, образованный сравнительно небольшими водорослевыми желваками и галькой разнообразных пород, заключенными в известково-песчано-гравийный цемент (рис. 13). Выше поверхности размыва следует белый известняк с гравием, кверху постепенно уменьшающийся в размерах. В известняке сперва появляются отдельные створки устриц и их обломки, выше же остатки устриц становится больше, начинают попадаться отдельные экземпляры с обеими створками. Еще выше идет более мощный слой устричника (0,60 м); в нем присутствуют отдельные створки раковин устриц, их обломки, а также значительное число двустворчатых экземпляров, включая немного сросшихся; ориентировка раковин беспорядочная. Цемент в устричнике много, причем он содержит гравий больших размеров, чем подстилающие слои известняка. Точно так же и выше по разрезу обогащение известняка устрицами сопровождается обогащением и укрупнением гравия.

Присутствие гравия в известняковой толще объясняется положением рассматриваемого разреза сравнительно недалеко от северного берега Ферганского залива. Очень показательным является то, что гравий здесь неизменно сопровождает слои, более богатые устрицами — более сильное течение приносило гравий и перемещало раковины устриц. О том, что это течение или волнение не было сильным и что раковины устриц были принесены не издалека, а, быть может, принадлежали к первичному устричнику, находившемуся тут же и затем перекрытому, свидетельствует значительное количество двустворчатых раковин устриц и обилие цемента, который в противном случае был бы вынесен и отложен в другом месте.

Быструю смену в вертикальном направлении устричников различных типов можно хорошо наблюдать в алайских известняках в Таш-Равате. Здесь слои 1—3 обогащены глинистым материалом, в связи с чем они образуют нишу в обнажении и в них хорошо выделяются раковины устриц (табл. II, фиг. 2).



Рис. 13. Устричники в известняках алайского яруса (низы Al_2^1). Северная Фергана, р. Караункур, у «верхних ворот»

Слой 1 (0,75 м) внизу образован глинистым мергелем зеленовато-серого цвета (глиной обогащены прослойки неправильной формы). Много раковин *Turkostrea*; внизу преобладают более мелкие (видимо, битые), вверху — крупные раковины с обеими створками, различно ориентированные. Верхняя часть всего слоя сложена мергелем серовато-зеленоватого цвета, без устриц.

Слой 2 представляет мелкораковинно-детритический известняк (0,25 м).

Слой 3 образован мелкокристаллическим известняком (1,00 м). Внизу (0,60 м) раковины устриц небольшие, более сильно битые, чем выше в слое. Верхние 0,50 м — с глинистым материалом, неравномерно распределенным среди мергеля в виде тонких извилистых пятен и жилочек. Здесь много устриц в виде крупных цельных створок и их обломков, различно ориентированных; раковин с двумя створками нет; изредка попадаются гастроподы и равномускульные пелециподы.

Рассмотренный разрез показывает, что в данном месте дважды менялись в одинаковом направлении условия водного режима. Вначале был принесен и отложен более мелкий устричный материал, позже, при усилении волнения, здесь были захоронены крупные раковины устриц. Сравнение устричников в слоях 1 и 3 показывает, что они были отложены в несколько других условиях: крупные раковины в слое 1 сохранили обе створки, так как они подверглись более слабому или менее длительному воздействию волн. Несомненно, что устрицы верхней части слоя 1 местного или почти местного происхождения, а устрицы слоя 3 были перемещены на небольшое расстояние от места поселения.

При прослеживании в вертикальном направлении отложений трансгрессивных фаз алайского моря видно, когда и в каком виде в них впервые появляются устрицы. Так, в основании Al_2^1 в одном из разрезов Северной Ферганы (Майли-Сай) лежит конгломерат (1,70 м), заключающий лишь обломки и отдельные обитые створки устриц. Выше следуют слой песчанистого известняка с гравием без устриц, но с гастроподами (1,0 м), затем галечно-гравийный прослой и снова песчанистый известняк с гастроподами, равномускульными пелециподами и отдельными крупными, иногда сросшимися створками устриц (1,65 м). Далее идет гравийник с известковым цементом (0,45 м), с крупными рассеянными створками устриц. Еще выше, после небольшого перерыва, следует раковинно-детритический известняк с песком, гравием и редкими галечками. Кроме крупных обломков раковин (детритуса), слой содержит более или менее цельные створки устриц средней величины, иногда сильно иссверленные; двустворчатых раковин (они наиболее крупные) мало. Ориентировка створок беспорядочная, преимущественно более или менее горизонтальная. Бросается в глаза, что больше всего гравия, притом более крупного, в этом слое содержится там, где больше всего створок устриц.

Этот разрез показывает, что раковины устриц, как это наблюдается и сейчас, выбрасывались прибоем в полосу подвижных прибрежных литоральных галечников, где они ломались, измельчались, но в благоприятных случаях могли уцелеть в небольшом количестве и так перейти в захоронение. О том же свидетельствует небольшой базальный галечник над резко выраженной поверхностью размыва в низах алайских известняков в одном обнажении в Северной Фергане (рис. 14). Здесь на размытой поверхности лежит тонкий гравийно-галечный слой, который то лишен раковин устриц, то их содержит не только в виде отдельных створок и их обломков, но также в виде двустворчатых раковин. Выше следует слой известняка с гравием, но без галек и устриц (1,15 м), а еще выше, уже после уменьшения и исчезновения гравия, в известняке начинают появляться устрицы в виде отдельных створок. Далее мы видим, что число раковин устриц возрастает в гравийниках. Здесь наблюдается прямая зависимость между величиной гравийных зерен и количеством раковин,

почти исключительно разрозненных створок устриц и их обломков. Присутствие крупных, правда немногочисленных раковин с обеими створками говорит о том, что места, откуда были принесены устрицы, находились недалеко — наиболее крупные особи, благодаря большей прочности их раковин, были перенесены в живом состоянии, в то время как более слабые раковины были разбиты.

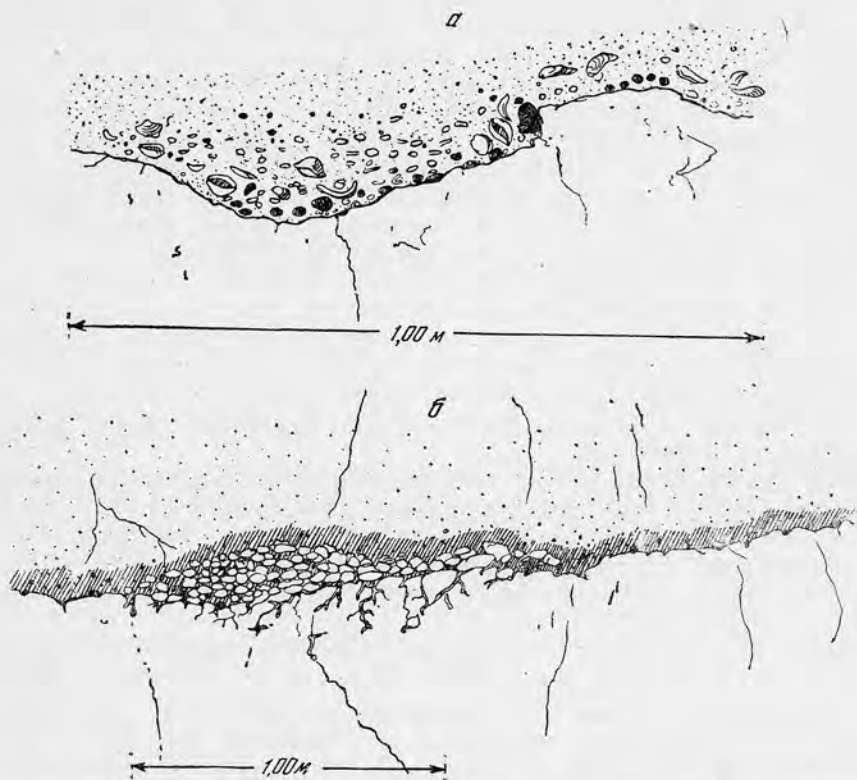


Рис. 14. Детали размыва известняков в основании горизонта Al_2 алайского уруса. Северная Фергана, левый берег р. Караункур, у «нижних ворот».

а — с раковинами устриц над поверхностью размыва; б — без раковин устриц

Сходную картину появления раковин устриц в прибрежных отложениях и связи их сохранности с величиной зерна осадка можно видеть в горизонте Al_2^3 в Северной Фергане в аксайском разрезе. Здесь также слой известковистого песчаника с гравием и мелкими галечками содержит большое количество отдельных створок устриц (преобладают нижние створки) и их обломков; двустворчатых раковин мало; есть крупные экземпляры. Выше, над псевдооолитовым известняком с мелкими гастроподами и единичными устрицами, опять следует устричный слой. Соответственно с его литологическим составом (детритусовый известняк) среди устриц, вообще крупных, много двустворчатых раковин. Однако, ввиду того, что устричник подвергался воздействию воды, раковины лежат в самых разнообразных положениях и многие из них перевернуты: такое положение является наиболее устойчивым для раковин с одной сильно выпуклой и другой почти плоской створками. Обилие раковин с обеими створками свидетельствует о том, что этот устричник подвергся очень незначительной переработке волнами и что устрицы, его слагающие, обитали, по-видимому, на том месте, где они захоронены.

Туркестанский ярус (Trk)

Среди устричников этого яруса самыми известными и интересными являются устричники, образованные крупными раковинами *Fatina*. Эта форма постоянно присутствует в нижнем отделе туркестанского яруса (Trk₁), она известна также из горизонта *m* и заходит выше него, в Trk₃. В роде *Fatina* выделено много видов и разновидностей (см. стр. 123). Кроме *Fatina*, устричники в туркестанском ярусе в Фергане образуют также и мелкие устрицы — *Liostrea* (*Kokanostrea*) *kokanensis* (Sok.) и *Ostrea* (*Flemingostrea*) *schurabica* Vial. Первый из этих видов часто встречается вместе с *Fatina* в нижнетуркестанских глинах; *O. (Flemingostrea) schurabica* встречается на том же стратиграфическом уровне, но пользуется очень ограниченным горизонтальным и вертикальным распространением. Кроме указанных устриц, туркестанский ярус содержит еще одну небольшую форму, встречающуюся в горизонте *m* разрезов Риштана и следующего к востоку разреза Кызыл-Арчи. В последнем месте раковинки этого вида образуют устричник из створок, плотно вбитых одна в другую.

Среди разрезов нижней глинистой устричной толщи туркестанского яруса особое место занимает майлисайский разрез в Северной Фергане. Здесь находятся очень мощные скопления устриц, причем устричники здесь монолитнее и мощнее, чем в других местах развития толщи. В этом разрезе очень немного безустричных слоев, и они обладают малой мощностью. Поэтому майлисайское обнажение представляет почти монолитную стену устричников.

Несмотря на обилие здесь устричников, все они чем-нибудь отличаются друг от друга, а это позволяет составить примерный «генетический ряд» туркестанских устричников (и устричников вообще), не сходя с места, т. е. основываясь на одном этом разрезе.

Майлисайское обнажение туркестанских устричных слоев изображено на табл. I и рис. 15.

Устричная толща лежит на неровной, размытой поверхности оолитовых известняков горизонта Al₂³ с раковинами *Turkostrea*. В самом основании туркестанского яруса залегает тонкий несплошной слой базального галечника из палеозойских пород (диаметр наиболее крупных галек не превышает 5 см). Все слои, начиная со слоя 1 и кончая серединой слоя 7, содержат гравий и крупные песчинки, причем гравий в нижнем слое крупнее, чем в более высоко лежащих слоях; эти же слои содержат устриц. Очень показательным является то, что слой 1 в глинисто-гравийной основе содержит лишь битые и сильно иссверленные створки устриц *Fatina* без единой цельной раковины; слои же 2—6 (1,00 м) заключают несколько маломощных, не выдерживающихся устричных прослоев, из которых один содержит только отдельные створки устриц, а другие также немало раковин с обеими створками.

О перечисленных слоях можно сказать, что они образовались на участках морского дна, которые не являлись местами жизни *Fatina*.

Представление о процессе заселения дна моря устрицами дает верхняя часть слоя 18 рассматриваемого разреза. Мы видим здесь глинистый мергель с рассеянными в нем раковинами устриц [*Fatina esterhazyi* (Páv.) var. *alpha* Vial.]. Здесь немало крупных экземпляров с обеими створками в связи, образующих гнезда; ориентировка раковин чаще всего естественная, реже обратная, встречается также и промежуточная. На крупных цельных раковинах *Fatina* много наростшей молодежи, размерами до 2 см. Условия нахождения устриц в этом слое напоминают таковые в алевроитовых мергелях нижней части алайского яруса, в которых сохранились первичные устричные поселения — «гнезда» меньших размеров, рассеянные по морскому дну (стр. 49). Иную картину представляет нижняя часть того же слоя 18, отделенная от его средней части более глинистым слоем:

здесь остатков устриц больше, но они представляют разрозненные и битые створки.

Нахождение прижизненных групп устриц в верхней части слоя 18 вполне закономерно. Выше разрез постепенно еще больше обогащается карбонатами: следуют слой мергеля (1,5 м), слой глинистого известняка (0,25 м) — оба без устриц — и далее начинается известняк [горизонт *m* (Trk_2^1)]. Все это говорит о том, что в это время на данном месте происходило непрерывное ослабление деятельности подвижной воды.

Перейдем к анализу других, основных устричных слоев рассматриваемого разреза. Мощных устричных слоев, кроме уже рассмотренного слоя 18, в нем три: слой 8—10 (1,50 м), 14 (2,65 м) и 16 (2,15 м) (табл. I, фиг. 2). При этом слой 8—10 и 16 трехраздельны: их средняя часть обогащена глинистым материалом, как и средняя часть слоя 18; кроме того, все устричники отделены друг от друга слоями глины, менее мощными, чем они сами. В глинистый промежуток между устричниками 8—10 и 14 вклинивается маломощный устричник слоя 12.

Выше мы рассмотрели особенности строения самых нижних и самых верхних слоев с устрицами в майлисайском разрезе и пришли к выводу, что первые отложились в неспокойных прибрежных условиях, а вторые — на значительно более тиховодных участках морского дна: можно думать, что их тиховодность была обусловлена большей глубоководностью. Сравнительное рассмотрение устричников слоев 8—10, 14 и 16 приводит к интересному выводу. Несмотря на

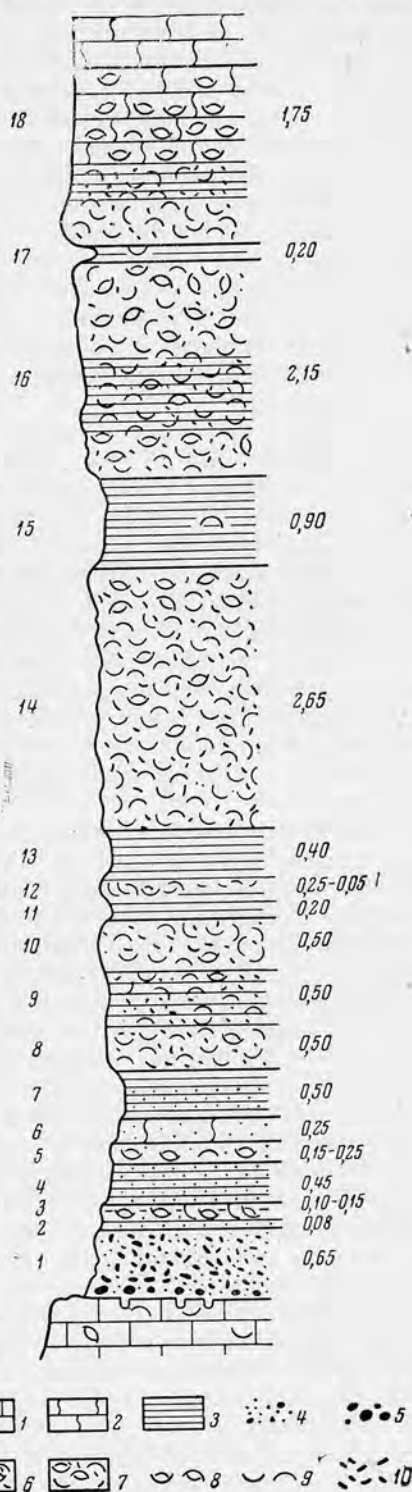


Рис. 15. Разрез нижнетуркестанских отложений с мощными устричниками.

1 — известняк; 2 — мергель; 3 — глина; 4 — гравий; 5 — гальки; 6 — устричник; 7 — устричник, обогащенный глиной; 8 — раковины устриц с обеими створками; 9 — разрозненные створки; 10 — обломки раковин устриц. Значки 8 и 9 показывают также ориентировку раковин устриц и их отдельных створок. Северная Фергана, Майли-Сай

то, что они обладают различной мощностью и прерываются глинистыми мало-мощными безустричными пачками, — эти устричники образуют промежуточные звенья цепи, начало и конец которой мы только что проанализировали. Действительно, устричник слоев 8—10 образует густое нагромождение раковин самых различных размеров, среди которых бросается в глаза множество битых; наблюдаются также раковины с обеими створками, но их немного. Точно так же о весьма беспокойных условиях отложения свидетельствует наиболее мощный устричник слоя 14 — раковины в нем расположены очень густо, много битой ракушки, мелочи и раковин *L. (Kokanostrea) kokanensis*, много перевернутых раковин, наблюдаются раковины с обеими створками, и это всегда наиболее крупные экземпляры. Наконец, в слое 16 (табл. II, фиг. 1) при такой же тесноте расположения раковин мы видим, что его нижняя часть состоит из большого количества отдельных створок, к которым примешивается много двустворчатых раковин, в особенности крупных экземпляров, различно ориентированных. В верхней же части слоя наблюдается наибольшее скопление двустворчатых раковин устриц, причем они здесь очень крупные (до 18 см высоты).

В слоях глины, разделяющих эти устричники, раковины устриц можно обнаружить только при специальных поисках. Так, например, поиски устриц в наиболее чистом слое глины между устричниками слоев 16 и 14 (табл. I, фиг. 2) дали только две отдельные, очень сильно иссверленные литофагами крупные нижние створки *Fatina*, лежавшие выпуклостью вверх. Зато в глинах встречаются равномускульные пелециподы (*Tellina*, *Meretrix*). Таким образом, рассмотрение этой части разреза говорит о том, что на майлисайском участке раннетуркестанского моря подвижность воды ослабевала и условия жизни становились все более и более спокойными.

Это рассмотрение свидетельствует также о том, что устрицы не селились на глинистом дне и что устричные нагромождения не представляли исключительно результат сноса и переотложения раковин устриц: на нарушенных волнением первичных устричниках возникали новые устричные поселения.

Таким образом, на примере майлисайского разреза можно видеть, что для существования устричников наиболее благоприятны были участки дна, промежуточные между прибрежными и более глубокими, в которых преобладали глинистые осадки, населенные преимущественно равномускульными пелециподами. На примере этих мощных устричников, как и нижне-алайских устричников Юго-Западной Ферганы (см. стр. 52), мы видим поселения устриц, подвергшиеся в различной степени действию волн. Наименее нарушенным из них сохранился слой 16, который дает нам представление о первичном устричном поселении на дне моря в мелководной его части, в то время как слой 18 иллюстрирует поселения устриц «гнездами» за пределами массовых их поселений, в более спокойной части моря. Преобладание устричников и большая их мощность в майлисайском разрезе указывают на преобладание на данном участке дна раннетуркестанского моря мелководных условий, в отличие от других известных нам по обнажениям участков того же моря, где вместо устричников мы часто видим глины, отлагавшиеся на больших глубинах.

Таким разрезом, богатым глинами с устричниками, является исфаринский разрез нижней глинистой толщи туркестанского яруса. В этом разрезе общая мощность слоев глин и алевроитовых глин в два с половиной раза превышает общую мощность устричниковых слоев, причем мощность отдельных слоев устричников достигает 2,10 м, а глин — 9 м. Кроме названных типов пород, в толщу входят в незначительном количестве слои глинистого алевроита.

В глинистых породах различимы лишь плохо сохраняющиеся ядра и отпечатки равномускульных пелеципод и гастропод, алевроиты содержат

уже устриц. Однако это раковины небольшой устрицы *Liostrea* (*Kokanostrea*) *kokanensis* (Sok.) и молодёжь *Fatina*, которые могли удерживаться на поверхности глинисто-алевритового осадка, не погружаясь в него. Состав устричниковых слоев здесь иной, чем на майлисайском участке. Здесь преобладают или исключительно присутствуют раковины *Fatina*. Они представлены как крупными и двустворчатыми раковинами, так и раковинами мелкими, отдельными створками и их обломками. Сортировки этого раковинного материала обычно не наблюдается, и накат состоит из скелетных остатков молодых экземпляров. Среди разрозненных или вложенных друг в друга створок и обломков раковин обычно лежат в прижизненном положении целые раковины крупных *Fatina*, притом приуроченные не к основанию устричных слоев, а появляющиеся на 7—10 см выше его; по-видимому, для достижения устрицами максимально крупных размеров требовалась достаточно прочная подстилка из нанесенных раковин и обломков. Нанос на глинистое дно обломков раковин представляет начальный этап зарождения устричников на глинистом дне моря не только в туркестанское время (см. сузакские и риптанские устричники, стр. 47 и 65).

Все эти особенности раннетуркестанских устричников исфаринского разреза свидетельствуют о том, что они образовались на месте жизни устриц в условиях подвижной воды не особенно большой силы, которая обычно ломала и перемещала раковины устриц только небольших размеров и средней величины, но не была способна сдвинуть с места крупные экземпляры. Эти устричники сходны с некоторыми устричниками в средней части разреза тех же отложений в Майли-Сае. Они лишь менее мощны, но, так же как и последние, возникали на местах жизни устриц.

Особенно мощное развитие устричников в Майли-Сае показывает, что здесь обстановка, благоприятная для существования устричников, сохранялась длительное время. Это была более мелководная зона морского дна, в то время как на исфаринском участке мы видим краевые части этой зоны, граничившие с более глубоководной областью, занятой глинистыми илами. Зона отложения илов то суживалась, то расширялась, оттесняя поля устричников.

Однако в самом основании туркестанского яруса в разрезе Исфары сохранился слой устричника, образовавшийся при длительном воздействии волнения. Этот устричник, имеющий мощность до 1,50 м, представляет собою устричный накат, подобный накатам, описанным из низов алайского яруса (см. стр. 52). Он образован обломками и разрозненными створками устриц, набитыми друг в друга и соединенными зеленовато-серым мергелем. Преобладают обломки раковин размером менее 4 см, но есть отдельные створки до 14 см в высоту. Характерной особенностью этого устричника, отличающей его от крупных устричников алайского и туркестанского ярусов, является очень сильная иссверленность обломков и створок устриц, показывающая, что раковинный материал подвергался длительному перемыву и являлся субстратом для сверлящих организмов, которые селились то на одной, то на другой стороне устричных раковин.

Интересно, что именно в этом слое О. С. Вяловым было установлено нахождение устриц алайского (*Turkostrea*) и туркестанского (*Fatina*) ярусов, а также присутствие «смешанных форм», для которых трудно было установить, принадлежат ли они первому или второму роду (Вялов, 1937, стр. 49). Однако объяснение такого нахождения не было дано и оставалось неясным, жили ли эти устрицы вместе или только были совместно захоронены. Наши наблюдения над особенностями захоронения устриц свидетельствуют о сильном перемывании раковинного материала и позволяют считать, что в этом пограничном слое устричника были захоронены раковины *Turkostrea*, перемывные из устричника конца алай-

ского века, и раковины *Fatina*, жившие в самом начале туркестанского времени.

Мелкие раковины *Liostrea* (*Kokanostrea*) *kokanensis* (Sok.) во многих разрезах Южной Ферганы в нижней толще туркестанских глин сопровождают устричники, сложенные фатинами. Во всех изучавшихся разрезах, за исключением одного, в устричниках фатины преобладают или в первую очередь бросаются в глаза благодаря своим большим размерам. Лишь в Калача-Мазаре можно было видеть, что основу устричника составляет маленькая *L. (K.) kokanensis* и что в этой основе «утопают» отдельные раковины крупных *Fatina*. Последние здесь почти исключительно двустворчатые, ориентированы различно, но часто лежат в естественном положении.

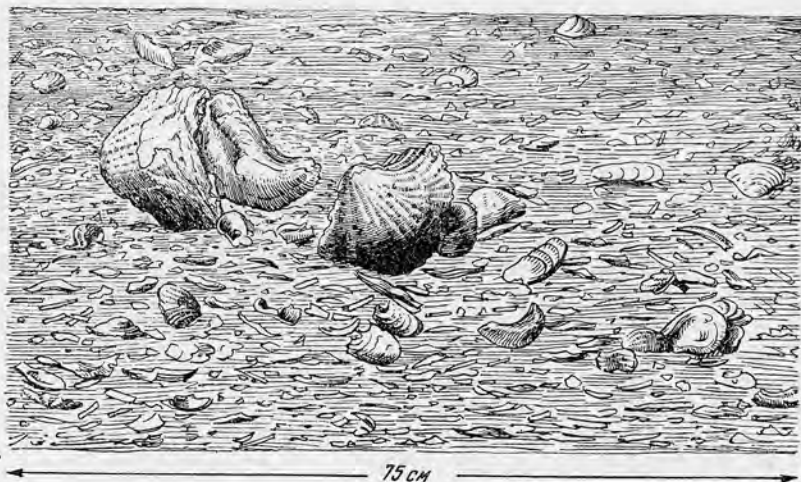


Рис. 16. Устричник, образованный мелкими устрицами *Ostrea* (*Flemingostrea*) *schurabica* Vial. и отдельными крупными раковинами *Fatina* с обеими створками. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада, горизонт *m* туркестанского яруса

Раковинки *L. (Kokanostrea) kokanensis* имеют в общем хорошую сохранность, встречаются в виде отдельных створок: маленькие, легкие, гладкие раковинки этого вида легко перекатывались волнами и распадались на отдельные створки; ориентировка створок различная; преобладают целые, имеются и битые. В ракушнике встречаются отдельные створки мелких *Fatina*.

Другой ракушник, наблюдавшийся нами в горизонте *m* исфаринского разреза, имеет мощность 0,75 м. Он образован скоплением сравнительно небольших раковин *Ostrea* (*Flemingostrea*) *schurabica* Vial., преимущественно их обломками, как мелкими, так и средней величины; имеются также целые створки, но раковин с обеими створками в связи не видно. В этом ракушнике в верхней его части (0,20 м) лежат («утоплены в нем») крупные раковины *Fatina* в виде отдельных створок и двустворчатых раковин (последние преобладают, рис. 16). В этом же слое встречены зубы скатов.

Так как горизонт *m* по условиям образования отличается от остальных частей разреза туркестанского яруса, рассмотрим сейчас верхнюю глинистую толщу (*Trk₃*) этого яруса, по своему характеру близкую нижней глинистой толще.

В Исфаре, Шурабе, Риштане и других местах, где хорошо обнажены тонкие глины *Trk₃*, неизменно в основании этих глин можно видеть раковины *Fatina esterházyi* (Páv.). Они здесь всегда очень крупные — крупнее или значительно крупнее, чем большинство экземпляров в нижней

толще туркестанских глин. Некоторые экземпляры достигают гигантских размеров (табл. XI, фиг. 2 и табл. XII, фиг. 1). Эти формы отмечены О. С. Вяловым как «особенно типичные *Fatina esterházyi*». Так как тонкие зеленые глины, заключающие устриц, легко размываются, обыкновенно находишь устриц лежащими на поверхности глины, в той или иной степени смещенными. Обычно здесь можно видеть разрозненные нижние и верхние створки, много реже — экземпляры с обеими створками в связи.

Устричники Trk_3 — это нетронутые волнением разреженные устричные банки, в которых тяжелые раковины устриц сохранялись, как правило, в естественном положении, с обеими створками, на глинистом дне, на котором они селились. В этих благоприятных, спокойных условиях жизни *Fatina* достигали предельных возможных для них размеров. Наблюдения над одним из таких устричников показали, что устрицы лежат не непосредственно на глине, а на подстилке из раковин мелких устриц и на обломках крупных раковин, вынесенных водой на глинистое дно. Выше по разрезу Trk_3 глина обыкновенно очень тонкая и не содержит примесей или включений; однако в тех местах, где верхи Trk_3 образованы алевроитовой глиной, как, например, на р. Исфаре, они заключают крупные экземпляры *Fatina esterházyi*.

В горизонте m (Trk_2) фатины также встречаются, однако здесь их раковины редко образуют скопления. Причиной этого является, наверное, то, что во время образования горизонта m соленость на многих участках Ферганского залива была значительно ниже нормальной, как можно судить по появлению специфического сообщества *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis* Liwer. (см. стр. 162). В некоторых разрезах, как например в исфаринском, этот горизонт полностью лишен *Fatina*. Иначе он выглядит в Шурабе, где в основной части известняка m (0,70—1,00 м) породообразующими являются клешни *Callianassa turkestanica* Birst. и раковины мелкой гастроподы *Eulima*, число которых книзу убывает. Здесь лишь в очень редких случаях можно увидеть отдельные створки *Fatina*. Ниже лежит устричный слой, разделенный тонким безустричным прослоем, обогащенным песчинками и гравием. Устричник, в особенности верхний его слой, состоит из густо расположенных раковин *Fatina*, преимущественно в виде отдельных, различно ориентированных нижних створок. Все крупные раковины сильно иссверлены. Кроме цельных створок, имеются многочисленные обломки¹.

Хорошо развитый устричник из переотложенных раковин наблюдается в основании горизонта m_2 в майлисайском разрезе. Здесь над слоем глины (отделяющим m_1 от m_2) с большим количеством кристаллов пирита, галечками и редкими крупными раковинами *Fatina* лежит слой песчанистого тонкозернистого известняка (0,10 м), а выше, — устричный слой (0,35 м), содержащий некрупный гравий. Он богат густо расположенными, преимущественно горизонтально ориентированными створками, количество которых кверху убывает; устричник заключает много битых раковин.

Там, где горизонт m образован не карбонатными, а кластическими, грубо-песчано-гравийными осадками, например в Шайдан-Сае, раковины фатин встречаются спорадически и то лишь в глинистых прослоях, в виде крупных, обычно разрозненных створок. Это свидетельствует о том, что в таких условиях устричные поселения образовываться не могли. К прибрежным отложениям принадлежит также устричник, лежащий в Ортотокое под оолитовым известняком горизонта m . Он залегает на 0,80 м выше

¹ Интересной является находка в нижнем устричном слое гальки черного кремня величиной в 4 см. Волнение, перекатывавшее по дну цельные раковины и отдельные створки устриц, перекатывало и эту гальку, которая по весу была близка к весу раковин устриц и была захоронена вместе с ними.

базального конгломерата туркестанского возраста и обладает песчано-гравийно-мергелистым и местами глинистым цементом с остатками иглокожих. Здесь много раковин *Falina* средней величины и крупных, нередко с двумя створками; ориентировка беспорядочная. Это устричник, нарушенный волнением.

Риштанский ярус (Rst)

В этом ярусе в Фергане особенно широким, почти повсеместным распространением пользуются устричники, сложенные крупными плоскими раковинами *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom. От них риштанские глины



Рис. 17. Часть устричной баночки, образованной раковинками *Liostrea simplex* (Desh.). Южная Фергана, Камыш-Баши, горизонт п риштанского яруса

получили образное название «тарелочных слоев». Кроме этого вида *Platygena*, на юго-восточной окраине Ферганской долины, в Гульче, О. С. Вяловым (1944в) были обнаружены плоские раковины другой устрицы, отнесенные им также к подроду *Platygena* [*Ostrea (Platygena) lada* Vial.]. Гладкие раковины *O. (Pl.) lada*, обладающие значительно меньшими размерами, также образуют скопления. Третьим видом риштанских устриц, встречающимся значительно реже, чем *O. (Pl.) asiatica*, является сравнительно небольшая устрица *Liostrea rischtanica* Vial., и четвертым, еще более мелким видом, часто встречающимся в основании яруса (в горизонте п, в терригенных отложениях) — *Liostrea simplex* (Desh.). Здесь маленькие гладкие раковинки *L. simplex* обыкновенно образуют скопления; они известны из разрезов Калача-Мазара, Исфары и Камыш-Баши.

Из-за малых размеров *L. simplex* наблюдения над особенностями ее заде-

гания в слое представляют некоторые трудности. Из породы обыкновенно выпадают отдельные створки; иногда попадаются небольшие сростки из нескольких экземпляров. Лишь в одном месте, а именно в Камыш-Баши, можно было убедиться в том, что эти устрицы в некоторых местах своего развития образуют первичные устричные банки. Здесь при выветривании устричника выступают стойкие против разрушения участки эллипсоидальной формы (с длинным поперечником около 0,5 м), представляющие баночки из наросших друг на друга раковин *Liostrea simplex* (рис. 17). Можно видеть, что новое поколение устриц нарастало не на двустворчатые раковины поселившихся здесь ранее устриц, а на внутреннюю поверхность их нижних створок. Это указывает на благоприятные условия существования подобных устричников, при которых верхние створки отмерших экземпляров устриц уносились водой. В результате такая баночка оказывалась состоящей из нижних створок *L. simplex*, вложенных одна в другую.

Устричники, образованные крупными раковинами *O. (Platygena) asiatica* Rom., можно видеть в очень многих местах, в особенности в Южной Фергане. Они очень хороши в исфаринском разрезе и к западу от Камыш-Баши и великолепно выражены в мощной толще риштанского яруса в Риштанских складках.

Как и другие устричники, заключенные в глинистые толщи, например, устричники туркестанских глин в исфаринском разрезе, платиено-

вые устричники не образуют особенно мощных устричных банок, а представляют частое чередование устричников с безустричными слоями.

Мощность платигеновых устричников обыкновенно не превышает 1,30 м. Раковины платиген в таких устричных слоях, как правило, лежат плашмя, в несколько слоев; большинство раковин с обеими створками. Однако не раз (Риштан, Камыш-Баши) в таких устричниках с горизонтально наслоенными раковинами наблюдались «ощетинившиеся» участки из тесно расположенных, вертикально и косо стоящих раковин *Platygena*. В веерообразной пачке *Platygena*, встреченной в Риштане и изображенной на рис. 18, а, все экземпляры обладают обеими створками и, по-видимому, своим замочным краем обращены вниз. Эта пачка устриц подстилается горизонтально лежащими створками платиген и покрывается двустворчатыми раковинами, также лежащими плашмя. Сходная картина наблюдалась в районе Камыш-Баши (рис. 18, б).

Природа таких скопления раковин *O. (Pl.) asiatica* не совсем ясна. По-видимому, эта вертикальная и косая ориентировка раковин, столь отличная от обычной горизонтальной, была прижизненной. Поводом к ее возникновению могло явиться то, что одна-две раковины, выведенные из нормального горизонтального положения волнением, ложились под значительным углом к горизонту. К ним под тем же или более крутым углом прикладывались, вначале прирастая, другие экземпляры. Таким образом, получалось нечто вроде естественной «грозди» из несросшихся между собой во взрослом состоянии экземпляров, занимавшей на дне моря небольшой участок среди общего поля устричного слоя с горизонтально ориентированными раковинами.

Платигеновые банки обычно сложены раковинами, состоящими из обеих створок в связи; сохранность раковин отличная. Разрозненные створки *O. (Platygena) asiatica* встречаются значительно реже. Великолещно сохраняются также организмы с твердыми образованиями, обитавшие на поверхности раковин, — баланусы, серпулы, инкрустирующие мшанки и анонии с их тонкими створками¹.

Толща глин с платигеновыми устричниками включает, помимо разрозненных створок, также обломки раковин *Platygena*, рассыпавшиеся панцири баланусов (симбионтов платиген), скопления раковин гастропод и другие органические остатки, свидетельствующие об усилении временами движений воды на дне риштанского моря. Как раз накопление таких твердых скелетных остатков и создавало на глинистом морском дне условия, благоприятные для развития устричных банок (ср. наши выводы относительно возникновения устричников на глинистом дне алайского, туркестанского и сузакского морей).

Во время развития устричника подвижность воды на данном участке моря не прекращалась, быть может только ослабевала. Трудно допустить, чтобы волны могли передвигать и тем более часто переворачивать крупные и совершенно плоские раковины платиген². В то же время подсчеты, произведенные нами в различных местах выходов платигеновых устричников, показали, что их раковины лежат то на левой, то на правой створках, а в некоторых случаях (например, в Шурабе) в одном устричном слое почти нельзя было найти экземпляров, лежащих на левой створке. В то же время общеизвестно, что у взрослых устриц левая створка становится нижней створкой, а правая — верхней. Это наглядно показывают другие крупные

¹ В самих раковинах платиген нередко наблюдаются каналы червя *Polydora* (табл. XXV, фиг. 3 и рис. 57, см. стр. 224).

² О том, что переворачивание крупных раковин платиген все же наблюдалось, свидетельствует изображенный на рис. 20 экземпляр, на котором мелкие и средних размеров раковины устриц выросли на обе створки крупного экземпляра.

ферганские устрицы — *Turkostrea*, *Fatina*, *Amphidonta*, у которых более массивная и тяжелая и всегда более выпуклая левая створка в нетронутых волной естественных поселениях всегда бывает обращена вниз, а более тонкая, слабовыпуклая, плоская или вогнутая правая створка всегда обращена вверх.

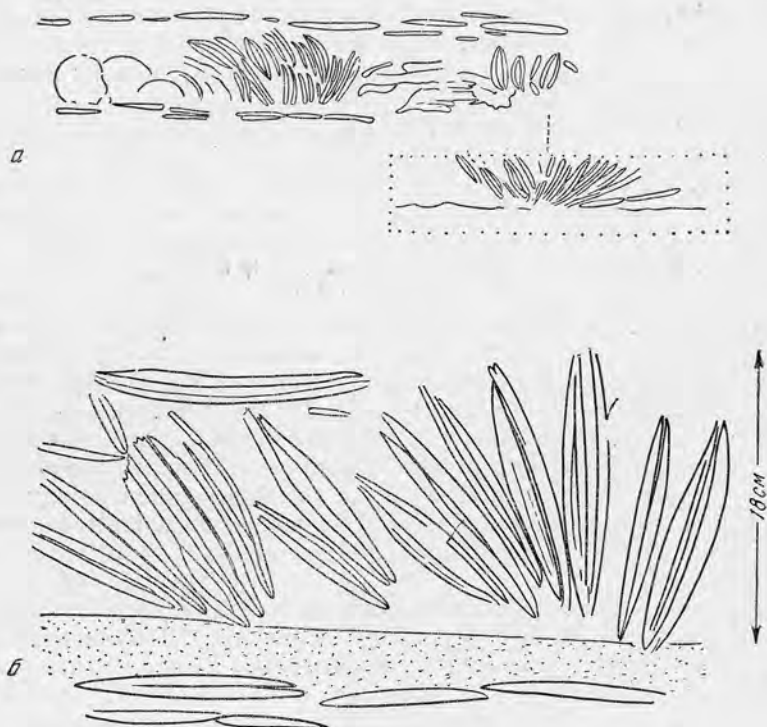


Рис. 18. Раковины *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom., расположенные торчком. Южная Фергана, риштанский ярус.

а — Риштан; б — Камыш-Баши

Отсутствию определенной ориентировки раковин *O. (Platygena) asiatica* на дне моря можно дать следующее объяснение. Существование *Turkostrea*, *Fatina*, *Amphidonta* немыслимо в перевернутом состоянии, при котором раковина обращена к морскому дну меньшей, правой створкой. Раковина не могла бы открываться и животное не могло бы питаться — этому мешали бы выдающаяся макушка левой створки края раковины, которая при ее перевернутом положении зарывалась бы в осадок, и слабость связки, которая не могла бы приподнимать тяжелую левую створку. Всего этого нет у *Platygena* — ее створки почти абсолютно плоские, их края не загнуты, створки почти одинаковой толщины и, следовательно, одинакового веса, макушки не выдаются, полость, в которой помещалось мягкое тело животного, образовано вогнутостью как нижней, так и верхней створки. Этим *Platygena* также отличается от других устриц из числа перечисленных, у которых тело помещалось в углублении нижней створки.

Раковины *O. (Platygena) asiatica*, расположенные в слоях плашмя на левой или правой створке, или косо, или стоямя, достигали нормальной величины. Поэтому есть основание думать, что для их жизни ориентировка раковины была безразлична и что, в отличие от других устриц, *O. (Pl.) asiatica* не погибала, будучи перевернута волнением.

Обнаруженная нами возможность различной ориентировки плоских форм устриц на морском дне, по-видимому, до сих пор не отмечалась, но,

сходное явление известно у пектинид. Пектены представляют удачный объект для сравнения потому, что они во многом сходны с платигенами: они обладают одинаковой и по своей выпуклости близкой формой створок, и, хотя способны передвигаться (плавать) также и во взрослом состоянии, большую часть времени проводят лежа на дне на одной из створок.

Наши наблюдения над *Pecten (Chlamys) islandicus* Müll. на Мурманской биологической станции показали, что он в период покоя лежит на правой створке, тогда как для некоторых других пектенов выяснено, что они, как правило, ложатся на левую створку.

Если в поле не была отмечена ориентировка раковины *O. (Platygena) asiatica*, ее можно легко определить по локализации на ней ее симбионтов. Таких симбионтов (см. стр. 89) у платиген было много: инкрустирующие мшанки, баланусы, серпулы, черви с агглютинированными трубками, всверливавшиеся в раковину черви *Polydora* и другие формы. Наблюдения, произведенные на месте, показывают, что симбионты *O. (Pl.) asiatica* преимущественно покрывают ту створку раковины, которая обращена вверх. Обильное развитие этих симбионтов свидетельствует о длительности периодов заселения ими раковин устриц.

Насколько можно судить по коренным выходам риштанского яруса в Гульче, раковины *O. (Platygena) lada* Vial. образуют скопления в грубозернистом песчанике: в нем густо лежат разрозненные створки и многочисленные обломки этой устрицы, ориентированные параллельно плоскостям напластования; встречаются также экземпляры с обеими створками. Вместе с *O. (Pl.) lada* очень редко встречаются крупные *O. (Pl.) asiatica*.

Ханабадский ярус (Khn)

Этот ярус почти совершенно не содержит крупных устриц, а свойственная ему небольшая *Ostrea (Cubitostrea) tianschanensis* Rom., по всей видимости, устричников не образует. Последнее обстоятельство связано с глинистым дном ханабадского моря, его большими глубинами, чем у морей другого времени, и тем, что ханабадское море представляло бассейн с более нормальным солевым режимом, чем моря алайское и туркестанское, особенно благоприятные для жизни крупных устриц и для развития устричников.

Лишь в верхней части яруса, сложенной алевроитами, указывающими на обмеление моря к концу ханабадского века, мы встречаем крупных устриц — *Ostrea* ex. gr. *longirostris* Lam. В Шурабе, в разрезе к востоку от железнодорожной линии, они сперва появляются в виде отдельных, видимо принесенных створок в верхах глин. Выше, после резкой границы с нижележащим слоем, следует устричник (общая мощность 0,7 м), образованный створками *O. ex gr. longirostris* Lam. средних и крупных (до 10 см в высоту) размеров, часто сросшихся. На устрицах попадаете *Balanus* (другой вид, чем в риштанском ярусе). Среди устриц имеются целые, сильно исверленные экземпляры. Цементом устричника служит небольшое количество серовато-зеленого алевроита. На высоте 0,20 м от основания слоя начинают преобладать обломки створок устриц, в том числе много окатанных, имеющих вид плоских галек; они особенно многочисленны в верхних 0,20 м, где появляются и фосфориты (преимущественно ядра двустворчатых и брюхоногих моллюсков и клешни *Callinassa*). Граница между ханабадским и сумсарским ярусами проходит внутри этого устричного слоя. Выше следует розовая глина, внизу алевроитовая, выше тонко отмученная, с *Ostrea (Cymbulostrea) pygmaea* Vial. и редкими другими двустворчатыми и брюхоногими моллюсками.

В Риштани в верхах ханабадского яруса в глинистом алевроите также наблюдаются крупные *O. ex gr. longirostris* — поодиночке и небольшими группами.

Сумсарский ярус (Sms)

В этом ярусе, часто обладающем большой мощностью, устрицы встречаются спорадически. Для этого яруса характерна, во-первых, маленькая устричка *Ostrea (Cymbulostrea) pygmaea* Vial. Она встречается в сумсарских малиновых глинах, где образует небольшие гнезда. В этих тонких осадках раковинки сохраняются с обеими створками.

Крупные устрицы попадаются в сумсарском ярусе начиная от его основания. Здесь нередко присутствует *Gryphaea (Ferganea) sewerzowi* Rom., лишь иногда образующая устричники. На более высоких уровнях сумсарского яруса изредка встречается экзогира *Amphidonta ferganensis* Rom.¹

Особенно богатые устричники наблюдаются в мощном сумсарском ярусе в Риштане на высоких его уровнях. Образование их происходило в краткие моменты обмеления, отмеченные появлением в разрезе вместо глины алевроитов и редких галек, а также образованием фосфоритов. Здесь можно наблюдать несколько маломощных устричных слоев.

На месте возникновения этих устричников отсутствовали сильные волнения воды, поэтому вся фауна, которую мы видим в этих слоях, сохранилась на месте; имеется много случаев обрастаний, исверленных остатков раковин, что свидетельствует об их длительном пребывании на поверхности дна моря и о медленном погребении осадками.

Устрицей, слагающей этот устричник, является *Amphidonta ferganensis* (Rom.) (табл. XIV и XV); она представлена всеми стадиями развития — от совсем мелких экземпляров до очень крупных и массивных.

На раковинах амфидонт здесь можно видеть трубки серпул, инкрустирующие мшанки, очень редко баланусов и шестилучевые кораллы (табл. XXV, фиг. 6 и 7). Серпулы и мшанки встречаются также на галечках. Помимо инкрустирующих мшанок (преимущественно на сильно исверленных створках амфидонт), встречены отдельные колонии с ветвисто-сосочковидной поверхностью. Здесь имеются также фосфатизированные ядра небольших равномускульных пелеципод и гастропод и нефосфатизированные раковины небольших *Chlamys*, а также зубы акул. Присутствует много сильно исверленных галек палеозойских известняков.

Раковины амфидонт сильно изрезаны сверлящими губками; сверлений *Lithophaga* мало.

* * *

Рассмотрение устричников палеогена Ферганы, начиная с сузакского и кончая сумсарским ярусом, позволяет сделать следующие выводы.

На самых прибрежных осадках мощные устричники не образовывались. Здесь грубые песчано-гравийные, песчаные и, в некоторых случаях, обогащенные карбонатами отложения обычно заключают разрозненные створки и редкие двустворчатые раковины устриц. Встречающиеся иногда скопления раковин являются вторичными, но захороненные в них устрицы принадлежат особям, обитавшим невдалеке.

В некотором удалении от берега, в пределах мелководной зоны, располагались первичные устричники, иногда достигавшие значительной мощности. Наиболее благоприятными для их существования были участки с подвижной водой, богатые кислородом и пищей, находившиеся между прибрежными и более глубокими и тиховодными участками. В последних преобладали илстые осадки, населенные равномускульными пелециподами.

Разнообразные устричники, встреченные в палеогене Ферганы, распадаются на две основные группы: 1) устричники, не нарушенные волнением, и 2) устричники им переработанные. Между обеими группами уст-

¹ Прежде эта устрица относилась к двум различным видам (см. стр. 138).

ричников существуют переходы. Разновидность первой группы составляют скаловые устричники. Они встречаются исключительно редко (алайский ярус близ г. Ура-Тюбе).

Преобладающее число устричников относится ко второй группе; обычно это устричники мощные. Несмотря на то, что в этих устричниках зачастую обломки и разрозненные створки раковин преобладают над цельными двустворчатыми экземплярами, именно эти устричники следует считать показателями длительно существовавших поселений устриц.

Относительно малое количество цельных раковин устриц объясняется тем, что большинство устричных поселений располагалось в мелководной зоне, где под действием волнения жизнь в устричных банках многократно прерывалась и часть живых устриц гибла¹. Раковины устриц частью выносились за пределы поселения, частью оставались на месте обитания и служили субстратом для нового поколения устриц.

Наблюдения показывают, что большинство устричников такого типа перерабатывалось волнением или течениями на месте поселения устриц, и что крупный раковинный материал в массовых количествах едва ли перемещался на значительное расстояние.

В нетронутом состоянии устричники сохранялись там, где господствовали спокойные условия, где волнение не нарушало целостности устричных поселений или затрагивало их в незначительной степени. Однако значительного развития в этих условиях устричники не достигали — здесь существовали лишь небольшие группы устриц, сравнительно редко рассеянные.

Причина этого заключается в том, что на участках морского дна с ослабленной подвижностью воды отлагались обычно тонкозернистые илистые осадки, тогда как для развития устриц требовались либо прикрепление к твердым предметам, либо достаточно плотный субстрат, в котором бы не могли утонуть раковины взрослых устриц. Для некоторых поселений устриц на тонкозернистых осадках характерны гроздьевидные сростки (см. стр. 50).

Крупные устричные поселения возникали обычно на субстрате из раковинного детрита с примесью пелитоморфного известкового ила, на глинистом илу с большим количеством раковинного детрита, а также на песчано-алевритовых осадках.

На более илистых участках небольшие поселения устриц могли существовать сравнительно недолго. На описанных выше устричниках сузакского, алайского, туркестанского и риштанского ярусов прекрасно можно наблюдать процесс заселения устрицами глинистого дна.

Сопоставление данных о распределении устриц и других моллюсковых сообществ Ферганского залива палеогенового моря, а также сравнительный анализ общего характера фауны, позволяют утверждать, что для ферганских устриц были особенно благоприятны воды с пониженной соленостью. При значительном понижении солености (периоды существования сообщества *Eulima—Meretrix tschangirtaschensis*) или при повышении солености (лагуны с сульфатными осадками) устрицы не могли существовать.

Возникает вопрос, какова же была плотность населения в ферганских устричниках и их протяженность на дне залива. Если взять, например, исфаринский разрез, то он нам покажет различную густоту расположения раковин устриц и различные размеры устричных банок в различные моменты существования бассейна. В алевритовой толще алайского яруса мы видим в основном отдельные небольшие устричные «пятна», которые

¹ Устричные и другие банки имеют много общего с рифами и биогермами. На таких биотопах условия, чрезвычайно благоприятные для жизни организмов, быстро сменялись условиями для них губительными — создание перемежалось с разрушением.

были рассеяны по алевроитово-илистому морскому дну. Наоборот, на таком же дне туркестанского моря в рассматриваемом районе существовали более протяженные устричные банки. Нижняя терригенная толща туркестанского яруса полна устрицами. На первый взгляд может показаться, что она представляет огромную ископаемую банку, непрерывно существовавшую на дне туркестанского моря на протяжении очень длительного отрезка времени и обладавшую большим протяжением. Однако, на самом деле в ней слои, богатые раковинами устриц, чередуются со слоями ими бедными или их совершенно лишенными. На дне моря участки с устрицами по всей видимости довольно быстро переходили в безустричные. Такое суждение можно высказать только в виде предположения. Если оно правильно и на дне туркестанского моря располагались устричники не особенно большой протяженности, — они постоянно мигрировали по дну моря в связи с менявшимися местными условиями: уходили из рассматриваемого района и по истечении какого-то отрезка времени вновь возвращались. В результате и создавалось то переслаивание устричных и безустричных слоев в нижней терригенной толще туркестанского яруса, которое мы сейчас наблюдаем. Рипшанские устричники с *Ostrea (Platygona) asiatica* Rom. очень близки по своему строению к туркестанским устричникам с *Fatina*.

Что же касается густоты расположения устриц в упомянутых устричниках, то, если отвлечься от небольших устричных «пятен», представляющих зачатки устричных банок, не получивших дальнейшего развития на дне алайского моря, — для каждого момента она была более или менее одинаковой. Впечатление о большой густоте создает нахождение в ископаемых устричниках в одном и том же слое многих генераций устриц. Величина устриц в каждом из этих устричников различна: в них можно увидеть экземпляры самых различных размеров, но, по-видимому, обычно устрицы имели возможность достигать своих максимальных размеров.

Особое место среди устричников ферганского палеогена занимает устричник в известняковой толще алайского яруса, образованный гроздьями из сросшихся раковин. В нем раковины устриц располагались особенно тесно, прирастая друг к другу, но в то же время отдельные гроздья не образовали сомкнутой банки. Размеры раковин *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. в этом устричнике не меньше, чем раковин устриц в терригенных толщах алайского и туркестанского ярусов.

Наши выводы относительно характера дна, на котором селились различные крупные представители семейства устричных в Ферганском палеогеновом заливе, вообще близки к данным, которые Пфанненштиль (Pfannenstiel, 1928) сообщает относительно грунтов, на которых жили западноевропейские мезозойские грифеи. Это были различные нечистые пески, глауконитовые пески и известковые глины; не подходящими или мало подходящими для них были чисто известковые илы и чистые глины; на железорудных оолитовых осадках грифеи встречались не часто; на коралловых биотопах они отсутствовали, и их нет в битуминозных породах. В глинах были встречены малорослые популяции, в нечистых известковых илах, наоборот, крупные. Из этого общего положения составляют, по Пфанненштилю (1930), исключение грифеи типа *Gryphaea dilatata*: существование на глинистом дне им позволяла их широкая раковина. Соответственно характеру осадка, указывающему на очень спокойные условия осадкообразования, раковины этих устриц сохраняются в келловейских глинах исключительно с обеими створками и притом почти исключительно в прижизненном положении.

Что же касается солености вод, то Пфанненштиль (1928) пришел к выводу, что грифеи и экзогирры были обитателями открытого мелкого моря, жили в нем близ берега и вдали от него, и не жили в солоноватых и пресных водах, в то время как устрицы (в узком смысле слова, т. е. представи-

тели подсемейства *Ostreinae*) избегают открытого моря, селятся в бухтах и эстуариях. Это мнение может быть справедливым для рассмотренных этим автором грифей и экзогир, но, как мы видели, для ферганских грифей и амфидонт оно не подходит — они обитали здесь в одинаковых или очень сходных условиях с острейми: всегда в заливе и при несколько пониженной солености.

Ниже мы остановимся на современных устричниках и устрицах и на условиях их существования. Мы увидим, что условия жизни современных устриц не одинаковы, но мы найдем среди них полные или почти полные параллели абиотическим факторам среды, установленным нами для ферганских палеогеновых устриц и устричников.

СОВРЕМЕННЫЕ УСТРИЧНИКИ И УСТРИЦЫ И УСЛОВИЯ ИХ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Представляет большой интерес сравнить наши наблюдения и выводы относительно условий образования ферганских палеогеновых устричников и условий жизни ферганских устриц, а также относительно некоторых особенностей строения последних с тем, что в этом отношении известно о современных устрицах и устричниках. Для этого мы воспользуемся несколькими ценными для нас работами, заключающими также сведения об организмах, входящих в состав устричных биоценозов, и о симбионтах самих устриц¹. Из иностранных работ для палеонтологов особый интерес представляют две обзорные работы по устрицам и устричникам, выпущенные сравнительно недавно крупными специалистами по современным устрицам и по вопросу об их разведении. Это работы француза Г. Рансона (Ranson, 1943) «Жизнь устриц» и голландца П. Корринги (Korringa, 1952) «Современные успехи в биологии устриц». В этих работах использована большая литература, вышедшая преимущественно за последние годы и освещающая ныне живущих устриц с разных сторон²; в работе Корринги дается список литературы, начиная с 1940 г.

В начале своей работы Корринга отмечает, что сейчас имеется уже около 1000 работ по устрицам, благодаря чему они являются наилучше изученными морскими беспозвоночными. Однако в то же самое время ему приходится признать, что чем больше появляется работ, тем больше выясняется пробелов в знаниях о современных устрицах; поэтому морская экология представляет науку, находящуюся еще в детском возрасте. Это справедливое заключение, сделанное зоологом, крупным специалистом по определенной группе животных (по устрицам), должно предостеречь нас, палеонтологов, от самообмана; одновременно оно может служить ответом тем, кто с чрезмерными требованиями подходит к палеоэкологии на современном этапе ее развития. Полезно также отметить расхождение во мнениях обих названных авторов по некоторым основным вопросам: например, по вопросу об источнике кальция для построения раковины устриц, по вопросу об основной экологической причине поселения устриц типа грифей в области эстуариев. Это обстоятельство указывает на несовершенство знаний современности и на трудность их приобретения.

Сравнительно хорошая изученность ныне живущих устриц и современных устричников связана с тем, что они, как известно, используются человеком в пищу. Согласно Л. А. Зенкевичу (1951а), в разных районах мирового океана в настоящее время промышленно охотятся около 40 видов устриц

¹ Мы даем здесь довольно полный обзор сведений о ныне живущих устрицах и о разбираемых ими устричниках, так как эти актуалистические данные могут быть полезными для всех, кто займется изучением экологии устриц из отложений других геологических возрастов и из других районов.

² Ниже во многих местах мы будем ссылаться непосредственно на эти сводные работы, а не на первоисточники, в них использованные.

(*Ostrea edulis*, *O. angulata*, *O. taurica*, *O. plicata*, *O. cristata*, *O. virginica*, *O. lurida*, *O. gigas*, *O. laperosi* и *O. chiloensis*). Промысел дает около 1,6 млн. ц в год, которые распределяются примерно поровну между Атлантическим и Тихим океанами. Количество добываемых устриц по обоим побережьям Атлантического океана приблизительно одинаково, в то время как у западных побережий Тихого океана добывается в 20 раз больше устриц, чем у восточных. Проведено много мероприятий по акклиматизации устриц: их перевозили не только с одного побережья океана на другое, но и из одного океана в другой.

Из наших зоологов об устричниках и устрицах морских побережий СССР писал в своей монографии о жизни в Черном море С. А. Зернов (1913); имеется также очень обстоятельное исследование В. Н. Никитина Гудаутской устричной банки у Кавказского побережья (1934). Дальневосточные устричники, начиная от границы с Кореей до Амурского лимана, охарактеризованы в работе А. И. Разина (1934).

В иностранной литературе большое внимание уделено гольштинским устричникам, расположенным в Северном море, в Германии, у берегов Шлезвиг-Гольштейна. Основные работы по ним принадлежат Мёбиусу (Möbius, 1877) — зоологу, именно при изучении этих устричных банок установившему понятие биоценоза. Изучались также устричники морей, омывающих другие западноевропейские страны (Норвегию, Англию, Францию, Португалию, Испанию). Имеются и работы по устричникам американского берега Атлантического океана, по устричникам обоих побережий Тихого океана и Австралии.

Ниже, на основании этих литературных данных, рассмотрим основные абиотические, а также биотические факторы, характеризующие условия жизни современных устриц, и условия, благоприятствующие сейчас образованию устричников; рассмотрим также сами устричники.

В своей сводке по вопросам жизни устриц Рансон (1943) дает в нескольких словах следующую характеристику экологии современных устриц. Устрицы являются морскими животными; большинство их живет вблизи морских берегов и в устьях рек или непосредственно вблизи их на участках, более или менее хорошо сообщающихся с морем. Они процветают в водах, соленость которых смягчена притоком пресной воды. Некоторые устрицы (типа грифей) могут существовать в сильно опресненных морских водах, но ни один вид не может постоянно жить в пресной воде.

Устрицы обитают сейчас по берегам всех континентов, за исключением Антарктиды. Они наиболее разнообразны и обильны в субтропических и тропических областях; многие виды (*Ostrea edulis*, *O. lurida* и др.) живут в умеренной зоне.

Большинство видов устриц отличается сравнительно ограниченным распространением; известны лишь немногие космополитичные виды (Ranson, 1943). Это объясняется особенностями личиночного развития: потребностью оседающей молодежи в определенном благоприятном сочетании факторов среды (см. стр. 80).

Типы современных устричников и занимаемые ими площади

Как известно, устрицы живут массовыми поселениями — образуют банки. Устричные банки, или устричники, могут быть различных типов.

С. А. Зернов (1913) различает в Черном море устричные гряды, устричные «рифы» (на скалистом дне) и устричники-ракушники. Первые два типа устричников занимают небольшие площади. Биоценоз устричных гряд, образованных *Ostrea taurica* Куп., может рассматриваться как частный случай биоценоза ракушника, в состав которого входят как эти устрицы, так и другие моллюски, преимущественно двустворчатые.

А. И. Разин (1934) выделяет на Дальнем Востоке два типа устричников: 1) устричные банки или гряды и 2) прибрежные устричники.

Первый тип представляет более или менее сильно возвышающиеся над дном скопления устриц, располагающиеся на различных расстояниях (иногда до 10 км) от берега, на глубине от 0,5 до 6 м. Такие устричники свойственны полуопресненным, заиленным и защищенным бухтам и участкам. Устрицы образуют здесь более или менее плотные скопления; их раковины в большей своей массе ориентированы почти перпендикулярно, макушками вниз.

Второй тип устричников представляет более или менее ровные, не возвышающиеся или слабо возвышающиеся над дном скопления устриц, расположенные вдоль берегов, на одной и той же глубине. Эти устричники тянутся узкой (1—20 м) лентой, иногда расширяющейся до 300—350 м. Они располагаются на твердых грунтах — гальках, гравии и скалистом дне с небольшой примесью песка и ила — и приурочены к бухтам и защищенным участкам. Устрицы прикрепляются в большей своей массе к твердым предметам, в слегка наклоненном положении или почти горизонтально. Каждый из этих двух типов устричников разделяется автором на три подтипа, в зависимости от длительности существования устричника.

Площади, занимаемые современными устричниками, весьма различны, однако их очертания сходны. Устричники обычно обладают удлиненной формой, так как располагаются полосами вдоль берегов.

Гольштинские устричники занимают общую площадь в 74×22 кв. км; сейчас их насчитывается 47. Наиболее крупный устричник превышает в длину 3 км, большинство их короче. Ширина банок обычно меньше длины, так как они тянутся по склонам глубоких каналов. В то же время устричные поля, залегающие на больших глубинах в открытой части Северного моря (на глубине около 35 м), тянутся полосой в 15—22 км ширины.

Французские устричники образуют полосы посреди узких заливов — эстуариев, представляющих затопленные приустьевые части долин, занятых в настоящее время небольшими водными артериями (Жубен, по Зернову, 1913).

Из бухт Рокпор, Копана и Лавака на побережье Мексиканского залива в Техасе описаны сложенные раковинами *Ostrea (Crassostrea) virginica* длинные узкие устричные гряды-«риффы», поднимающиеся с илистого дна этих бухт (Hedgpeth, 1953; Norris, 1953; Parker, 1959). Их здесь много, они следуют на некотором расстоянии друг от друга и расположены преимущественно поперек вытянутых бухт и преобладающего направления течений. Там, где эти гряды расположены вдоль берегов, их ориентировка также связана с направлением перемещений воды. Эти устричники в бухтах Мексиканского залива обычно имеют овальную или веретенообразную форму или же образуют узкие бары, протягивающиеся от берега вглубь бухты. Центральная, возвышающаяся часть таких устричных банок занята раковинами мертвых устриц, в то время как живые устрицы размещаются на их склонах.

Севастопольские грядовые устричники тянутся полосами вдоль берегов Севастопольской бухты и продолжаются в виде полосы по берегу открытой части моря.

Протяженность вдоль берега Гудаутского устричника — единственного крупного устричника Кавказского побережья — около 5 миль, общая площадь банок составляет около 4 кв. миль (Никитин, 1934).

А. И. Разин отмечает на дальневосточном побережье устричники самой различной протяженности: от нескольких квадратных метров до 0,5 га и более. Однако последние образованы преимущественно створками мертвых устриц.

По Рансону (1943), устричные банки возникают там, где сочетаются благоприятные для жизни устриц степень солености, температура и харак-

тер дна. Такие участки встречаются в морях сравнительно редко; поэтому устричные банки пользуются обычно небольшим площадным распространением. Значение имеют также течения и конфигурация берега — они оказывают прямое или косвенное влияние. На числе и положении банок отражается также конкуренция различных животных, обитающих на том же месте и зависящих друг от друга. Далеко от морских берегов устрицы банок не образуют, потому что их личинки поступают сюда в малых количествах. Нельзя забывать также и о некоторых отрицательных чертах, свойственных биотопу устричных банок. Так, в руководстве Бронна отмечается, что здесь: 1) более высоко лежащие устрицы давят на более глубоко расположенные, что препятствует раскрытию раковин этих устриц; 2) взвешенные в воде частицы устрицы связывают выделяемой ими слизью, а эти скопления ила губят устриц более глубоких слоев; так же действуют водоросли-эпифиты, сидящие на раковинах устриц; 3) на эпифитах селится другая фауна, также увеличивающая нагрузку на более глубокие слои устриц; 4) вследствие скученности поселений сильна опасность инфекций.

Густота расположения устриц и достигаемые ими размеры

В интенсивно эксплуатируемых голштинских устричниках на 1 кв. м в лучшем случае приходится одна взрослая устрица, обычно же — одна на 2—3 и более кв. м (Möbius, 1877). Густота устриц на устричных банках около Гельголанда такая же. Устрицы в открытой части Северного моря встречаются то более, то менее рассеянно (Metzger u. Meyer, 1875). Очень большая продуктивность отмечается для устричников Аркашонского залива на побережье Франции, а именно более 30 экземпляров устриц на один квадратный метр. Наиболее богатые места Гудаутской устричной банки содержали во время изучения ее В. Н. Никитиным в среднем 3,36 экземпляров устриц на ту же площадь (Никитин, 1934). Густота расположения устриц вдоль дальневосточного берега СССР бывает очень различной (Разин, 1934). Здесь можно встретить рассеянно расположенных устриц и их скопления различной плотности — до устричных банок, густо населенных устрицами и возвышающихся над дном.

Различна и величина, которую достигают устрицы. Так, наиболее крупные черноморские устрицы не превышают 9 см. Иными размерами обладают наши дальневосточные устрицы: согласно А. И. Разину, высота раковины достигает у *Ostrea gigas* — 32,7 см, у *O. laparousi* — 20 см и у *O. posjetica* — 18,4 см¹.

Несомненно, что размеры устричных полей, густота расположения на них устриц и размеры последних зависят от сочетания многих местных условий. Однако нельзя упускать из вида, что на отмеченных особенностях ныне живущих устриц и современных устричных банок не может не отражаться и деятельность человека, занятого добычей устриц, притом в массовых количествах. Густота расположения устриц на эксплуатируемых устричниках, несомненно, меньше нормальной, и устрицы не достигают здесь максимальных возможных естественных размеров. Имеются, например, определенные указания, что в морях, омывающих Францию и Германию, наиболее крупные устрицы встречаются на больших глубинах. Кроме того, человек, несомненно, способен влиять и на протяженность устричных полей. Поэтому нам приходится быть очень осторожными при использовании для сравнительных целей данных по ныне живущим устрицам и устричникам.

¹ О. А. Скарлато (1960) считает, что эти названия являются синонимами, так как у единого вида — *Ostrea gigas* Thunberg — форма раковины в значительной степени зависит от условий роста животного.

Характер грунта

Планктонным личинкам устриц для их дальнейшего развития необходим твердый субстрат, хотя бы небольших размеров, к которому личинки могли бы прирасти¹. Твердые предметы присутствуют также на мягком, илистом дне: это раковины других экземпляров моллюсков, здесь обитающих, или раковины и их обломки, занесенные сюда со стороны.

Сложилось неправильное представление относительно основного характера морского дна, на котором живут устрицы, а также относительно густоты их поселений. По этому поводу Мёбиус писал: «Распространенное представление, что они прирастают к морскому дну и густо лежат одна около другой и одна на другой... — неправильно» (1877, стр. 10).

Устрицы предпочитают пески с примесью раковин моллюсков и другими включениями, уплотненные примесью ила, богатого органическими частицами. Они процветают также на скалистом дне, на камнях, на ракушниках, кораллах и т. п.; некоторые виды живут на погруженных в воду или затопляемых во время прилива корнях и стволах деревьев (мангр). Случайное заиление приводит устриц к гибели (Ranson, 1943). Подвижные пески, а также вязкие илистые грунты почти никогда не бывают заселены устрицами. Здесь личинки устриц неминуемо гибнут: они не находят субстрата для прикрепления или не могут освободиться от заноса песком и погружения в ил. Устрицы погибают также при местном обогащении осадка сероводородом. На илистом дне могут существовать только устрицы типа грифей, обладающие способностью расти в высоту: благодаря этому нижний край раковины этих устриц может располагаться выше поверхности дна. Новые личинки прикрепляются к этому краю, и, таким образом, банка продолжает жить. Большинство других современных устриц не обладает такими способностями и не может сопротивляться заилению.

Устрицы, обитающие в открытой части Северного моря к востоку от о-ва Гельгоlanda, на глубинах от 35 до 45 м, приурочены к илисто-песчаным или ракушечным грунтам (Metzger u. Meyer, 1875).

Об устричниках побережья Англии имеются следующие данные. У берега Южного Уэльса и в других местах банки располагаются на плотном илисто-песчаном грунте, покрытом галькой и камнями; они располагаются между полосой прибрежных песков и более глубокими участками морского дна, покрытого илом. В устье Темзы банки приурочены к глинистому грунту, покрытому створками моллюсков. В других местах побережья Англии устричные банки расположены на плотном песчаном или илисто-песчаном грунте, часто покрытом галькой; они залегают между полосой прибрежных песков и более глубокими участками морского дна, покрытыми илом. Около берегов Голландии устричники встречаются на глинистом грунте, смешанном с большим или меньшим количеством песка. Чрезвычайно продуктивные устричники Аркашонского залива на юго-западном берегу Франции приурочены к глинистому, смешанному с песком дну, которое частью обнажается во время отлива.

Устричники наших морских побережий располагаются на аналогичных грунтах.

Так, в Черном море устричные гряды можно встретить на песчаном грунте там, где он обогащен илом и благодаря этому уплотнен иногда до такой степени, что на морских картах обозначается словом «плита». Такой грунт является наиболее благоприятным для поселения устриц — он находится в пограничной полосе между зоной прибрежных песков и более

¹ Устричная личинка обладает некоторой способностью выбора места прирастания — она ползает в течение короткого времени. Этим объясняется наблюдающаяся ориентировка высоты наростов раковин устриц вдоль длинной оси субстрата или ориентировка, параллельная ребрам раковины, служащей субстратом.

глубоко лежащей зоной илов. Илистые пески еще более уплотняются створками отмерших экземпляров устриц. На илистом дне обитает *Ostrea sublamellosa* Mil. var. *karkinitica* Mil.; она образует здесь сростки (Зернов, 1913). В то же время основная форма, *O. sublamellosa* Mil., называемая «скаловой» или «каменной» устрицей, живет на скалах¹.

У Кавказского побережья в районе Гудауты устричная банка расположена на илистом песке. Место ее положения ограничено сверху полосой песка с *Venus* и *Divaricella*, а снизу полосой мидиевого ила (Никитин, 1934).

Различные виды устриц тихоокеанского побережья СССР обитают на различных грунтах (Разин, 1934). *Ostrea laperousi* образует прибрежные устричники среди галечных и каменистых, крупнопесчаных и, реже, илисто-песчаных грунтов. Наоборот, *O. gigas* свойственна глинисто-илистым грунтам и реже селится на илисто-галечных грунтах².

Как уже было указано (см. стр. 50), на илистом дне рост раковин устриц своеобразный — образуются грозди раковин. На скалистом дне обычно наблюдается основательное прирастание раковин к субстрату. Так, например, черноморская *Ostrea sublamellosa* Mil. прирастает большей частью нижней створки, а не только макушкой. Раковины устриц, поселившихся в щелях скал, принимают самые прихотливые формы (Милашевич, 1916; Никитин, 1934).

Устричная молодь селится одинаково как на мертвой ракушке, так и на раковинах живых устриц и других моллюсков.

Глубина бассейна

Согласно данным Мёбиуса (Möbius, 1877), гольштинские устрицы образуют банки на глубинах от 1 до 5 м; глубже 6—9 м устричники не встречаются. Участки дна с устричниками лежат здесь по соседству с глубокими каналами (15—20 м глубины). Большинство устричных банок во время отлива не обнажается, и над ними остается не менее 2 м воды. Однако устрицы населяют также и открытые части Северного моря (к северу от Германии и о-ва Гельголанд и к востоку от Англии), где встречаются главным образом на глубине 33—34 м. Касперс (Caspers, 1950) указывает для гельголандской банки глубину в 23—28 м. На западном берегу Франции устриц можно встретить на различных глубинах: *Ostrea (Crassostrea) angulata* — на наименьших глубинах, отчасти обнажающихся во время отлива, *O. edulis* — на глубинах от 2 до 72 м и *O. (Pycnodonta) cochlear* — на глубинах от 45 до 184 м.

Устричники, обнажающиеся во время отлива, не представляют редкости: такие устричники известны, например в Аркашонском заливе Франции и на Атлантическом побережье Северной Америки. В тропическом поясе устрицы, живущие на манграх, постоянно осыхают. Устрицы могут длительное время переносить отсутствие воды.

У Севастополя, в зависимости от воздействия ветров, устричник с глубины 6—10 м у устья Черной речки в глубине Севастопольской бухты опускается до глубины 60—70 м у Херсонесского маяка; в пределах бухты устричники глубже 20 м не спускаются (Зернов, 1913). Расположенная у кавказского берега Черного моря Гудаутская банка ограничена изобатами в 14—30 м (Никитин, 1934).

В бухтах залива Петра Великого Японского моря устричники лежат на глубинах от 0,5 до 6 м; максимум устриц наблюдается на глубинах от 1,5 до 3 м; до глубины 7 м заходят лишь единичные живые особи. Верхняя

¹ Этот вид известен с Севастопольского рейда, с южного берега Крыма, из Керченского пролива и с берегов Болгарии.

² Смотри замечание на стр. 74.

поверхность устричных банок располагается на 0,5—2 м ниже уровня моря. Эта сравнительно небольшая глубина залегания устричников связана с недостаточной прогреваемостью вод залива, лимитирующей развитие устричной молодежи, которое нуждается в определенной температуре.

Вообще преобладающее большинство устриц является береговыми животными, обитающими на глубинах от 0 до 40 м. Меньшее число, как например *Ostrea (Pycnodonta) cochlear*, живет на глубинах с 40 до 100 м. Раковины этого вида и *O. (P.) hyolis* находили на глубинах 1000—2000 м (Ransom, 1948б). Фишер (Fischer, 1943) пишет, что осыхание устриц во время отлива в тропических морях и их постоянное нахождение в воде в умеренном поясе имеет тот смысл, что они, не осыхая, частично избегают резких климатических изменений.

Подвижность воды

Динамичный режим приливов и отливов крайне благоприятствует жизни устриц, доставляя в изобилии пищу и кислород этим неподвижным животным. Течения, разнося личинки устриц, играют огромную роль в их расселении; последнее может происходить очень быстро.

На голыштинских устричниках сила течения во время прилива достигает 1,5—2 м/сек; во время отлива она еще больше. Волнения резко сказываются на глубине расположения устричников. Так, приведенные выше глубины расположения устричников в различных частях Севастопольской бухты и вне ее всецело зависят от направления и силы воздействия ветров в различных частях морского побережья. Различную глубину расположения устричников можно наблюдать и вдоль противоположных берегов одного и того же залива или одной и той же бухты в зависимости от направления господствующих ветров. О зависимости размещения устричников в бухтах Мексиканского залива от направления течений сказано на стр. 73.

На открытых океанических побережьях, подверженных действию сильных штормов, устричники не развиваются.

Температура

Температура воды является важным фактором для развития устриц, при их питании и образовании устричных банок. Она не обязательно должна быть высокой, но также не может быть чересчур низкой. Дело в том, что яйца и личинки устриц требуют для своего развития определенных температур, колеблющихся для каждого вида в узких пределах, а при низких температурах они не могут питаться. Температурный фактор не столь ограничивает развитие устриц, как соленость (см. стр. 78); взрослые устрицы к температуре не столь чувствительны.

В северных широтах замедляется размножение устриц. Температурный оптимум, требующийся для созревания половых продуктов, процесса оплодотворения и развития личинок, лежит в пределах 20—25°, а минимум — около 17—18°. Рансон (1948) приводит для некоторых видов устриц более низкие и более высокие оптимальные пределы температур для периода размножения, а именно от 13 до 30° (редкие виды). Тропические устрицы устьев рек — *«Gryphaea» gasar*, *«G.» lugibris*, *«G.» columbiensis* — требуют воду низкой солености, но повышенной температуры. В очень холодной воде ослабевает также действие ресничек и закрывательного мускула, вследствие чего внутрь устриц проникает ил (Möbius, 1877). Температура воды является существенным фактором географического распределения устриц по широте. Могут быть выделены две группы устриц по климатическим зонам их распространения: группы тропическая и субтропическая. Устрицы второй группы могут пользоваться более или менее широким распространением в пределах умеренной зоны, поскольку теплые течения

проникают в холодные моря. Температурный фактор ставит предел распространению устриц не только в ширь, но и в глубь водоема.

Съедобные устрицы, образующие банки (*Ostrea edulis* и др.), пользуются очень широким распространением по побережью от Южной Норвегии до Черного моря включительно; по западному берегу Атлантического океана поселения устриц достигают юго-восточного берега Гренландии: они здесь заходят за Полярный круг.

Некоторые устрицы типа грифей переносят низкие и высокие температуры — от -5 до $+35^{\circ}$. Поэтому они могут жить в приливо-отливной зоне и переносить здесь без большого ущерба сильные температурные колебания. Наоборот, некоторые современные виды рода *Ostrea* не выдерживают таких температурных условий. Их естественные банки не могут существовать в приливо-отливной зоне: они находятся только на уровне наиболее сильных отливов, на редко обнажающемся дне или глубже.

На гольштинских банках температура колеблется в пределах от $+20$ до 2° . В районе Гудаутской банки летом наблюдаются (Никитин, 1934) температуры от $18,8$ до $15,5^{\circ}$ в верхней зоне банки (до глубины 20 м); глубже период размножения устриц наступает позже, по мере прогревания придонных слоев воды; в половине сентября на всей площади банки придонная температура равна от $22,7$ до $23,6^{\circ}$.

Для образующей «рифь» американской *Ostrea* (*Crassostrea*) *virginica* указываются температурные пределы от 10 до 25° ; вне этих температур устрицы встречаются в виде рассеянных гроздей (Hedgpeth, 1953).

Соленость¹

Очень важным фактором развития устриц и образования устричников является соленость воды. Для развития яиц и личинок каждого вида устриц требуется определенная соленость; взрослые устрицы переносят большие ее колебания.

Амемийя (Amemiya, 1928) определил оптимальное значение солености морской воды для развития различных японских устриц. Отдельные значения оказались разными, равными от $18-26$ до $29-35\text{‰}$. Исключение составляют устрицы подрода *Pycnodonta* и некоторые виды *Ostrea*, живущие в зоне кораллов, при повышенной солености морской воды. Рансон (1948) в качестве оптимальной солености воды для размножения устриц родов *Ostrea* и «*Gryphaea*» суммарно для шести различных видов приводит пределы от $12-18$ до $19-28\text{‰}$. Амемийя пришел к следующим общим выводам. Литоральные виды в период своего развития в общем хорошо приспособлены в широкой амплитуде колебаний солености: они эвригалинны не только во взрослом состоянии, но и в эмбриональном и личиночном. Те из этих видов, которые живут на скалах в морской воде нормальной солености, хорошо приспособлены к очень высокой степени солености, в то время как другие, живущие на илистом грунте в солоноватых водах, приспособлены к низким величинам солености.

Сублиторальный вид *Ostrea denselamellosa* ограничен сравнительно узкими пределами солености; он стеногалинен как во взрослом, так и в эмбриональном состоянии.

Места, где происходит постоянное перемешивание вод различной солености, неблагоприятны для яиц и личинок устриц. С другой стороны, имеются зоны, где соленость достаточно постоянна и отвечает требованиям устриц. Здесь живет масса особей устриц, и в таких именно местах воз-

¹ Газовый режим мест обитания современных устриц в работах Рансона и Корринги специально не освещается. Поэтому он выпадает из нашего рассмотрения. Устрицы нуждаются в благоприятном кислородном режиме; об отношении устриц к H_2S сказано на стр. 75.

никают устричные банки. Обычно такие участки не пользуются большим распространением и удалены один от другого. Но иногда они распространяются на несколько километров и обладают значительной шириной. В таких местах половые продукты устриц дают жизнеспособные организмы, которые быстро растут. Это единственные места, где условия благоприятны для продолжительной жизни вида (Ranson, 1943). Интересно замечание Рансона (1948), что в тех случаях, когда естественные устричники наблюдались далеко от устьев рек, оказывалось, что здесь соленость воды снижена подводными ключами пресной воды.

Е. В. Властов в очерке хозяйственного использования моллюсков (1940) пишет, что повышение солености за пределы нормальной морской отражается не только на вкусовых качествах, но также и на развитии раковины. Так, у *O. edulis* при солености 37‰ рост раковин замедляется.

Допустимый минимум солености для этого вида устриц — 17‰¹. Поэтому устриц нет в Балтийском море, где соленость понижена и даже в его южной части равна всего около 17‰ (Бэр, 1862). У этого автора, в его «Проекте разведения устриц у русских берегов Балтийского моря», основанном на многочисленных данных более старых авторов, мы читаем: «По берегам Атлантического океана и Немецкого моря самые любимые устрицы водятся на таких местах, где соленость морской воды смягчается довольно большою рекою, впадающею в открытое море, либо речками, впадающими в бухту...» (стр. 17—18). И дальше мы читаем, что еще «...Плиний, хорошо понимавший подобные вещи (т. е. разбиравшийся в гастрономическом достоинстве устриц, — Р. Г.), объявляет устрицы с открытого моря мелкими и дурными, а для хороших считает необходимым приток пресной воды».

Согласно данным В. Н. Никитина (1934), в Черном море устрицы живут и развиваются при солености воды 17—18‰, причем эта величина подвергается длительному понижению до 13—14‰ (например, в Севастопольской бухте). В Одесском заливе устриц нет ввиду его значительного опреснения (5—2‰). Соленость воды у дна на Гудаутской банке достигает в сентябре 17,81—18‰. А. И. Разин (1934) не приводит цифровых данных, характеризующих соленость вод в местах расположения дальневосточных устричников, но указывает на то, что устрицы предпочитают воды пониженной солености. В вершинах бухт устричники отличаются угнетенным состоянием или вовсе исчезают вследствие сильного опреснения или заиливания.

Для американской устрицы *Ostrea (Crassostrea) virginica* требуется постоянный приток пресной воды. Поэтому она образует банки («риффы») в тех частях бухт Мексиканского залива, которые отделены (устричными же «рифмами») как от более соленых морских, так и от речных вод (Parker, 1959). Эта устрица переносит колебания солености от 12 до 25‰ (по Hedgpeth, 1953 — от 10 до 25‰); при большей солености вод ее замещает устрица открытой части Мексиканского залива — *Ostrea equistris*.

В заключение необходимо отметить, что распространенное мнение об обязательной приуроченности всех устриц к водам с пониженной соленостью несправедливо. Это мнение создано потому, что лучше всего были изучены устричные банки, приуроченные к участкам моря с пониженной соленостью, а это произошло потому, что именно в таких местах живут наиболее легко доступные, наиболее вкусные, а поэтому и наиболее хорошо известные устрицы. Отсюда возникло представление, что эти условия во всех отношениях благоприятны для развития устриц². В то же время у не-

¹ Для гольштинских устричных банок отмечается соленость 30—33‰.

² Поэтому совершенно справедливо было замечание К. Бэра: «Чтобы в смягченной воде устрицам было лучше — этого нельзя утверждать. У западного берега Норвегии,

которых авторов мы читаем, что именно более крупные устрицы сейчас часто приурочены к водам нормальной солености и что здесь густота их расположения на дне не меньше, чем в гольштинских банках. Так, согласно данным Мецгера и Мейера (Metzger u. Meyer, 1875) и Мёбиуса (Möbius, 1877), в открытой части Северного моря, на глубинах около 35 м, в водах с соленостью 34,7—35,0‰ обитают устрицы с крупными и тяжелыми раковинами, достигающими большей величины, чем береговые устрицы (135 мм ширины, 118—125 мм длины и 32 мм высоты).

То же самое отмечает П. Фишер (Fischer, 1880) для устриц побережья Франции: наиболее крупные и толстораковинные устрицы встречаются на наибольших глубинах.

Экологические требования современных представителей родов *Ostrea*, «*Gryphaea*» и *Pycnodonta*

Изучая современных устриц, зоологи установили экологические требования представителей родов *Ostrea*, «*Gryphaea*» и *Pycnodonta* в различных частях мирового океана. Мы заимствуем эти данные из сводной работы Рансона (1943).

Ostrea. Яйца и личинки европейской *Ostrea edulis* требуют плотности воды 1,020—1,022; взрослые особи приспосабливаются к плотности 1,010—1,025; ниже 1,010 они страдают, при 1,005 — гибнут. Температурный оптимум равен 15—22°. Эта устрица живет в открытом море, в зоне ламинарий, у уровня наиболее сильных отливов и глубже, на дне, никогда не обнажающемся, до 30—40 м глубины. *O. edulis* была также встречена на глубине до 85 м; здесь она присутствует в виде скоплений, изолированных экземпляров или в виде гроздьев, из 2—5 экземпляров в среднем. Банки этого вида тем дальше расположены от эстуариев, чем больше дебит рек; *O. edulis* может подниматься лишь по рекам с малым дебитом. К колебаниям температуры эта устрица чувствительна. *O. edulis* не выносит муты: ее банки отсутствуют в зоне отложения аллювиальных выносов и ила.

Если в одной и той же местности селятся как *Ostrea edulis*, так и «*Gryphaea*» *angulata*, их банки всегда находятся на определенном расстоянии друг от друга.

Другие виды рода *Ostrea* — *O. angasi* у берегов Южной Австралии, *O. spreta* у Антильских островов, Аргентины и Бразилии и *O. denselamellosa* в водах Китая и Японии — обитают банками в открытой части эстуариев, в водах слабо солоноватых, на средней глубине, т. е. в таких же условиях, что и *O. edulis*.

«*Gryphaea*». Европейская «*Gryphaea*» *angulata* (так называемая «португальская устрица») живет в устьях рек и в непосредственной их близости, где воды с плотностью 1,015—1,020 являются благоприятными для развития ее яиц; температурный оптимум для нее 18—25°. «*G.*» *angulata* может жить в сильно солоноватых водах; в течение некоторого времени она может переносить воду с плотностью 1,005 и, герметически закрывая створки, может находиться в устьях рек в совершенно пресной воде; она может жить осыхая и не осыхая. На банках «*G.*» *angulata* встречается множество особей, часто прикрепленных одна к другой. Американская *Ostrea* (*Crassostrea*) *virginica* и китайско-японская «*G.*» *gigas* живут в сходных условиях.

где притоков пресной воды так мало, устрицы описываются особенно большие; стало быть, они находят здесь очень хорошее продовольствие, но, как видно, не пользуются известностью у гастрономов, потому что не идут в оптовую торговлю» (1862, стр. 18).

В тропиках у берегов Австралии обитает «*Gryphaea*» *cucullata*; она хорошо изучена: Эта устрица пользуется широким горизонтальным распространением: от края рифа до мангровых зарослей и от среднего уровня прилива и отлива до глубины многих метров. «*G.*» *cucullata* селится на скалах, корнях мангр и отмелях, на илу и зостеровых лугах. Хорошо приспосабливается к различным стациям, переносит крайности температуры и солености; живет как на защищенных, так и на открытых местах. На открытых местах, подверженных действию прибоя, «*G.*» *cucullata* встречаются изолированно; наоборот, в эстуариях эти устрицы скопляются в виде протяженных банок. Для развития яиц и личинок требуется температура от 20 до 25°.

Другой тропический вид — «*Gryphaea*» *gasar* — распространен вдоль берега Западной Африки. Он образует значительные скопления на корнях мангр в эстуариях; живет также в солоноватых лагунах этого берега. Другие тропические виды «*Gryphaea*» обитают в таких же условиях: «*G.*» *madrasensis* — вдоль берегов Индии и Индокитая, «*G.*» *rhizophorae* — у берегов Антильских островов и в Бразилии.

Р у с н о д о н т а. *Pycnodonta* живет на коралловых рифах в чистых водах повышенной солености. Иногда она образует грозди, редко банки. *O. (P.) cochlear* обитает в Средиземном море на глубине 100—200 м. В Атлантическом океане она процветает от берегов Гамбии и Сенегала до Англии, на глубинах 40—100 м; иногда живет на кораллах.

В широко использованной нами работе Корринги (Korringa, 1952) имеется одно замечание, представляющее также и более общий интерес как для зоологов, так и для палеонтологов.

Корринга пишет (см. стр. 290), со ссылкой на Рансона (1943), что обыкновенно современных «*Gryphaea*» рассматривают как эстуарных животных, потому что они процветают в эстуарных условиях. Однако вывод о том, что «*Gryphaea*» предпочитают воды с более низкой соленостью, Корринга считает недоказанным, так как, по его мнению, при таком выводе не учитываются многие другие факторы. Он полагает, что слабый рост «*Gryphaea*» в океанических водах вызван другими факторами, чем отклонения солености, и приводит в качестве примера «*G.*» *angulata* из Средиземного моря у берегов Франции, где эта устрица особенно хорошо растет и толстеет, а также «*G.*» *rhizophorae* в Порто-Рико, процветающую при солености 33—44‰.

Корринга соглашается с Фишером (Fischer, 1948), по мнению которого многие так называемые эстуарные виды имеют широкий экологический диапазон и очень хорошо могут выдерживать соленость океанической воды. По его мнению, устрицы из группы «*Gryphaea*» процветают особенно хорошо в эстуарных условиях потому, что виды, которые конкурировали бы с ними в более соленой воде, не могут переносить низкой солености эстуарных вод. Здесь, в эстуариях процветание устриц обеспечивается обилием пищи. Кроме того, несомненно, многие устричные банки существуют в эстуариях исключительно хорошо потому, что сверлящие моллюски, сверлящие губки и морские звезды не переносят пониженную соленость вод.

Ход мыслей Фишера и Корринги, несомненно, правилен, и палеонтологам следует чаще прибегать к таким размышлениям¹.

¹ Приведем такой случай из среднекаменноугольной фауны Русской платформы. По мнению Е. А. Ивановой (1948), род *Linoproductus* (несколько видов) обычно встречается в доломитовых породах не потому, что ему хорошо жилось в фации бассейна с повышенной соленостью, в которой отлагались доломитовые илы, а потому, что здесь не могли жить представители рода *Choristiles*; в фациях же, в которых хориститы жить могли, они развивались так обильно, что вытесняли другую фауну, в том числе *Linoproductus*.

Некоторые дополнительные данные о современных устрицах

Плодовитость устриц очень большая. В сводке Корринги (Korringa, 1952) приведены следующие данные. У *Ostrea edulis* количество яиц в первый год жизни равно приблизительно 91 600, во второй год — 218 000, в третий — 462 000 и в четвертый — 902 000. В то же самое время у «*Gryphaea*» *virginica* нормальных размеров количество яиц в год составляет 500 000 000.

Относительно длительности пелагического периода жизни личинок устриц имеются следующие сведения (Korringa, 1952): у *O. edulis* она при 20° равна 10 дням, при 21° — 24 дням; наоборот, у «*Gr.*» *virginica* она равна при 18° — 30 дням, при 20° — 26 дням и при 21° — 24 дням. Впрочем, эти сведения у отдельных авторов разноречивы: так, по Келлогу (1910), личинки *Ostrea virginica* плавают 6—7 дней, а по Стаффорду (1913), от трех недель до одного месяца (Termier et Termier, 1952). За эти сроки личинки могут уноситься далеко, но прикрепляются они только там, где встречают подходящие условия, т. е. преимущественно в местах снижения солености морских вод впадающими в море реками.

По вопросу об источнике извести для построения раковины устриц также существуют различные мнения. Рансон, сводивший материал по этому вопросу до Корринги, считал, что устрицы берут кальций для построения раковин не только из воды. Он аргументировал свое мнение тем, что на песчанно-илистом и ракушниковом дне «*Gryphaea*» *angulata* имеет более легкую раковину, чем на известково-глинистом; точно так же *Ostrea edulis* имеет на берегах, сложенных породами, богатыми полевым шпатом, тонкую просвечивающую раковину, тогда как на известковом дне раковина у нее богата СаСО₃. На илистом дне раковина устриц богата органическим (роговым) веществом, вследствие чего она твердая, плотная и менее ломкая. Наоборот, Корринга считает, что устрицы находят Са в морской воде в достаточном количестве для построения раковины и что нет основания для предположения о том, что они берут Са со дна моря в виде неорганического соединения. По его мнению, нет соответствия между составом раковины и количеством Са, присутствующим на дне или в воде: устрицы, несомненно, могут извлекать в изобилии Са из морской воды тем же путем, каким они извлекают из нее и накапливают различные металлы (Fe, Cu, Zn, Hg, Mn)¹; только когда в воде менее 20% нормального количества Са, образование известковой раковины не происходит.

Росту раковины устриц происходит периодически; при этом температура воды является важным фактором, так как устрицы активно питаются только при более высокой температуре. У *Ostrea edulis* имеются два периода в году — весенний и осенний, — когда рост раковины в период размножения прерывается. То же сообщает Рансон (1949) относительно наращивания раковины у «*Gryphaea*» *angulata*. Оно происходит весной и осенью при 10 — 25°, в условиях достаточного питания. Ширина наростшей каймы раковины находится в прямой зависимости от длительности пребывания устриц под водой. Остановки в росте раковин у устриц не происходят в водах, богатых пищей, и на юге.

Когда в неблагоприятных условиях жизни объем тела устрицы убывает, устрица утолщает свою раковину, стремясь заполнить пространство между створками.

О выделении раковинного вещества в случаях проникновения в устрицу других животных и о последствиях такого проникновения см. стр. 87.

В раковинах современных устриц нередко наблюдаются замкнутые пустоты — «камеры» (chambers). — заполненные морской водой с гнилостным

¹ Устрицы являются исключительными концентраторами этих элементов.

запахом, белой, пористой мелоподобной массой (chalky deposits) или илом. О происхождении и назначении этих образований единого мнения у зоологов нет. Оба образования наблюдал К. О. Милашевич (1909) в раковинах черноморской *Ostrea taurica* Куп. var. *karkinitica* Mil., живущей в Каркинитском заливе, и вместе с тем отмечал, что, по данным опытных устрицеводов, камеры наблюдаются в раковинах устриц, живущих на илистом дне. Он принимал их за болезненные образования. Уорсноп и Ортон (Worsnop and Orton, 1923) склонны рассматривать камерность раковин как патологическое явление, связанное с осмотическими явлениями при колебании солёности. Ткань мантии устриц разбухает в слабосоленой воде и сокращается при повышении солёности, а это вызывает неравномерное отложение слоев на внутренней поверхности раковины. Такие условия особенно характерны для эстуарно-дельтовых обстановок. А. А. Борисьяк (1899, стр. 88) писал, что камеры в раковинах устриц образуются главным образом вследствие перемещения животного внутри раковины, а в других случаях — вследствие проникновения ила между раковиной и мантией. Корринга (1952) образование камер с водой связывает с отделением мантии от раковины. Относительно же образования мелоподобного вещества во внутреннем пластинчатом слое раковины устриц он полагает, что такие отложения образуются при экономном расходовании известкового материала в случае необходимости уменьшения внутренней поверхности раковины во время роста¹. Поэтому, чем более чащеобразна левая створка раковины устрицы, тем более интенсивно идет в ней отложение мелоподобного вещества. В дальнейшем эти мелоподобные отложения перекрываются обычным пластинчатым слоем.

Обилие камер в раковинах устриц делает их более легкими и способствует быстрому увеличению их размеров. Малый вес выгоден для удержания устриц на поверхности мягкого грунта. Такое объяснение камерности раковин давал также С. А. Зернов (1913).

О п и т а н и и современных устриц. Они, по-видимому, всеядные микрофаги-фильтраторы. Изучение содержимого желудка устриц показало, что оно состоит из огромного количества органического детрита, диатомей, игутиковых, спор водорослей, личинок червей и моллюсков, яиц и гаструл различных морских беспозвоночных, спикул губок, песка и ила; в меньшем количестве были обнаружены остатки остракод и копепоид. Помимо того, в желудке устриц содержится огромное количество бактерий. Полагают, что пищей устриц может служить также растворенное в морской воде органическое вещество (Korringa, 1952).

На прибрежных илах развивается богатая микрофауна и микрофлора, идущая устрицам в пищу. Здесь особенно обильна флора диатомовых; на песчаных участках она беднее. Несколько более глубоко расположенные места, где обитает *Ostrea edulis*, беднее одноклеточными водорослями, но приливы и отливы приносят сюда достаточно пищи.

Важную роль в питании устриц играет температурный фактор: при определенных температурах они максимально активны, при низких — питаться не могут.

Биотические факторы и симбионты устриц

Из работ отечественных исследователей больше всего данных по этим вопросам содержит работа В. Н. Никитина о Гудаутской устричной банке (1934).

В. Н. Никитин насчитал около 70 видов животных, входящих в состав черноморского устричного биоценоза: в него входят другие моллюски, черви, ракообразные, губки, оболочники, гидроиды, мшанки, иглокожие

¹ Известкового материала при таком строении раковины требуется в пять раз меньше, чем в случае отложения твердого перламутрового слоя.

и актинии, а также различные виды водорослей. Основными компонентами гудаутского устричного биоценоза В. Н. Никитин считает четыре вида двустворчатых моллюсков — *Ostrea taurica*, *Mytilus galloprovincialis* var. *frequens*, *Pecten ponticus*, *Modiola adriatica*, и обрастающие их организмы: губки *Petrosia clavata*, *Reniera* sp. и виды *Cliona*, гидроиды — *Sertularella polyzonias*, мшанки — *Lepralia pallasiana* и *Schizoporella auriculata*, черви — *Centrocorona taurica* и *Pomatoceras triquetroides* и ракообразные *Balanus improvisus*¹.

Количественные соотношения названных четырех видов моллюсков на Гудаутской банке следующие: *Mytilus* — 47%, *Pecten* — 19%, *Modiola* — 17% и *Ostrea* — 17%. В. Н. Никитин указывает, что эти моллюски конкурируют между собой в отношении пищи и кислорода. В борьбе за существование между ними играют роль факторы размножения, развития и выживания, а также различия в характере и механизме процессов дыхания и питания. Экологические различия обуславливают распределение моллюсков по зонам банок: в первой зоне преобладают *Ostrea taurica*, во второй — *Mytilus galloprovincialis*, в третьей зоне мидий еще больше; относительное количество всех остальных форм, в особенности *M. galloprovincialis*, падает в третьей зоне по сравнению с первой. В. Н. Никитин отмечает далее, что распространению устриц на более глубоко лежащий илистый грунт мешают не только характер грунта, но и мидии, которые, более чем устрицы, приспособлены к жизни на мягком грунте, а также, по-видимому, и к периодическому повышению содержания в воде CO₂, понижению кислорода, накоплению H₂S в ближайших ко дну слоях воды, а также к более низким температурам.

Сильное влияние на устриц оказывает их эпифауна. В. Н. Никитин приводит следующие подсчеты для характеристики обрастания устриц и внедрения в их раковины: мшанки (*Lepralia* и *Schizoporella*) обрастают 64% всех устриц, *Centrocorona* — 48% (в довольно значительных количествах, иногда почти сплошь), *Cliona* — 14% (в других местах до 56—60%), *Balanus* — 11%, *Pomatoceras* — 9%, *Sertularella* — 5%, *Spongelia* — 4%, *Petrosia* и *Reniera* — 3%, *Ascidella* — единично.

А. И. Разин (1934) в своей работе об устрицах Южного Приморья сообщает следующее. В биоценозе *Ostrea gigas*, вообще очень бедном формами, наиболее частыми являются мелкий краб — *Brachynotus penicellatus*, — поедающий устричную молодь. В одной из бухт отмечено большое количество врагов и конкурентов устриц. Здесь очень часты хищный брюхоногий моллюск *Rapana thomasi*² и морские звезды из родов *Asterias*, *Euasterias* и *Asterina*, питающиеся устрицами. Из многочисленных конкурентов, вытесняющих устриц и отнимающих у них пищу, Разин указывает как наиболее важных: *Pecten laetus*, *Mytilus dunkeri*, *Arca cobeltiana*, *Modiola modiolus*, *Modiolaria senhausi*, асцидий и губок.

В качестве обрастающих форм на створках *Ostrea laperousi* А. И. Разин отмечает в бухтах морского типа встречающихся часто и в большом количестве: *Spirorbis*, *Hydroides diplochone*, сверлящих губок (*Cliona*) и иногда *Mytilus dunkeri* (?), асцидий, а также *Chiton*. В других бухтах на устрицах были встречены также *Pecten laetus*, другие животные и водоросли.

П. Корринга (1951) провел специальное изучение раковин *Ostrea edulis* как места обитания других организмов. Поверхность раковин этих устриц может быть населена богатой в родовом и видовом отношениях фау-

¹ В устричный биоценоз у берега Южного Уэдса входят, по Райту (Wright, 1932), те же или близкие виды: *Ostrea edulis*, *Mytilus edulis*, *Modiola modiolus*, *Pecten varians* и обрастающие формы *Pomatoceras triquetra*, *Sabellaria (Centrocorona) alveolata* и *Cliona celata*. Те же формы, кроме *Pecten*, входят в состав устричников и на голландских банках (Hagmeier и Kändler, 1925—1927).

² О хищничестве на устричных банках Черного моря завезенной сюда *Rapana* см. в статье А. Г. Эберзина (1951).

ной, постоянно здесь обитающей и принадлежащей к самым различным группам беспозвоночных. Среди них преобладают как по числу видов, так и по числу особей многощетинковые черви. Эта эпифауна значительно отличается от остальной донной фауны той же местности, живущей по соседству с устричными банками, причем некоторые виды, изобилирующие на раковинах устриц, встречаются очень редко или никогда не были найдены вне устричного биотопа. Основной причиной нахождения этих животных на устрицах является то, что они находят здесь благоприятный субстрат.

Хеджкет (1953) описал биоценоз «устричных рифов» Мексиканского залива, образуемых *Ostrea (Crassostrea) virginica*.

Животные, прикрепляющиеся к раковинам устриц и тем самым занимающие места, которые могли бы быть использованы устричной молодью, приносят им косвенный вред. Величина и характер обрастания имеют почти решающее значение для прикрепления личинок устриц, которые не могут прикрепляться к обросшим раковинам и погибают. Кроме того, при значительном развитии эпифауны на раковинах устриц возникают неблагоприятные условия для питания и дыхания их самих: они не в состоянии в достаточной степени раскрывать створки, вследствие чего уменьшается ток воды от ослабевающего ресничного аппарата моллюска. Более того, обрастающие организмы перехватывают пищу и кислород. Все это оказывает отрицательное влияние на дальнейший рост и размножение устриц, и вследствие массового обрастания может полностью погибнуть устричная банка.

В свою очередь гибель устриц приводит к отмиранию большинства прикрепленных на них организмов.

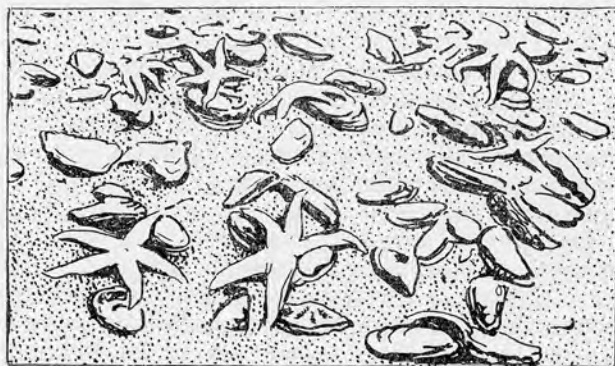
Согласно Вернеру (Werner, 1948), с атлантического побережья Северной Америки в Англию и Голландию, а оттуда в Германию был завезен очень эврибионтный брюхоногий моллюск *Crepidula fornicata* L., питающийся той же пищей и тем же способом, что и устрицы. *Crepidula* часто селится на верхних створках устриц и здесь сидит неподвижно, составляя устрицам очень сильную конкуренцию и доводя их до гибели. Точно так же, по Райту (Wright, 1932), и двустворка *Anomia*, в случае массового прикрепления к раковинам устриц, становится их конкурентом в области питания. Мидии (*Mytilus edulis*), по Рансону (1943), прикрепляясь биссусом к банкам устриц, поднимают и осаждают значительное количество ила, который заливает устричную банку, из-за чего устрицы погибают. На устричные банки распространяются также колонии многощетинкового червя *Sabellaria spinulosa*, строящего трубки из песчинок; на трубках червей может осесть устричная молодь, но ее опять покрывают черви. Другой многощетинковый червь — *Pomatoceras triqueter* — часто инкрустирует своими слизистыми трубками раковины глубоководных устриц; он увеличивает их вес и конкурирует с ними в добывании пищи. На устричники могут также распространяться водоросли — они способствуют накоплению ила. Как это обстоятельство, так и гниение водорослей может привести к гибели устриц.

В числе врагов устриц зоологи в первую очередь называют морских звезд, иногда встречающихся на устричных банках в массовых количествах и являющихся, по Рансону, самыми страшными врагами взрослых устриц (рис. 19, а). За морскими звездами следуют, по Рансону и Корринге, разные брюхоногие моллюски из родов *Murex*, *Purpura*, *Busycon*, *Buccinum*, *Urosalpinx* (завезенный из Америки в Англию и Голландию), *Thais*, *Tritonalia*, *Occinebra*, *Rapana*, либо протирающие раковину радулой, либо открывающие двустворчатую раковину устриц вклиниванием между створками края своей раковины.

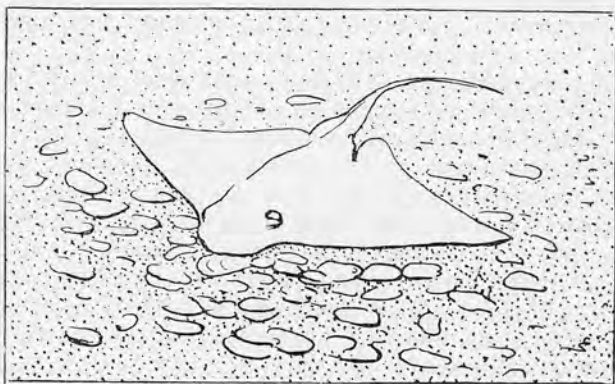
Жестокими хищниками устриц являются также крабы вроде *Callinectes*, *Carcinus*, *Menippe*. Эти крабы своими клешнями разламывают небольшие раковины устриц, а у более крупных отламывают тонкий край.

Из рыб врагами устриц являются скаты (*Myliobatis*, *Trygon* и др.), способные дробить своими сильными челюстями и зубами даже самые твердые раковины устриц (рис. 19, б). Вероятно камбала (*Pleuronectes*) также питается устрицами.

Из паразитов устриц Корринга указывает на живущих в *Ostrea lurida* и других двустворчатых моллюсков паразитических копепоид — *Mytilicola orientalis* и *Protaeces ostreae* (находимого во взрослом состоянии



а



б

Рис. 19. Враги устриц:
морские звезды (а) и скат (б) в устричном парке. О-в Олерон
в Бискайском заливе. (По Ranson, 1943)

в рыбах), а также на крабика *Pinnotheres ostreum*, о котором, впрочем, неизвестно, чтобы он вызывал смерть устриц. Микроскопическими паразитами устриц являются протисты.

Целый ряд организмов всверливается в раковины устриц; их деятельность изучена довольно хорошо.

Обычное явление представляет присутствие микроскопических сверлящих водорослей в раковинах живых и мертвых устриц. Исследование раковин устриц из Черного моря показало, что в них обитают сверлящие сине-зеленые водоросли из родов *Plectonema*, *Hyella* и *Mastigocoleus*, зеленые из родов *Gomontia*, *Ostreobium*, *Phaxophila* и *Tellamia* и багряная водоросль *Conchocelis* (Коробков, 1950а). Сверлящие водоросли не являются паразитами, но, вытравливая в раковинах устриц при помощи щавелевой кислоты тонкие ходы с целью получения убежищ, они причиняют устрицам немалый вред, так как изрешечивают раковины и делают их хрупки-

ми. Установлено, что во французских водах сверлящие водоросли устрицам не вредят, так как проникают извне только в конхиолиновый и призматический слои раковины. В Голландии же наблюдался также и другой вид водорослей, просверливающий все три слоя раковины и достигающий мантии. Устрицы, не будучи в состоянии защищаться, т. е. выделять для изоляции от водоросли известковый материал, погибают (Ranson, 1943).

Из сверлящих грибов в раковинах устриц встречены представители родов *Achlya* и *Ostracoblable* (Коробков, 1950a); Хеджпет (Hedgpeth, 1953) указывает *Dermocystidium*.

Сверлящая губка *Cliona* является опасным конкурентом, а вместе с тем и вредителем устриц, способным привести к гибели большое их число в тех случаях, когда она появляется на устричных полях во множестве. *Cliona* селится на раковинах живых и мертвых устриц. Она, так же как и сверлящие водоросли и грибы, не паразитирует на их мягком теле, а высверливает разветвляющиеся галереи в их раковинах, которые использует как убежище. Однако *Cliona* может своими каналами просверлить раковину устрицы насквозь, и это является для устрицы смертельным. Дело в том, что устрицы истощаются, противодействуя проникновению губок и откладывая слой раковинного вещества, а это приводит к уменьшению естественной сопротивляемости устриц против патогенных организмов и других опасностей. Кроме того, изрепечивание губками раковин устриц делает их хрупкими, что может быть причиной их гибели. Рансон и Корринга отмечают, что *Cliona* не переносит низкой солености морской воды и благодаря этому не причиняет вреда прибрежным устричникам соленоватых вод. Отмечено поселение *Cliona* также в раковинах многих других двустворчатых и брюхоногих моллюсков, но особенно обильны они бывают в раковинах устриц.

Сверлящий многощетинковый червь *Polydora*, так же как и губка *Cliona*, может причинить существенный вред устрицам и устричникам. Некоторые авторы считают даже полидору в местах их массового распространения наиболее опасными врагами (pest — «чумой») устриц. Известно несколько видов полидор. Они преобладают ниже наиболее низкого уровня моря, на рыхлом дне и в водах с пониженной соленостью. Полидоры тоже не являются паразитами устриц, самое большее — их конкурентами по линии пищи. В работах Рансона (1943) и Корринги (1952) сообщается следующее о вреде, причиняемом устрицам и полидорами, частично на основании данных Лунца (Lunz, 1941) и других авторов. Прежде всего, *Polydora* сверлят раковины устриц и закладывают в них U-образные каналы, которые могут пронизать раковину насквозь и вводить внутрь ее ил. Либо каналы находятся между слойками призматического слоя; и здесь червя окружает большое количество ила, им принесенного. Эти каналы могут быть со временем продолжены в U-образные. В обоих случаях они продолжают над раковиной в виде более или менее длинных трубок из ила (благодаря чему устрица приобретает волосатый вид). Либо полидоры проникают в устрицу между раковиной и мантией, где образуют петли (высверливая их на внутренней поверхности раковины устрицы); в них также заносится ил. Устрица стремится инцистировать полидору выделением дополнительных слоев раковинного — конхиолинового и известкового — вещества. Таким путем, в том случае, когда полидоры проникают в устрицу между раковиной и мантией, возникают «пузыри ила» (mud blisters). Мягким тканям устриц полидоры вреда не причиняют.

Относительно сверлений двустворчатых моллюсков в раковинах современных устриц мы нашли указание только на *Martesia* (Hedgpeth, 1953).

Несомненно, в раковины ныне живущих устриц внедряется значительно больше организмов, чем было указано выше. Однако сведения о них пока отсутствуют, так как зоологи и альгологи ими мало интересуются.

Раковины, пронизанные большим количеством каналов *Polydora*, становятся хрупкими и легче ломаются. Полидоры, поселяясь в больших количествах на банках устриц, могут также пожирать большое количество их личинок и молоди. Наблюдались случаи, когда на верхней поверхности раковин устриц селилось много полидор (по-видимому, особый их вид), выделявших толстые нити слизи. Слизь улавливала осадок, детрит, фекалии устриц и т. д., и разложение этого органического материала давало так много сероводорода, что приводило к гибели устриц.

СИМБИОНТЫ ФЕРГАНСКИХ КРУПНЫХ УСТРИЦ

Обратимся к биоценозу устриц Ферганского палеогенового залива. Ферганские устричники, образованные раковинами крупных устриц *Solidostrea*, *Turkostrea*, *Fatina*, *Platygena* и других, представляли чрезвычайно благоприятный биотоп для поселения различных организмов (предшествующими авторами они не отмечались). Твердый субстрат — в данном случае крупные раковины — в полосе подвижной воды, богатой кислородом и пищей, являлся основным фактором, характеризовавшим такой биотоп.

Биотопы твердого дна в морях всех геологических периодов заселялись в первую очередь двумя экологическими типами животных, по-разному, но одинаково успешно разрешавших проблему приспособления к жизни на них. На твердом дне селились как прирастающие или прикрепляющиеся, так и всверливающиеся формы. И те и другие находили здесь одинаково необходимый им твердый субстрат и обильную пищу. На устричниках селились также многие животные и растения, не обладавшие твердыми образованиями и способностью всверливаться.

На основании дошедших до нас скелетных остатков, известковых выделений и других образований, мы можем с определенностью сказать, что в Ферганском заливе палеогенового моря на поверхности раковин крупных устриц селились серпулы (табл. XXV, фиг. 1), спирорбисы, а также черви с трубками, агглютинированными из кварцевых песчинок (табл. XXV, фиг. 2), различные виды инкрустирующих мшанок (табл. XXVI, фиг. 2—5), анонии (табл. XXIII, фиг. 4) и баланусы (табл. XXIII, фиг. 1 и 2); были также встречены очень маленькие шестилучевые кораллы (табл. XXV, фиг. 6 и 7) и известковые образования каких-то организмов, определить которые не удастся (табл. XXVII, фиг. 7). В раковины устриц всверливались другие двустворчатые моллюски, а именно морские финики — *Lithophaga* (табл. XXVII, фиг. 1 и 2), многощетинковые черви *Polydora* (табл. XXV, фиг. 3, рис. 57), губки (табл. XXIV, фиг. 1—4) и сверлящие водоросли. Наблюдалось еще несколько различных типов каналов каких-то животных, систематическая принадлежность которых пока не ясна. Они кратко описаны на стр. 228 — 230 и изображены на табл. XXIV, фиг. 5 и 6, табл. XXV, фиг. 4 и 5 и на рис. 58. Таким образом, состав симбионтов ферганских крупных устриц был во многом сходен, например, с симбионтами черноморской *Ostrea taurica*, на которой, как мы видели (см. стр. 84), преобладают мшанки, черви-трубкожилы и губки. Названные симбионты распространены неодинаково в разных ярусах, в которых есть устричники. Их много на поверхности раковин и внутри раковин крупных устриц, слагавших устричники в алайский, туркестанский, рихтанский и сумсарский века, и они реже встречаются на устрицах сузакских устричников.

На раковинах алайской *Turkostrea* нередко можно видеть колонии инкрустирующих мшанок (*Cribrilina ferganensis* Feofan. и *Ferganula alaica* Feofan.) и более редко — трубки серпул; трубочки *Spirorbis* еще более редки. В раковинах этой устрицы часто наблюдаются каналы губок и литофаг и иногда каналы червя *Polydora*.

В туркестанском ярусе на раковинах *Falina* передки инкрустирующие мшанки (*Ferganula turkestanensis* Feofan.); реже встречаются трубки серпул, агглютинированные трубки червей и обнаружены известковые выделения каких-то неизвестных организмов (табл. XXVII, фиг. 7). В раковинах *Falina* обильны сверления *Lithophaga*; каналов губок встречено меньше, чем в раковинах *Turkostrea*; в них наблюдались также каналы *Polydora* и тонкие каналы петлевидной формы (табл. XXV, фиг. 4 и 5).

В риштанском ярусе ферганского палеогена впервые появляются баланусы: их часто и в большом количестве можно видеть на раковинах *Ostrea* (*Platygena*) *asiatica*, на которых сидят также *Anomia*, мшанки, агглютинированные трубки полихет и очень часто и в больших количествах трубки *Serpula*. Для платиген очень характерны каналы *Polydora*; в их раковинах наблюдаются также каналы губок и чьи-то каналы лучисто-звездчатой формы (табл. XXIV, фиг. 6) и формы, изображенной на рис. 59. Норы моллюска *Lithophaga* в раковинах *Platygena* более редки, чем в раковинах *Falina* и *Turkostrea*.

В сумсарском ярусе мы наблюдали на раковинах *Amphidonta ferganensis* (Rom.) инкрустирующие мшанки (*Cribrilina tutaksaiensis* Feofan. и *Ferganula sumsarica* Feofan.), трубки серпул, в одном месте нашли несколько экземпляров мелких шестилучевых кораллов. В раковинах амфидонт много каналов губок и единичные норы *Lithophaga*. В раковинах сумсарских *Gryphaea* (*Ferganea*) *sewerzowi* Rom. также наблюдались каналы *Polydora*.

Р. Ф. Геккером (1935а) были описаны закономерности в расположении трубок червей (*Spirorbis* и *Serpula*) и колоний кораллов (*Aulopora*) на створках девонских брахиопод, обусловленные особенностями питания; в ней также приведены наблюдавшиеся случаи локализации различных организмов, в том числе спирорбисов, серпул, мшанок, баланусов и аномий, на раковинах современных *Peecten* (*Chlamys*) *islandicus* Müll. в Баренцовом море.

Разница между ферганским материалом и изученным нами девонским и современным заключается в том, что в первом из них наблюдалась приуроченность только устьев мелких каналов (см. стр. 230) к линиям нарастания створок устриц: по всей вероятности, сверлильщики селились на устрицах тогда, когда эти линии были краем раковины¹. Эти различия можно, по-видимому, объяснить тем, что устричные биотопы располагались в полосе очень подвижных и поэтому богатых пищей вод, и что для сожителей ферганских устриц не имелось необходимости оказывать предпочтение краю раковины хозяина, где создавался ток воды.

Единственное, что удалось еще подметить — это максимальное сосредоточение норок *Lithophaga* в наиболее массивных частях раковин устриц — преимущественно в примакущечной области нижней створки. У некоторых, более старых экземпляров устриц эта область полностью изрешечена норами моллюсков.

Хотя случаи ориентированного роста, являющиеся доказательством поселения одних организмов на других при их жизни, в ферганском материале редки, мы вправе высказать предположение, что рассмотренные нами организмы часто селились на раковинах и в самих раковинах устриц при их жизни и умножались в числе по мере их роста.

Как видно из обзора поселенцев на ныне живущих устрицах (см. стр. 83—88), сверлильщики в большинстве случаев не являлись прямыми врагами устриц. Однако сверлильщики могли значительно способствовать гибели устриц косвенным путем: изрешечивая раковину, они делали ее менее стойкой в условиях сильно подвижной воды.

¹ В. Н. Никитин (1934) в своем очень подробном исследовании гудаутских устриц также совершенно не приводит случаев локализованного и ориентированного роста обрастающих форм на раковинах устриц.

На небольших раковинах ферганских устриц каналы и обрастания представляют не частое явление, лишь по мере роста раковин они учащаются и усиливались. Однако были встречены и крупные раковины некоторых устриц, например *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom., до 18 см высоты, без следов обрастания.

На внутренней стороне створок устриц, например *O. (Pl.) asiatica*, лежавших свободно на дне моря, нередко можно наблюдать обрастания баланусов, серпул и мшанок. Но ни разу не удалось наблюдать каналы, которые углублялись бы в раковину, исходя из внутренней поверхности створки. Этот факт может быть истолкован как доказательство того, что сверлильщики селились на раковинах живых платиген.

У ферганских устриц не было врагов вроде мидий, массовые поселения которых на устричниках в современных морях для них губительны. Не встречены также массовые поселения сабеллярий с агглютинированными трубками, также способных задушить устриц, как это сообщается о современных устричных банках; не было также найдено остатков крабов, питающихся молодью устриц, и хищных брюхоногих моллюсков вроде *Rapana*, *Vuccinum* и других (см. стр. 85). Однако в Ферганском заливе жили какие-то хищники, скорее брюхоногие моллюски, которые, возможно напоминают *Natica*, протравливали раковины устриц выделением кислоты: довольно часто на тонких створках мелких сумсарских *Ostrea (Cymbulostrea) pygmaea* Vial., как на правых, так и на левых, а также на правых створках молоди *Fatima* (с высотой створки в 2 см) можно видеть небольшие одиночные круглые отверстия, их пронизывающие (табл. XXVII, фиг. 5 и 6). Диаметр этих отверстий каналов от 0,75 до 1,5 мм; в некоторых случаях они не просверливают раковины насквозь. отождествить их с отверстиями, оставляемыми *Natica*, мы не решаемся, так как последние всегда обладают идеально круглой формой, чего нельзя сказать об отверстиях на раковинах ферганских устриц. Но остатки *Natica* были обнаружены в Фергане в отложениях алайского, риптанского и ханабадского возраста; возможно, она жила здесь также в туркестанское и сумсарское время. Более взрослым экземплярам крупных ферганских устриц с их более толстыми раковинами эти хищники вреда причинить не могли.

При попытке восстановить с возможно большей полнотой обитателей ферганских палеогеновых устричников, нельзя не вспомнить об иглокожих. При отмычке микрофауны в отложениях, начиная с алайского яруса и кончая сумсарским, были находимы, и притом нередко, скелетные элементы лучей офиур. Насколько известно, эти иглокожие вреда устрицам не причиняют, морские же звезды, являющиеся самыми опасными врагами устриц (см. стр. 85), в ферганском палеогене встречены не были и, видимо, в Ферганском заливе отсутствовали¹. Очень возможно, что это обстоятельство, вместе с указанным выше отсутствием мидий, хищных брюхоногих моллюсков и крабов, а также густых поселений сабеллярий, было одним из тех благоприятных моментов (биотического характера), которые способствовали процветанию устриц в Ферганском заливе. Из литературы о разведении съедобных устриц известно также, что их врагами являются десятиногие раки из сем. *Callinassidae* (см. стр. 201). Бесспорно, и ферганские устричники в какой-то мере страдали от раков *Callinassa*, по соседству с густыми поселениями которых они располагались; каллианассы, роя норы, могли забрасывать песком и илом устричную молодь.

На раковинах ферганских устриц нередко встречаются наросты на них другие экземпляры устриц. При этом в одних случаях получались грозди, образованные несколькими раковинами близкой величины (см. рис. 8, 9), в

¹ Делая такой вывод, необходимо отдавать себе отчет в том, что разрозненные скелетные элементы офиур — «позвонки» их лучей — в породе распознать легче, чем отдельные скелетные элементы морских звезд.

других же случаях мы видели на крупных раковинах устричную молодь на различных стадиях развития (табл. XIII, фиг. 1). Реже мы видим крупные раковины с сидящими на них раковинами средней величины (рис. 20).

На одной раковине *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. было обнаружено скопление чрезвычайно мелких устричек с хорошо различимыми эмбриональными раковинками (табл. XIII, фиг. 2).

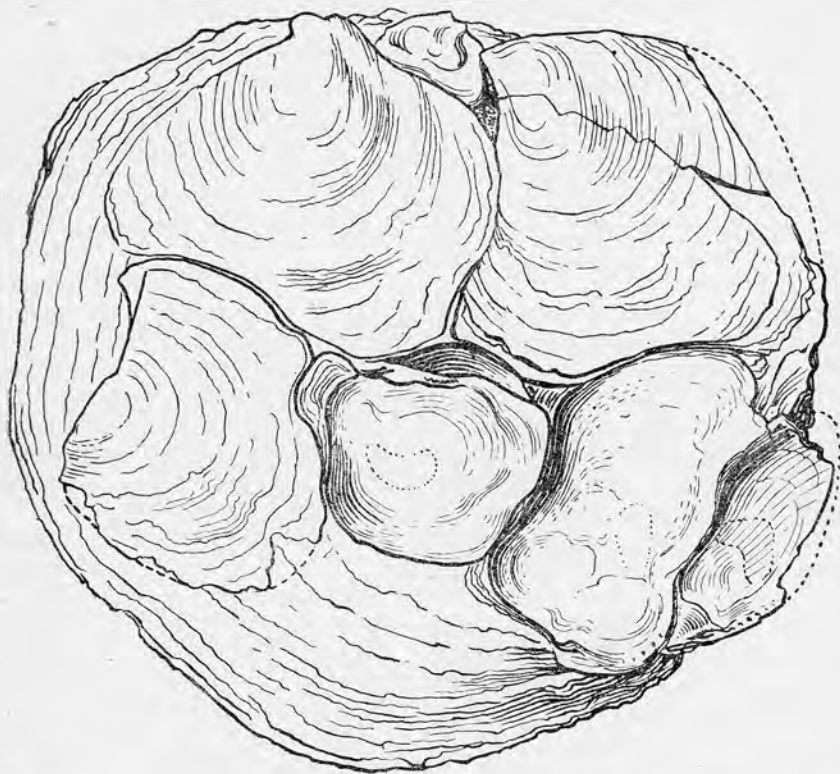


Рис. 20. Раковина *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom. с нарощими на нее молодыми экземплярами того же вида. Риштан, риштанский ярус, $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№ 736—66)

Привлекает также внимание присутствие значительного количества устричной молодки различных размеров на цельных раковинах *Fatima esterházyi* (Páv.) var. *alpha* Vial. с обеими створками в верхах нижней глинисто-устричниковой толщи в майлисайском разрезе (табл. XI, фиг. 1). Здесь встречены также раковины со значительным количеством трубок серпул. Объясняется это, по-видимому, тем, что здесь в спокойных условиях отложения известково-глинистых осадков не было битой ракуши, к которой могли бы прикрепляться личинки устриц, и единственным твердым субстратом являлись раковины устриц, спокойно развивавшихся и не перекатывавшихся волнами.

ВОПРОСЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ И СИСТЕМАТИКА СОВРЕМЕННЫХ УСТРИЦ

Устрицы — чрезвычайно пластичные организмы — принадлежат к числу наиболее изменчивых известных животных вообще. Уже Мёбиус (1877) писал о гольштинских устрицах, что в пределах одного и того же устричного поля сильно различными бывают не только вкус устриц, но и

форма и прочность их раковин. Даже небольшая разница в экологических условиях сказывается на устрицах: будучи переселенными в другое место, они уже через короткое время могут изменить форму раковины и вкусовые качества. Так, например, Журди (Jourdy, 1924) пишет об *Ostrea edulis*, что экземпляры, живущие в области течений, обладают более или менее закрученной макушкой, тогда как пересаженные в спокойные условия устричных парков продолжают расти более или менее симметрично.

Авторы, изучавшие устриц из морей нашей страны, приводят следующие данные.

В. Карпов (1903) выделил среди черноморских устриц шесть различных форм, но К. О. Милашевич (1916) объединил их в два вида — *Ostrea taurica* Круп. и *O. sublamellosa* Mil. — с одной разновидностью *O. sublamellosa* var. *karkinitica* Mil. Все же Милашевич под особыми русскими названиями различает шесть местных форм черноморских устриц. Раковины этих форм различны по своей толщине, твердости (или хрупкости), очертаниям, степени выпуклости левой створки, выраженности концентрических наслоений и ребер и густоте последних.

Среди дальневосточных устриц А. И. Разин (1934) отметил большую изменчивость у *Ostrea gigas*, дающей, с одной стороны, в устье р. Майхе, на илистом дне, необыкновенно вытянутые формы (до 32,7 см) и, с другой, в бухтах Амурского лимана, формы высоко-треугольные и более правильных очертаний. Точно так же другая дальневосточная устрица — *O. rosjelica* — дает две формы: одну высокую на устричных банках с большой плотностью населения, с вертикально и тесно расположенными раковинами, с макушками, направленными вниз, и другую — с раковинами округлой формы на устричниках с менее плотным населением.

Поселение устриц на илистом морском дне часто приводит к образованию гроздьев. На голышинских устричных банках такие гроздья встречаются редко: здесь раковины устриц располагаются поодиночке. Зато в открытой части Северного моря трал поднимает большие гроздья сросшихся раковин устриц (Möbius, 1877). Об условиях образования таких гроздевидных сростков на атлантическом побережье Северной Америки пишут Гальцов и Льюс (Galtsoff and Luce, 1930)¹. Здесь в литоральной полосе на илистом грунте личинки устриц прикрепляются к случайным твердым предметам, а также к раковинам других устриц, в результате чего получаются грозди. В них устрицы растут вертикально, обращенные замочным краем раковины вниз; в результате образуются удлинено-вытянутые формы раковин (soon oysters). Устрицы растут вверх, стремясь удалиться от вязкого дна, в которое, по мере роста отдельных особей, погружается гроздь.

Кукер (Coker) писал в 1907 г. о том, что конические устрицы, перенесенные на твердый грунт, постепенно изменяются: приобретают нормальную, правильно развитую форму. Это обстоятельство служит лишним подтверждением того, что своеобразная коническая форма раковины устриц представляет результат развития на мягком илистом дне.

У нас в Черном море также живет одна устрица — *Ostrea sublamellosa* var. *karkinitica* Mil. — с узкой продолговатой формой раковины. Створки ее менее толсты, чем у основного вида, а правая створка очень выпуклая. Живут эти устрицы группами, прирастая друг к другу, что, как и в приведенных выше случаях, объясняется условиями их жизни — на мягком илистом грунте. *Ostrea sublamellosa* var. *karkinitica* встречается в Каркинитском и Керченском заливах на глубине около 8 м (Зернов, 1913; Милашевич, 1916).

Большая изменчивость раковин устриц находит свое объяснение в том, что эти животные, благодаря своей полной неподвижности в течение всего

¹ Приведено по В. Н. Никитину (1934).

постэмбрионального периода жизни, сильнее, чем большинство других двусторчатых моллюсков, зависят от условий среды обитания: на них влияют не только соленость, температура, газовый и гидродинамический режим воды, обилие пищи и сопутствующие организмы, но в очень сильной степени также характер грунта, к которому они прирастают или на котором неподвижно лежат.

Такая сильная изменчивость устриц и их раковин создает большие трудности для зоологов-систематиков и еще большие — для палеонтологов. Без учета этой сильной изменчивости современных устриц было выделено около 100 видов, и только в последнее время зоологи начали понимать, что это число ими умножено без достаточных оснований (Gunter, 1950).

В работах Рансона (1943), Корринги (1952), а также Гантера (1950) подытожены современные представления об изменчивости и систематике ныне живущих устриц. Высказанные ими соображения имеют первостепенное значение для палеонтологии, и к ним должны внимательно прислушиваться те палеонтологи, которые к этим вопросам до сего времени подходили формально, а также те лица, которые от палеонтологов требуют уже сейчас разработанной до конца систематики устриц. Названные авторы пишут следующее:

1. Различение современных видов устриц — дело сложное; признаки, на которых при этом можно было бы основываться, существенно меняются с изменением условий жизни устриц. Проблема различения видов современных устриц далека от своего разрешения.

2. Редко зоолог располагает всеми данными, которые необходимы, чтобы точно различить отдельные виды устриц. Некоторые их виды, обитающие далеко друг от друга, но живущие в сходных условиях, сходны и трудно поддаются разграничению в том случае, если сравниваются одни взрослые особи. Только если исследователь располагает многочисленными раковинами из различных местообитаний, различение видов становится возможным.

3. На основании особенностей только морфологии раковин трудно различать роды и чрезвычайно нелегко — виды устриц. Классификация устриц, построенная на скульптуре их раковин, будет искусственной. Система устриц не может быть основана на изучении раковины только взрослых экземпляров, так как индивидуальная изменчивость взрослых раковин, связанная с изменчивостью экологических условий, почти безгранична.

4. У одного вида может существовать несколько рас, но из-за большой индивидуальной изменчивости различать их на основании морфологических особенностей почти невозможно.

5. Для целей классификации должны быть использованы не только особенности строения раковины, но также анатомия мягких частей, физиология¹ и экология устриц.

Эти выводы знатоков современных устриц для систематиков ископаемых представителей этой группы моллюсков довольно безотрадны. Но сильная изменчивость раковин устриц может быть также использована палеонтологами в положительном смысле. Это отметил Рансон (1943), указав, что форма раковин устриц настолько сильно зависит от условий среды (характера дна, степени подвижности воды и т. д.), что, установив эту зависимость для ныне живущих устриц, ею можно пользоваться для определения фаций морского дна в геологическом прошлом.

¹ Так, Стаубер (Stauber, 1950) наблюдала у *Ostrea virginica* три различные физиологические формы (виды?), не отличающиеся друг от друга морфологически, но различающиеся размножением при различных температурах. Эти очень важные для систематики наблюдения, по справедливому замечанию автора, одинаково имеют отношение и к другим прибрежным беспозвоночным и, несомненно, имеют более широкое значение.

В поисках критериев для систематики современных устриц, зоологи обратились к строению их эмбриональных раковин. Рансон (1948в, 1950) научился определять виды по раковинам стадии продиссоконха. По ним все число выделенных современных видов он сократил до 38, распределив их между тремя родами — *Pycnodonta* (3 вида), «*Gryphaea*» (15 видов) и *Ostrea* (20 видов), отличающимися друг от друга по своим личиночным раковинам. Корринга одобрил результаты этих исследований Рансона.

К сожалению, критерий для различения родов и видов устриц по их эмбриональным раковинкам почти не приложим к ископаемому материалу, так как у ископаемых устриц продиссоконхи сохраняются крайне редко¹.

Один частный вопрос систематики устриц обсуждался зоологами (Рансон, Корринга) в последнее время. Это вопрос о том, какое родовое название должно быть дано современным устрицам грифеевидного типа, к которым относятся виды *angulata* (так называемая португальская устрица), *virginica*, *gigas*, *commercialis*, *cucullata*, *circumpicta* и *rhizophorae*².

Наверное, благодаря трудности изучения устриц, вопросы их систематики и филогении до недавнего времени были освещены в очень небольшом числе работ, в сем. *Ostreidae* существовало лишь очень небольшое число родовых названий и не были выделены подсемейства. На этом общем фоне выделяется краткая статья О. С. Вялова (1936г), попытавшегося охватить весь известный материал по ископаемым и ныне живущим устрицам и дать их общую систему. Более подробно, с пояснениями и небольшими изменениями, этот вопрос рассматривался им позже (Вялов, 1948). В первой статье этот автор впервые распределяет всех известных представителей сем. *Ostreidae* между четырьмя (новыми) подсемействами *Ostreinae*, *Gryphaeinae*, *Lophinae* и *Exogyrinae* — и вводит в употребление 27 новых названий родов. Это начинание О. С. Вялова можно рассматривать как первый опыт объемлющей классификации всего огромного материала по устричным. Эта новая классификация устриц была только первым шагом в создании настоящей системы устриц, так как она лишена каких-либо генетических моментов — она чисто формальная. Эта система может рассматриваться как сводка, как канва для дальнейшей глубокой проработки фактического материала в направлении замены системы О. С. Вялова естественной системой устриц.

¹ Рансон нашел личиночные раковинки у некоторых хорошо сохранившихся ископаемых устриц.

² Рансон таких грифеевидных устриц называет грифеями — *Gryphaea*, потому что Ламарк установил род *Gryphaea* в 1801 г. и первый описал в 1819 г. современную португальскую устрицу — *Gryphaea angulata*. Позже Чилдрен (Children) этот вид избрал в качестве типичного вида рода *Gryphaea*. Однако Гантер (Gunter, 1950) и многие другие авторы считают типом рода *Gryphaea* юрскую *Gryphaea arcuata* Lamarck (такой выбор генотипа был сделан Антоном в 1839 г.). По мнению Корринги, название *Gryphaea* принадлежит мезозойскому роду, иному, чем современные «грифеи». Гантер и некоторые другие авторы считают, что эти последние устрицы необходимо называть *Crassostrea*. Типом этого рода Сакко предложил *Gryphaea virginica*. Недавно Нелсон (Nelson, 1960) показал, что ископаемые грифеи, по-видимому, отличались от современных крассострей (*Ostrea virginica*, *O. angulata*) строением мягкого тела; в частности, более центральное расположение аддуктора указывает на отсутствие у мезозойских грифеев выводящей камеры, характерной для современных крассострей. По мнению Рансона (1948) *G. arcuata* следует отнести к роду *Liogryphaea* (как это ошибочно сделал Фишер в 1886 г.).

В последнее время вопроса таксономии устриц коснулся также американский зоолог Хеджпетт (Hedgpeth, 1954). Он высказал мнение, что название *Gryphaea* можно употреблять в обоих смыслах Ламарка, другими словами, что нет оснований давать различные названия грифееподобным устрицам из различных генетических ветвей. Хотя Хеджпетт и разъясняет, что в своей статье он не касается вопроса удобства таксономии (taxonomic convenience), с таким его выводом согласиться нельзя.

Следующим шагом в деле упорядочения литературного «устричного хозяйства» было составление Стензелем «Nomenclatural synopsis of supra-specific groups of the family Ostreidae» (Stenzel, 1947). В этом суммарном обзоре приведено с некоторыми, опять таки чисто формальными критическими замечаниями 114 надвидовых названий устриц, включая все названия, данные в 1936 г. О. С. Вяловым. Преобладающее большинство новых названий О. С. Вялова Стензелем с номенклатурной точки зрения признаны правомочными.

Таково состояние на данное время вопроса о систематике сем. Ostreidae. Естественной системы устриц еще нет и над ее созданием придется потрудиться еще немало. Проведенное нами рассмотрение вопросов генетической связи *Ostrea* (*Turkostrea*) — *Fatina* (см. стр. 96—120) и вопроса развития рода *Fatina* (см. стр. 120—133) освещает только некоторые стороны проблемы систематики устриц.

ФЕРГАНСКИЕ КРУПНЫЕ УСТРИЦЫ

1. Крупные устрицы ферганского палеогена

Крупные устрицы встречаются во всех трех отделах ферганского палеогена: согдийском — в сузакском ярусе, в нижнеферганском — в алайском и туркестанском ярусах и в верхнеферганском — в рипшанском, сумсарском и изредка в ханабадском ярусах; бухарский и исфаринский ярусы в Фергане ни крупных, ни мелких устриц не содержат.

Наибольший интерес представляют для нас нижнеферганские устрицы алайского и туркестанского ярусов; сложенные ими устричники мы уже рассмотрели. Ниже мы особенно подробно рассмотрим устриц этого возраста и остановимся также на некоторых крупных устрицах из других ярусов.

В отдельных ярусах ферганского палеогена присутствуют один, в редких случаях два рода, подрода или секции крупных устриц, а именно: к сузакскому ярусу приурочены подрод *Solidostrea* Vial. рода *Ostrea* и секция *Bellostrea* Vial. того же рода, к алайскому — подрод *Turkostrea* Vial. рода *Ostrea*, к туркестанскому — род *Fatina* Vial., к рипшанскому — подрод *Platygena* Rom. рода *Ostrea*, а к сумсарскому — подрод *Ferganea* Vial. рода *Gryphaea* и род *Amphidonta* Fischer-Waldh.

Судя по работам О. С. Вялова, автора многих из этих систематических единиц, они обладают в Фергане различным по богатству форм составом. Бедны формами подроды *Solidostrea*, *Bellostrea*, *Platygena* и *Ferganea*, а также род *Amphidonta*. Иначе обстоит дело с основанными О. С. Вяловым на среднеазиатском материале подродом острей — *Turkostrea* и родом *Fatina*: согласно этому автору, они богаты формами.

К первому из них О. С. Вялов (1940) относит следующие виды и разновидности:

Ostrea (*Turkostrea*) *strictiplicata* Raul. et Delb.; *O. (T.) turkestanensis* Rom.; *O. (T.) turk.* Rom. var. *alaica* Vial.; *O. (T.) turk.* Rom. var. *borgalensis* Vial.; *O. (T.) turk.* Rom. var. *angustifrons* Vial.; *O. (T.) turk.* Rom. var. *clavata* Vial.; *O. (T.) turk.* Rom. var. *boscensis* (Astre); *O. (T.) turk.* Rom. var. *major* (Locard) и *O. (T.) callipyga* Vial.

К роду *Fatina* Vial. О. С. Вялов (там же) относит:

Fatina *esterházyi* (Páv.) var. *esterházyi* Vial.; *F. est.* (Páv.) var. *buhsei* Grew.; *F. est.* (Páv.) var. *alpha* Vial.; *F. est.* (Páv.) var. *beta* Vial.; *F. est.* (Páv.) var. *gamma* Vial.;

F. beldersaiensis (Gor.) var. *beldersaiensis* Vial. и *F. beld.* (Gor.) var. *romanowskii* Böhm;

F. nuda Vial. var. *nuda* Vial. и *F. nuda* Vial. var. *isphaneica* Vial.

F. böhmi Vial. var. *böhmi* Vial.; *F. böhmi* Vial. var. *transita* Vial.;

F. böhmi Vial. var. *transversa* Vial. и *F. böhmi* Vial. var. *rugulata* Vial.

Приведенный список показывает, что особенно много форм *O. C.* Вяловым выделено в роде *Fatina*. Все эти формы — *Turkostrea* и *Fatina* — приурочены исключительно к одному ярусу, а некоторые виды и разновидности — к еще более узким стратиграфическим единицам.

O. C. Вяловым (1936 г, 1948а) была проведена огромная работа по изучению устриц и по критическому пересмотру основ их систематики. Он справедливо отмечает, что к устрицам необходимо подходить с несколько иной меркой, чем к большинству других групп двустворчатых моллюсков, потому что различные морфологические особенности у них варьируют в больших пределах, чем у представителей многих других групп этого класса моллюсков. *O. C.* Вялов указывает также, что при установлении видов устриц необходимо описывать не особенности одного какого-нибудь экземпляра, а общий характер и пределы изменений отдельных признаков на многих экземплярах; при этом он добавляет, что колебания видовых особенностей устриц значительны, но не беспредельны. Раковины устриц, искаженные прирастанием, при описании *O. C.* Вялов в расчет не принимает, что не делалось многими из его предшественников. Однако *O. C.* Вялов при выделении новых и принятии старых видов и разновидностей не придерживался всех тех положений, которые им были высказаны. Отчасти это было связано с тем, что не во всех случаях он располагал достаточно большим материалом. По нашему мнению, уже по одной этой причине не все установленные *O. C.* Вяловым формы устриц оправданы. Но имеются и другие, не менее важные причины, требующие пересмотра систематики устриц ферганского палеогена — как алайского и туркестанского, так и других ярусов.

2. О генетической связи между *Turkostrea* и *Fatina*

Наблюдая в отложениях смежных ярусов — в алайском и туркестанском — массу устриц в общем сходного вида, уместно задать себе вопрос, не существует ли между ними прямой генетической связи.

В своих работах *O. C.* Вялов этот вопрос не обсуждает, а то, что он отнес алайских крупных устриц (новый подрод *Turkostrea*) вместе с родом *Ostrea* к подсем. *Ostreinae*, а туркестанских крупных устриц (новый род *Fatina*) вместе с родом *Gryphaea* к подсем. *Gryphaeinae* никак не указывает на возможные родственные связи между *Turkostrea* и *Fatina*.

Разные авторы, изучавшие устриц, по-разному подходили к их классификации. После изучения большого коллекционного и литературного материала, *O. C.* Вялов с соавторами (Борнеман, Бурачек и Вялов, 1934) пришли к выводу, что в основу классификации сем. *Ostreidae* должно быть положено строение верхней створки раковины и что лишь на второе и третье место могут быть поставлены характер скульптуры, макушки, общая форма раковины и некоторые другие признаки¹. В соответствии с этим *O. C.* Вялов дал следующие диагнозы выделенным им подсемействам, сейчас нас интересующим (1940).

Подсемейство *Ostreinae* Vialov. Обе створки выпуклые, нижняя — гладкая или ребристая, верхняя — гладкая.

Подсемейство *Gryphaeinae* Vialov. Нижняя створка выпуклая, гладкая или ребристая, верхняя — плоская или вогнутая.

Таким образом получается, что единственное отличие *Ostreinae* от *Gryphaeinae* заключается в том, что у первых верхняя, правая створка выпуклая, а у вторых — плоская или вогнутая. Этот признак и являет-

¹ В работе 1948 г. (1948а, стр. 18—22) *O. C.* Вялов придает наибольшее значение как строению верхней створки раковины, так и скульптуре.

ся основным, отличающим подрод *Turkostrea* рода *Ostrea* от рода *Fatina*.

В качестве других отличительных признаков *O. (Turkostrea)* и *Fatina* О. С. Вяловым (1940) были указаны следующие.

Turkostrea Vialov. Макушка у нижней, левой створки сильно развитая, в большей или меньшей степени грифовидно-загнутая. Радиальная скульптура то более, то менее резко выраженная.

Fatina Vialov. Нижняя створка несет радиальную скульптуру из многочисленных ребер, покрывающих большую или меньшую часть поверхности раковины.

Как видно, эти диагнозы не содержат указаний на какие-нибудь резкие отличия между *Turkostrea* и *Fatina*. Приведенные данные по систематике интересующих нас крупных устриц алайского и туркестанского ярусов не таковы, чтобы они делали беспочвенной постановку вопроса о генетической связи между подродом *Turkostrea* и родом *Fatina*.

Уже в самые первые дни работы в поле в Фергане мы заподозрили, что существует родственная связь между крупными устрицами алайского и туркестанского ярусов, т. е. между *Turkostrea* и *Fatina*. Прежде чем всесторонне рассмотреть этот вопрос, нам необходимо сделать два разъяснения.

Во-первых, может показаться странным, что мы допускаем возможность возникновения подсем. *Gryphaeinae* (к которому О. С. Вялов отнес род *Fatina*), пользующегося мировым распространением, из подсем. *Ostreinae* именно у нас, в Средней Азии, в Ферганском заливе палеогенового моря Средней Азии.

Во-вторых, может показаться неправильным допущение возникновения подсем. *Gryphaeinae*, в форме рода *Fatina*, из палеогеновых представителей подсем. *Ostreinae*, в то время как общеизвестно, что грифеи обитали уже в юрском и меловом морях.

На самом деле ничего противоестественного в нашем предположении нет. Дело в том, что, согласно общему признанию палеонтологов, занимавшихся устрицами, род *Gryphaea* (в прежнем, широком его понимании) и подсем. *Gryphaeinae* являются искусственными или «полифилетическими». На протяжении геологической истории сем. *Ostreidae* «грифеи» возникали из устриц неоднократно: по давно имеющимся в литературе данным, как в юре, так и в мелу¹.

Таким образом, предполагаемый нами случай появления «грифей» из острей представил бы лишь еще один случай возникновения «грифей» из острей, но в данном случае не в юрский и не в меловой периоды, а в раннетретичную эпоху и притом в пределах Азии. И в эту эпоху могло повториться и на самом деле повторилось все то же самое явление: опять у устриц верхняя створка раковины из выпуклой превратилась в плоскую и вогнутую. И произошло это в другой генетической ветви, чем раньше.

В работах первых авторов, писавших о ферганских устрицах, мы находим следующие соображения по вопросу о возможных родственных связях между *Turkostrea* и *Fatina*.

Г. Д. Романовским такие вопросы, естественно, выдвигаться еще не могли. Но уже Д. В. Соколов писал, что нижняя створка *Ostrea turkestanensis* очень сходна с нижней створкой *Gryphaea romanowskii*, что они легко могут быть смешаны и что все отличие сводится к форме верхней створки.

¹ Точно так же некоторые виды подсем. *Ostreinae*, как-то *Ostrea (Liostrea) eduliformis*, принимаются за «полифилетические», возникшие повторно. Этот «вид» представляет, по мнению Шэфле (Schäffle, 1929), приспособительную форму к определенным условиям. *Liostrea* чрезвычайно пластична; к тому же она обладает сравнительно простым строением раковины, вследствие чего смешение потомков различных генетических ветвей особенно легко возможно.

Считая эту грифью связанной переходами с *Gryphaea esterházyi*, этот автор указывал, что «между названными тремя видами существует, таким образом, несомненная связь» (1910, стр. 85).

О родственных связях или близости представителей алайской *Ostrea* к туркестанским *Gryphaea* высказался также С. Н. Михайловский (1914); за вид, наиболее близкий *Gryphaea romanowskii*, он принимал *Ostrea strictiplicata* Raul. et Delb., т. е. *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis*. Позднее Кн (Kieh, 1930) даже отождествил *Gryphaea romanowskii* с *Ostrea multicoscata* Desh. var. *strictiplicata* Raul. et Delb. [т. е. с *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis*]. Опять иное толкование мы находим у Бэма (1933): вид «*romanowskii*» он признал принадлежащим роду *Ostrea* и при этом даже отрицал существование родственных связей между ним и *Gryphaea esterházyi*.

Приведенные мнения четырех авторов все различны: они принимали разную степень родства, а некоторые из них — даже тождество отдельных представителей ферганских *Ostrea (Turkostrea)* и *Gryphaea (Fatina)*.

Работы О. С. Вялова о ферганских и других среднеазиатских устрицах являются описательными, систематическими, заключающими также стратиграфические выводы. В них, так же как и в вышеприведенных работах, содержится несколько попутных замечаний, которые могут рассматриваться как указания на возможное родство *Turkostrea* и *Fatina*. Так, говоря о том, что алайская *Ostrea strictiplicata* Raul. et Delb.¹ иногда поднимается на один метр выше кровли алайского яруса и образует здесь банку вместе с представителями *Gryphaea beldersaiensis* Gor., О. С. Вялов писал: «Интересно, что в этом пограничном слое появляются смешанные формы с неясными даже родовыми признаками. Во многих случаях бывает трудно решить, выпуклая ли верхняя створка или вогнутая, т. е. имеем ли мы дело с *Ostrea* (ex. gr. *strictiplicata*) или *Gryphaea* (ex. gr. *beldersaiensis* Gor.)» (1937, стр. 19).

Далее, при описании *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. О. С. Вялов (1940) отмечает, что эта форма наиболее близка к *Fatina böhmi* Vial. Характеризуя форму верхней створки *O. (T.) turkestanensis*, он пишет: «Створка то слабо, то более значительно выпукла, причем ее поверхность весьма неровная. Передняя и задняя краевые части нередко отгибаются наружу, образуя небольшие отростки (в отдельных случаях створка от этого становится как будто вогнутая); но макушка и здесь остается выпуклой и помогает отличить такие экземпляры от действительно вогнутых верхних створок *Fatina (F. böhmi* и др.)». Соответственно в описании *Fatina böhmi* Vial. var. *böhmi* Vial. О. С. Вялов пишет, что отдельные экземпляры нижних створок *F. böhmi* Vial. менее выпуклые и менее правильной формы, скошенные и обладающие не вполне типичными очертаниями внутренней полости, приобретают большое сходство с широкими разновидностями *O. (T.) turkestanensis* Rom., и здесь же добавляет, что верхние створки раковин со всей определенностью решают вопрос об их родовой и видовой принадлежности. Точно так же в описании *Fatina böhmi* Vial. var. *transversa* О. С. Вялов отмечает, что она обладает наибольшим сходством с *O. (T.) turkestanensis* Rom. Он пишет, что: «Оно подчеркивается несимметричностью раковины, загнутостью назад макушки и неравномерностью развития скульптуры. Имея в руках нижние створки нередко только благодаря несколько иному характеру очертаний внутренней полости удастся с большей или меньшей уверенностью сделать определение». И в данном случае форма верхних створок рассеивает сомнения в правильности определений.

¹ Так О. С. Вялов первоначально определял *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom.

Указывая на «сходство» и «близость» некоторых *Turkostrea* и *Fatina*, а также на затруднения, которые он испытывал при определении раковин устриц из основания туркестанского яруса, где в устричнике совместно погребены различные устрицы, О. С. Вялов только коснулся вопроса о возможном происхождении *Fatina* от *Turkostrea* и высказался менее ясно, чем некоторые из его предшественников.

Между тем вопрос о переходе одного рода организмов в другой интересен. Он приобретает еще больший интерес, если представляется возможность проследить появление одного подсемейства из другого, как в данном случае. А интерес палеонтолога к своему материалу должен еще во много раз возрасти, если представляется возможность показать, в каких условиях среды жизни и под воздействием каких факторов произошел такой переход.

Поэтому мы занялись всесторонним анализом доступных нам материалов по вопросу о происхождении *Fatina* от *Turkostrea* и развитии обеих этих групп устриц.

Даже не располагая новым палеонтологическим материалом по сравнению с тем, который был описан О. С. Вяловым (а такой материал нами был добыт), можно указать на целый ряд моментов, которые могут быть использованы для доказательства близкой родственной связи между *Turkostrea* и *Fatina*. Эти моменты следующие:

1. Выше мы уже напомнили, что не раз на протяжении истории сем. Ostreidae из представителей подсем. Ostreinae возникали грифеи. Поэтому не однажды, а многократно выпуклая верхняя створка острей превращалась в плоскую и вогнутую верхнюю створку раковин грифей, и происходило это не в одной и той же, а в различных ветвях устриц.

Таким образом, не должно быть никаких «формальных» препятствий для выведения «грифей» *Fatina* из острей *Turkostrea*.

2. Не существует, на наш взгляд, также естественных препятствий для перехода выпуклой верхней створки устриц в плоскую и, наконец, в вогнутую створку.

Разбивку устричных на группы с различной формой верхней створки мы должны рассматривать как чисто формальную разбивку¹. Форма этой створки была последним, казавшимся единственным надежным признаком, за который ухватился палеонтолог-систематик, старавшийся разобраться в богатой, исключительно изменчивой и трудной группе двустворчатых моллюсков, какую представляют устричные.

Рассматривая раковину устрицы, трудно высказать иное мнение, чем то, что она представляет собой сосуд, в котором находится тело животного, и что форма верхней створки раковины («крышки» сосуда) должна находиться в коррелятивной зависимости от формы нижней створки раковины, т. е. от формы самого «сосуда». Несомненно, что при углублении или расширении (удлинении) нижней створки раковины устрицы верхняя ее створка, если она была выпуклой, не только могла, но и должна была стать плоской и в дальнейшем прогнуться.

При таком подходе к оценке морфологии раковин устриц стирается резкая грань между подсем. Ostreinae и Gryphaeinae. Отсюда следует, что различная форма верхних створок устриц (при сходстве других признаков) не может служить препятствием для сближения их среднеазиатских форм, отнесенных к этим двум различным подсемействам.

О коррелятивной зависимости между формой обеих створок раковин устриц писал уже в 1933 г. Цейнер (Zeuner, 1933, стр. 314) с ссылкой на Даккэ (Dacqué, 1921): «У нормальных устриц и у тех, у которых нижняя створка умеренно выпуклая — верхняя створка плоская. Крышка у

¹ Это, в частности, очень наглядно показывает история включения *Turkostrea* в подсем. Gryphaeinae.

грифей часто принимает вогнутую форму вследствие сильного искривления нижней створки. Такая ее форма, несомненно, коррелятивно связана с ростом нижней створки».

Смысл и значение рассматриваемых особенностей раковин устриц выступают особенно ясно, если отвлечься от устриц и обратиться к другим двустворчатым моллюскам, а еще лучше — не к одним только двустворчатым моллюскам, но также и к плеченогим, одинаково с устрицами обладавшим двустворчатой раковиной.

Не вдаваясь в подробности, можно сказать, что как у тех, так и у других животных:

а) подвижных форм — обе створки имеют одинаковую форму и величину и выпуклы одинаково; б) прикрепленных, приросших или лежащих форм — имеются отклонения от такой, надо думать, исходной формы; при этом различные отклонения находятся в зависимости от характера связи животного с субстратом.

Полного тождества в изменении раковин у двустворчатых моллюсков и плеченогих не наблюдается и быть не может, но имеются определенные общие закономерности в их развитии. Это общее выражается в том, что, чем прочнее связь животного с субстратом, чем неподвижнее оно становится, — тем сильнее отклонения формы отдельных створок от первоначальной формы раковины подвижных моллюсков и плеченогих. Так, при гибком прикреплении (биссусом у двустворчатых моллюсков и ножкой — у плеченогих) происходящие в раковинах изменения слабее, при прирастании же раковиной наглухо (при цементации) или при свободном неподвижном лежании раковины на поверхности дна — они сильнее.

У этих неподвижных форм, причем именно у лежащих свободно на одной из створок, нижняя створка — как у двустворчатых моллюсков, так и у плеченогих — становится сильно выпуклой, в то время как противоположная створка из первоначально выпуклой становится плоской или вогнутой. В подобных случаях, как мы это отметили для устриц, нижняя створка уподобляется сосуду, заключающему тело животного, а верхняя — крышке этого сосуда¹.

Форм с подобной раковиной — с одной створкой выпуклой, с другой вогнутой — особенно много среди плеченогих. Такие особенности строения раковины чрезвычайно характерны для продуктид, а среди последних, в частности, для представителей рода *Gigantoproductus*, которые в морях раннекаменноугольного возраста являлись аналогами мезозойских и кайнозойских устриц и наподобие им образовывали банки². Раковины с одной створкой выпуклой, а другой вогнутой наблюдаются также у многих строфоменид и плектамбонитид, свободно лежащих на поверхности морского дна.

Раковины с одной (нижней) створкой выпуклой, а другой (верхней) плоской среди пелеципод известны, кроме как у устричных, также у рода *Vola* (= *Pecten* s. str.). В то же время у форм, стоящих близко к этому роду, но подвижных, «плавающих», а именно у родов *Chlamys* и *Amussium*, обе створки раковины выпуклые.

Даккэ (1921, стр. 292—293) сравнивает форму раковин *Vola* и грифей. У обеих одна створка раковины выпуклая, другая же плоская или даже вогнутая — она превращается в «крышечку». Причину уплощения и, далее, прогибания этой створки у грифей Даккэ также видит в том, что при увеличении выпуклости нижней створки тело животного погружается

¹ Фентон (Fenton, 1937) в своей популярной книге «Life long ago» называет плеченогих «lamp-shells», потому что их выпуклые створки напоминают древние светильники.

² Сходство между грифеями и гигантопродуктусами настолько велико, что на заре палеонтологии их объединяли под одним названием.

в нее и подтягивает за собой нижнюю створку¹. Весьма интересно также, что выпуклой или соответственно вогнутой створкой оказываются то правая, то левая створка раковины моллюска. Отсюда Даккэ делает правильный, по-видимому, вывод, что «род» *Vola*, основанный на меловых и на третичных формах, обладающих неравностворчатой раковиной, является искусственным родом, при установлении которого были смешаны признаки генетического и экологического значения².

Этот общий вывод, сделанный Даккэ на материале, относящемся к другой, чем устричные, группе двустворчатых моллюсков, может быть распространен также и на них. Поэтому можно с еще большим основанием рассматривать верхнюю створку раковины устриц, ведущих свободно лежащий образ жизни, как образование весьма пластичное.

Устанавливаемую, таким образом, пластичность верхней створки раковин устриц необходимо рассматривать на фоне общей пластичности и сильной изменчивости их раковин — общего свойства, отличающего устриц от большинства других двустворчатых моллюсков. А эта особенность устриц, как мы на это уже указывали (см. стр. 93), связана с их прирастающим или свободно лежащим образом жизни и, что особенно важно, с переходом от первого к последнему.

Рассмотрим еще ряд особенностей, свидетельствующих о генетической связи между *Turkostrea* и *Fatina*.

3. Среднеазиатские туркостреи отнесены к подсем. *Ostreinae*. Но устрицы (остреи) устрицам — рознь, и если сопоставить туркострей с большинством других представителей этого подсемейства, а, с другой стороны, с грифеями, и если при этом отвлечься от формы верхней створки — признака, на основании которого отделяют острей от грифей, — приходишь к выводу, что туркостреи стоят очень близко к грифеям, в частности, к фатинам. Такими «грифоидными» признаками у *Turkostrea* являются: 1) сильно выпуклая нижняя створка (при слабо выпуклой верхней); 2) относительно редко наблюдаемое, по сравнению с типичными устрицами, прирастание в течение всей жизни, в то время как для «настоящих» устриц прирастание считается характерным, и 3) грифовидно завернутая на бок макушка нижней створки. Любопытно, что этот третий признак у грифей *Fatina* развит даже слабее, чем у острей *Turkostrea*, и что вообще у *Turkostrea* раковина более перекошена³. Скульптура (нижних створок) у туркострей и части фатин в общем сходная.

4. Группа грифей *Fatina* представляет, как мы видели, очень богатую формами среднеазиатскую группу грифей. Если признаки, послужившие для выделения внутри ее различных форм, являются в достаточной степени формальными, это обстоятельство общей картины не меняет. В пределах Средней Азии большинство описанных видов и разновидностей *Fatina* происходит из Ферганы.

5. Представители *Turkostrea* находятся в отложениях алайского возраста, т. е. подстилающих отложения туркестанского яруса, заключающих

¹ Ту же зависимость формы обеих створок от образа жизни моллюска и от образа ориентировки его раковины на дне моря можно наблюдать у прирастающего *Spondylus*.

² На злободневную для палеонтологов тему о смешении этих двух категорий признаков недавно писал И. А. Коробков (1957). Он предложил вместе с написанием новых «естественных» родовых названий сохранить с приставкой *forma* *assomodata* прежние названия, в действительности оказавшиеся названиями не родственных форм, а форм с одинаковым направлением приспособления. По Коробкову: «Приспособительная форма (*forma assomodata*) — это искусственная внутривидовая группа, не имеющая систематического значения, объединяющая виды по общности адаптивных признаков в независимости от возраста и генетических взаимоотношений».

³ В этой связи существенно указание О. С. Вялова на то, что *Turkostrea* является единственным подродом рода *Ostrea* L., представители которого обладают сильно развитой грифоидной макушкой.

Falina. Всех туркострей известно девять форм, причем большая часть описанных разновидностей встречена в Средней Азии, в Фергане. Некоторые из них, по О. С. Вялову, общи с тунисскими и французскими (см. стр. 134).

То обстоятельство, что грифеи возникали на протяжении геологической истории из острей неоднократно, открывает перед нами интересные возможности. Мы можем сравнивать между собой эти повторные явления в истории развития устриц, устанавливая характер и степень проявления конвергенций и можем выводить для этих ветвей закономерности их развития. Наконец, можем сравнивать нашу ферганскую предполагаемую линию *Turkostrea* — *Falina* с другими ветвями устриц, принимаемыми за доподлинные генетические ветви.

Перейдем к краткому рассмотрению этих ветвей грифей, естественных рядов форм и общих закономерностей развития, которые они выявляют.

Можно думать, что повторное образование в разные геологические моменты грифей из острей было вызвано сходно изменявшимися условиями обитания. Далее мы можем допустить, что процесс превращения острей в грифей не заканчивался на этом превращении, а закономерно развивался дальше. Право на такое допущение нам дают рассуждения следующего порядка.

Многие устрицы (остреи) являлись и являются сейчас длительно прирастающими формами, в то время как грифеи прежних геологических периодов прирастали лишь в начальную стадию своего индивидуального развития. Превращение острей в грифей шло по линии перехода прираставших форм к формам, свободно лежавшим на дне моря. Однако на ряд ли устрицы, став грифеями и при этом определенным образом изменив свой образ жизни, могли с р а з у наилучшим образом оказаться приспособленными к своему новому образу жизни: одна организация требуется прирастающему организму и другая, от нее отличная, — животному, свободно лежащему на поверхности дна. Поэтому легче предположить, что усовершенствование приспособления устриц в этом направлении осуществлялось постепенно.

Подтверждение этой мысли, которая может быть высказана а priori и которую интересно было бы проверить также и на других беспозвоночных, претерпевших аналогичные изменения образа жизни, мы видим в значительно большей амплитуде изменений, наблюдаемых у древних грифей, чем у острей. Эта разница, надо думать, связана с тем, что остреи, в отличие от грифей, сохраняли один и тот же, длительно или постоянно прирастающий образ жизни.

Вопросов, мной сейчас затрагиваемых, касается Цейнер в своей статье «Об образе жизни грифей» (Zeuner, 1933). Он как раз рассматривает вопрос перехода устриц (острей) в грифей на материале, происходящем из юры и мела Германии и Англии. За основной толчок к возникновению грифей из острей Цейнер принимает появление среди последних форм с удлиненной, притом роговидной изогнутой раковины. Такая раковина могла прирастать к субстрату лишь небольшой поверхностью макушки, поэтому она легко от него отпадала, а при более сильном закручивании макушки неизбежно должна была от него отпасть. Однако этим дело не заканчивалось: лишившись места прирастания и перейдя к свободно лежащему образу жизни, грифея должна была стабилизироваться в новой обстановке жизни, притом в условиях водной среды значительной подвижности, каковая характеризует места нахождения современных и ископаемых устричников. В таких условиях, на рыхлом дне, для устриц было особенно выгодно обладать широкой, более или менее плоской, крупной и достаточно тяжелой раковинной, т. е. раковинной с широким основанием для противодействия погружению и с значительным весом для противодействия сносу.

Эти общие теоретические положения, сформулированные, естественно, не без учета фактического материала, находят действительно полное «превращение в жизнь» на примере западноевропейских (германских и английских) грифей, берущих начало от одной небольшой острей.

Это ряд *Ostrea irregularis* — *Gryphaea dumortieri* — *G. arcuata* — *G. obliqua* — *G. cymbium* — *G. dilatata*.

По поводу этого ряда мы можем прочесть в работах многих авторов: так, например, кроме Цейнера (Zeuner, 1933), у Дэке (Deecke, 1913), Шэфле (Schäffle, 1929), Трумена (Trueman, 1922) и Журди (Jourdy, 1924).

Не все названные авторы этот ряд рисуют одинаково, в особенности в части его начальных и конечных членов, но основной его костяк — от *Gryphaea arcuata* до *Gryphaea cymbium* — признается всеми исследователями, более того, считается школьным примером эволюционного ряда.

Так, Цейнер приводит ряд *G. arcuata* — *G. obliqua* — *G. cymbium* — *G. dilatata*.

Шэфле дает ряд *G. arcuata* — *G. obliqua* — *G. cymbium* — *G. gigantea*¹ (рис. 22).

Журди дает ряд *G. arcuata* — *G. cymbium* — *G. ferruginea* — *G. alimena* — *G. dilatata* — *G. bullata*.

Из других авторов Даккэ рисует две ветви: ветвь *O. irregularis* — *G. arcuata* — *G. obliqua* — *G. cymbium* — *G. calceola* и ветвь *G. ferruginea* — *G. sublobata* — *G. dilatata*.

Трумен приводит ряд *G. liassica* — *O. cf. irregularis* — *G. cf. dumortieri* — *G. aff. obliquata* — *G. aff. incurva*.

Согласно мнению некоторых авторов, ряд *Ostrea irregularis* — *Gryphaea dilatata* нашел свое продолжение и завершение в меловом периоде в формах *G. proboscidea* и *G. vesicularis*. Если же эти формы не являются прямыми потомками юрских грифей, то, пишет Цейнер (Zeuner, 1933), они полностью приблизились к наилучше приспособленному типу грифей и в отношении формы раковины могли бы занять вершину в рассматриваемом выше ряду ступеней развития.

Первый генетический ряд устриц был установлен Труменом (Trueman, 1922). Этот ряд происходит из нижних зон нижнего лейаса Южного Уэльса и Сомерсета, представленных чисто морскими отложениями (рис. 21). Стратиграфическое положение отдельных форм следующее (считая сверху вниз):

Gryphaea incurva Sow. — более высокие подзоны зоны *bucklandi*,

Gryphaea obliquata Sow. — основание зоны *bucklandi*,

Gryphaea cf. dumortieri Joly — подзона *angulata*,

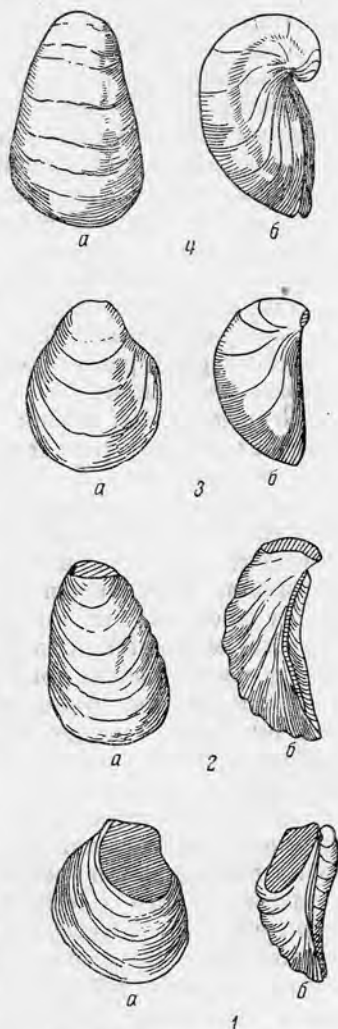


Рис. 21. Эволюция лейасовых грифей. (По Trueman, 1922).

- 1 — *Ostrea cf. irregularis* Münster.;
2 — *Gryphaea cf. dumortieri* Joly;
3 — *Gryphaea aff. obliquata* Sow.;
4 — *Gryphaea aff. incurva* Sow.

¹ Шэфле выделяет также один ряд для средней юры: *G. calceola* — *G. sublobata*.

Ostrea irregularis Münst. — подзона *liassicus*,
Ostrea liassica Strickl. — зона *planorbe*.

В этом ряду наблюдаются следующие изменения отдельных признаков: 1) макушка левой створки увеличивается и заворачивается, образуя до полутора завитков; 2) площадка прирастания редуцируется; 3) левая створка утолщается; 4) раковина становится более крупной; 5) появляется борозда на задней части левой створки.

Генетический ряд, даваемый Труменом, находится в начале рядов других авторов, так как *Gryphaea incurva* тождественна с *G. arcuata*. С этим последним видом Шэфле (Schäfle, 1929) идентифицирует также и *G. obliquata*.

Перейдем к рассмотрению других ветвей грифей. Остановимся на ранне-меловых грифеях Техаса. Здесь работой Хилл и Воган (Hill a. Vaughan, 1898) был установлен достоверный генетический ряд, в котором основное развитие форм оказалось очень близким к развитию в только что рассмотренном ряду юрских устриц.

Ряд этот следующий: *Gryphaea wardi* — *G. marcoui* — *G. corrugata* — *G. washitaensis* (рис. 23).

Как первый рассмотренный ряд, так и этот ряд ответвились от гладких устриц — *Liosorea*.

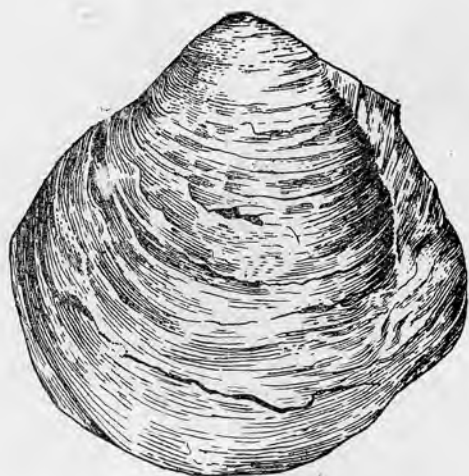
Gryphaea wardi внешне очень напоминает *Ostrea irregularis*, *G. marcoui* отвечает «стадии развития» *G. arcuata*, *G. corrugata* — стадии *G. obliqua* или *G. cymbium*, *G. washitaensis* соответствует *G. gigantea*.

Сравнение европейского юрского и американского мелового рядов показывает, что ряд признаков в них определенно прогрессировал: сюда относятся высота и величина раковины, ее вес. В то же время другие признаки, коррелятивно связанные с первыми, столь же закономерно регрессировали: к таким признакам относится закручивание, «грифовидность» макушки нижней створки, которая прогрессировала лишь в начале развития ветви грифей, а затем неуклонно регрессировала.

Рассмотренные филогенетические ряды могут быть пополнены еще одним интересным рядом устриц, принадлежащих к роду *Cubitostrea*. Этот ряд по времени был установлен последним, а именно Стензелем (Stenzel) в 1949 г. в среднеэоценовых отложениях Мексиканского залива. Отсюда стали известны четыре вида устриц, по отдельности описанные раньше, но только после изучения разрезов эоценовых отложений Стензел (1938) установил последовательность появления в них устриц и то, что они являются членами единого генетического ряда. Ряд этот следующий: *Cubitostrea perplicata* — *C. lisbonensis* — *C. smithvillensis* — *C. sellaeformis* (рис. 24). В этом ряду произошли во времени следующие изменения морфологических особенностей раковины: 1) увеличение размеров; 2) изменение очертаний раковины от треугольных до умеренно треугольно-овальных; 3) появление и увеличение размеров ушек; 4) изменение формы раковины в сечении от плоской до изогнутой; 5) увеличение толщины раковины и 6) постепенное ослабление и исчезновение ребер на взрослых раковинах.

Автором отмечается постепенность появления изменений в морфологии раковины. Эта постепенность нарушается лишь там, где в разрезе между двумя горизонтами с устрицами наблюдаются следы размыва, свидетельствующие о выпадении определенных толщ, или же в том случае, когда в разрезе горизонты с устрицами разделены толщами неморского происхождения, лишенными их остатков¹. Прекращение развития этого устричного ствола было связано с длительным уходом моря с большой территории и с отложением на ней неморских осадков. В фауне новой морской трансгрессии представители этого филогенетического дерева отсутствовали.

¹ Точнее, Стензел (Stenzel, 1949) считает эти формы устриц не прямыми потомками, а только близко родственными формами.



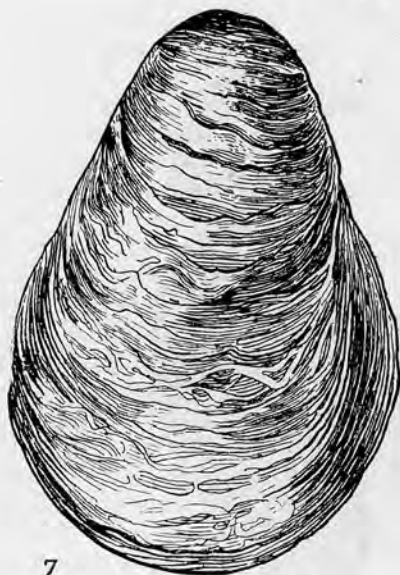
8



9



6



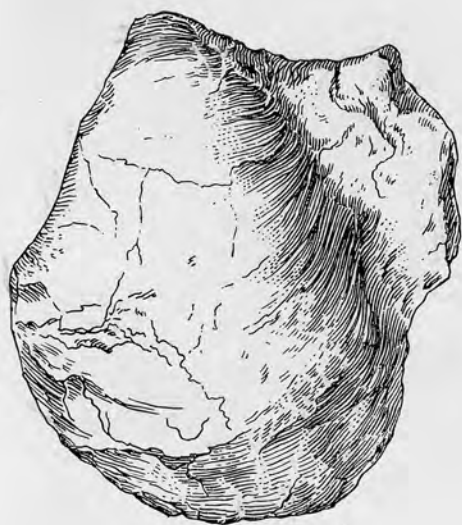
7



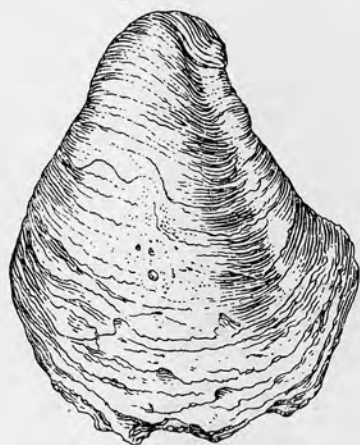
4



5



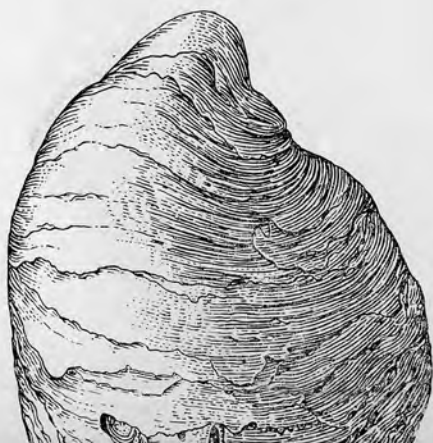
8



6



7



5



Рис. 22. Эволюция лейасовых грифей. (По Schäfle, 1929).

1 — *Liostrea irregularis* Münst.; 2 и 3 — *Gryphaea arcuata* Lam.; 4 и 5 — *Gryphaea obliqua* Goldf.; 7 — *Gryphaea cymbium* Lam.; 8 и 9 — *Gryphaea gigantea* Sow.

Рис. 23. Эволюция грифей. 1 и 2 — *Gryphaea wardi* E. Say; 5 — *Gryphaea co* Say var. *belvidere*

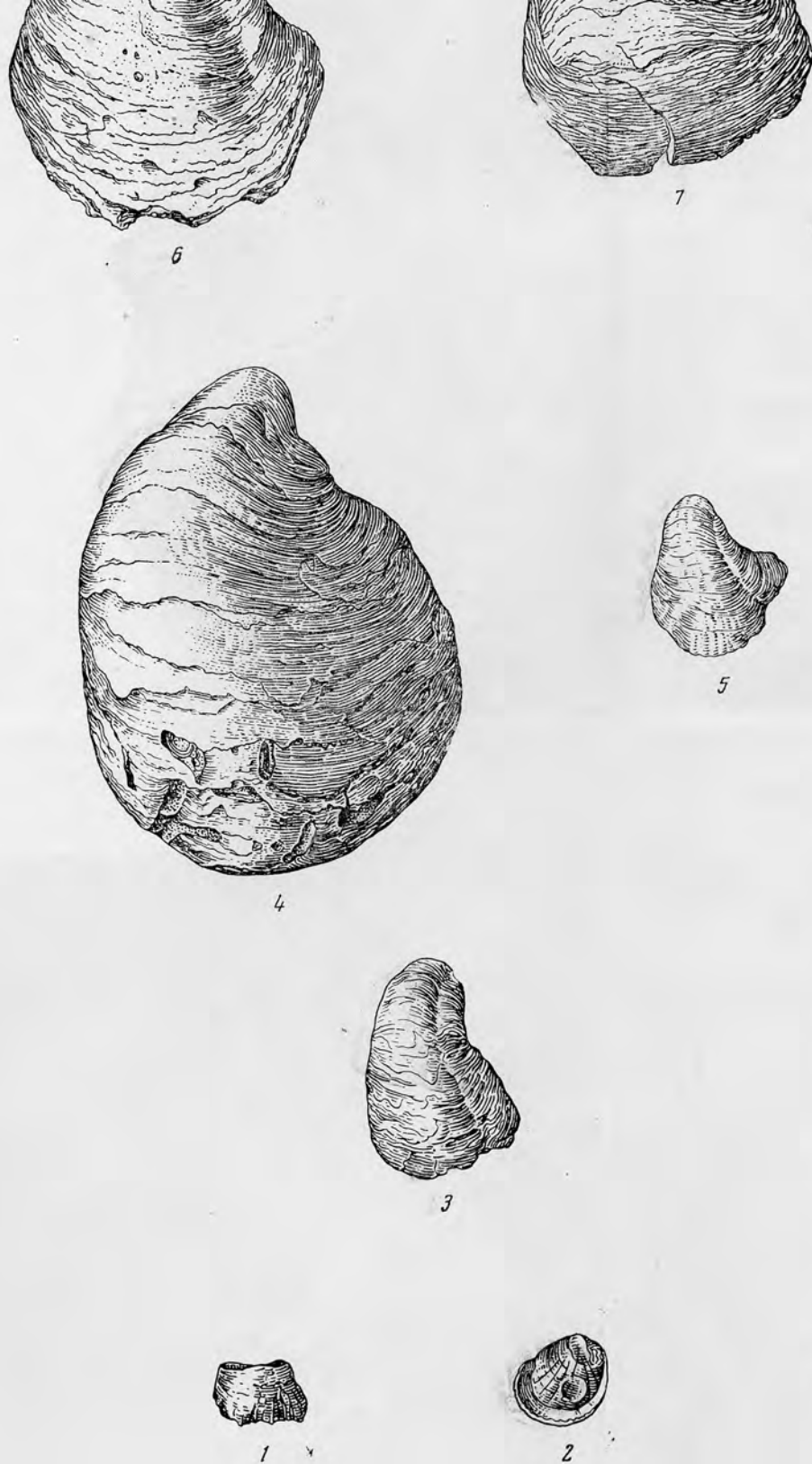
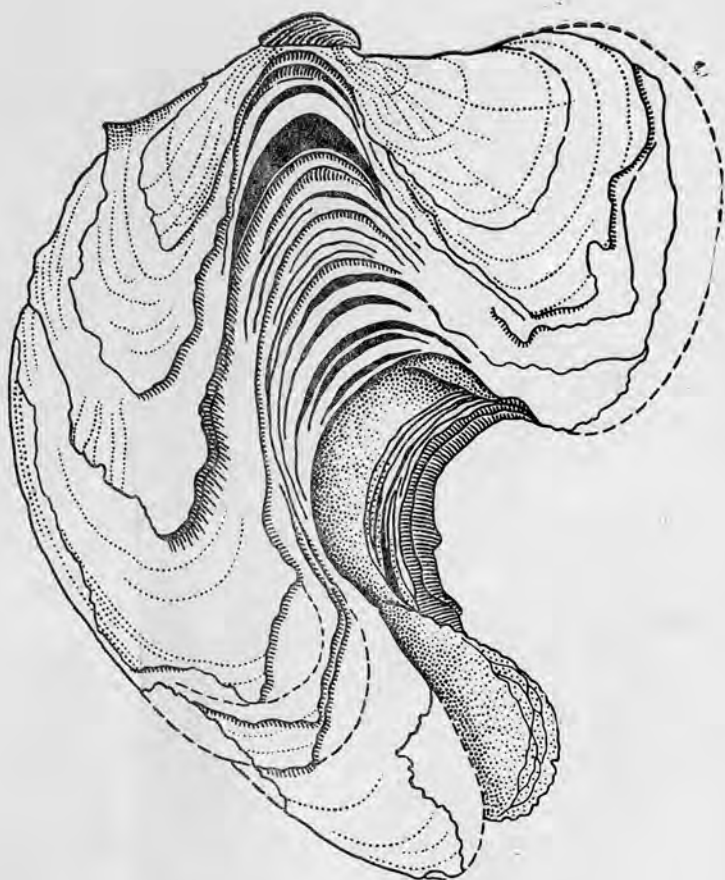
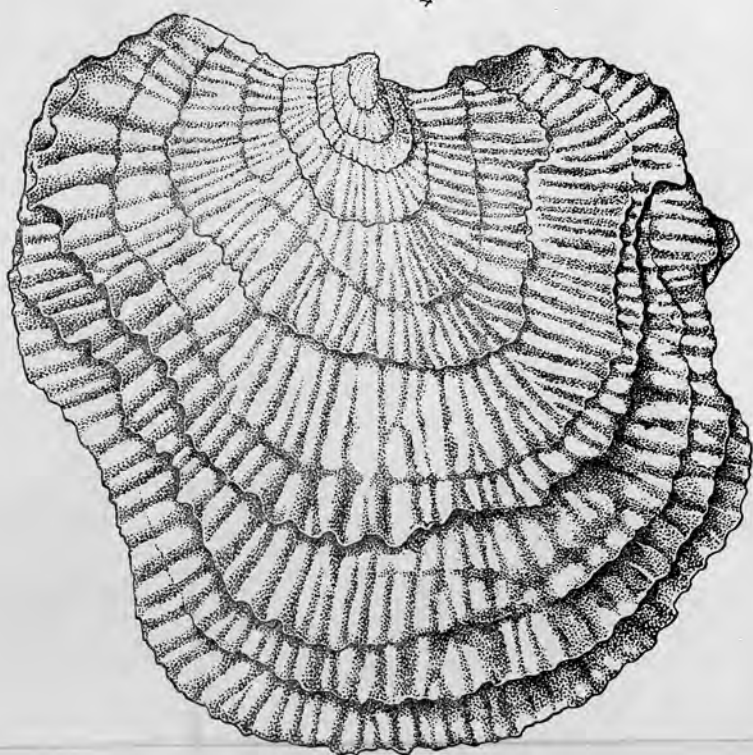


Рис. 23. Эволюция раннемеловых грифей Техаса. (По Hill a. Vaughan, 1898).

1 и 2 — *Gryphaea wardi* Hill a. Vaugh.; 3 — *Gryphaea marcoui* Hill a. Vaugh.; 4 — *Gryphaea corrugata* Say; 5 — *Gryphaea corrugata* Say var. *hilli* Cragin, молодой экземпляр; 6 — *Gryphaea corrugata* Say var. *belviderensis* Hill a. Vaugh.; 7 — *Gryphaea corrugata* Say var. *tucumcarii* Marcou; 8 — *Gryphaea washitaensis* Hill



4





4



3a



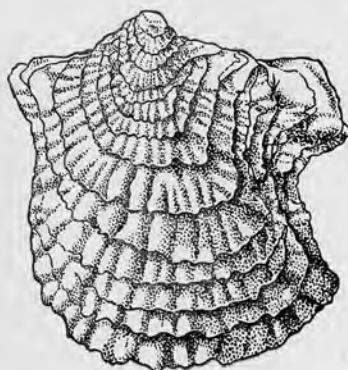
3b





4

3



2



1

Рис. 24. Эволюция палеогеновых устриц Мексиканского залива.
(По Stenzel, 1949).

1 — *Cubitostrea perplicata* (Dall); 2 — *C. lisboensis* (Harris); 3 — *C. smithvillensis* (Harris); 4 — *C. sellaeformis* (Conrad)

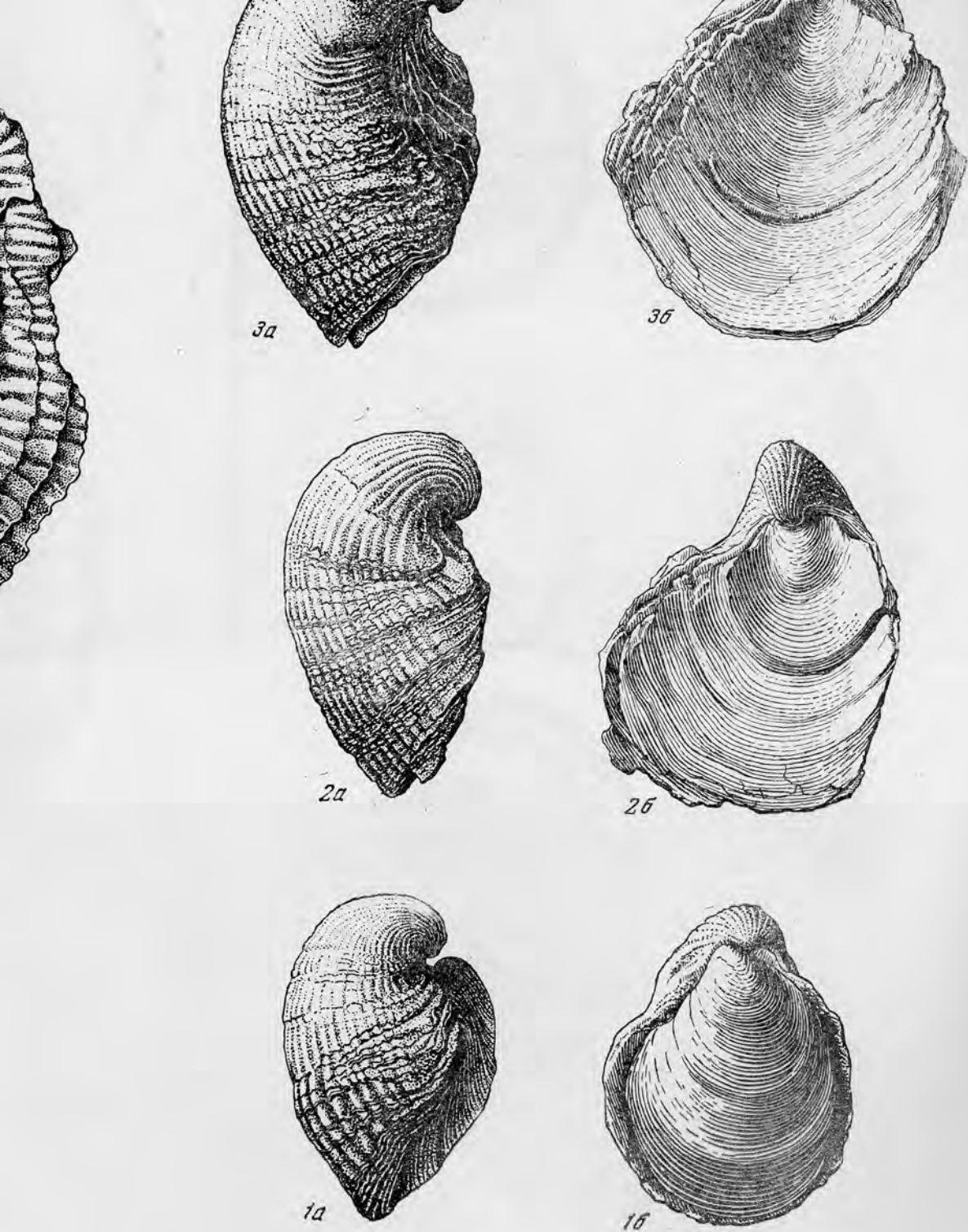


Рис. 25. Эволюция ерганских палеогеновых устриц.

1 и 2 — *Turhostrea*; 3 и 4 — *Fatina*

ого залива.

- *C. smithvillensis*

Рассматриваемый ряд был местным рядом устриц: три первых его члена жили только в пределах Мексиканского залива палеогенового времени, а *Cubitostrea sellaeformis* распространилась к северу вдоль атлантического берега до Виргинии и Мэриленда. Все другие жившие в то же самое время представители рода *Cubitostrea* никакого отношения к этому ряду не имеют.

То обстоятельство, что от острей неоднократно в течение истории устриц отделялись ветви, составляющие сборную группу «грифей», и что внутри «острей» развитие шло по сходному пути (примером может служить ветвь *Cubitostrea*) — свидетельствует о большой пластичности в формообразовании у устриц; с другой стороны, сходство членов этих ветвей свидетельствует о том, что амплитуда пластичности у представителей сем. *Ostreidae* все же была весьма ограниченной.

Обратимся теперь к нашему палеогеновому материалу.

Отличительные особенности *Turkostrea* и *Fatina*, которые необходимо подчеркнуть, рассматривая их в эволюционном аспекте, следующие:

1. Способность устриц (*Ostreinae*) длительно прирастать проявляется у *Turkostrea* несколько более сильно, чем у *Fatina*, но и у *Turkostrea* оно развито вообще слабо и непостоянно.

2. Раковины *Turkostrea* обладают в среднем более глубокой нижней створкой, чем раковины *Fatina*.

3. Раковины *Fatina* достигают большей величины и соответственно и большего веса, чем раковины *Turkostrea*; при этом наиболее крупные, наиболее тяжелые раковины встречены в верхних слоях туркестанского яруса (*Trk₃*).

4. Длинные и короткие раковины встречаются как у *Turkostrea*, так и у *Fatina*. Если же проследить распределение длинных и коротких форм у *Fatina*, можно убедиться в том, что в нижней и средней частях разреза туркестанского яруса оба типа форм встречаются совместно, а для верхней его части особенно характерны длинные формы («типичные *Fatina esterházyi*», по О. С. Вялову).

5. Макушка нижней створки *Turkostrea* более сильно изогнута и более сильно загнута (назад), чем макушка той же створки у *Fatina*.

Из приведенного перечня развития отдельных признаков у *Turkostrea* и *Fatina* явствует, что их появление и развитие во времени отвечает таковому в только что рассмотренных генетических ветвей грифей и что, таким образом, наша палеогеновая предполагаемая ветвь устриц подчиняется тем же общим закономерностям развития, свойственным формам, перешедшим от прикрепленного образа жизни к свободно лежащему, как и указанные ветви. А это обстоятельство может быть нами использовано как еще одно, и притом очень веское, доказательство того, что *Turkostrea* и *Fatina* являются звеньями одного ряда, в котором первый подрод представляет более низкую ступень развития по сравнению со вторым родом.

Далее, если мы попробуем сопоставить наши алайские и туркестанские формы устричных с отдельными звеньями других рядов грифей, возникших из острей, то окажется: 1) что наша *Turkostrea* стоит не в самом начале такого ряда, что ей должны были предшествовать более начальные формы, производные от типичных острей (от типичных острей *Turkostrea* отличают: слабое развитие прирастания у взрослых экземпляров, глубина нижней створки и изогнутость и загнутость макушки этой же створки), и 2) что наша *Turkostrea* весьма «грифоидна»: если отвлечься от выпуклой формы ее верхней створки, она по всем остальным признакам — «грифей». Другими словами, *Turkostrea* является «грифеей», у которой «запоздала» стать плоской или прогнуться верхняя створка.

В отличие от рассмотренных юрских и меловых гладких грифей, наши палеогеновые грифей развились из ребристых форм устриц, а потому

среди таких форм нам и необходимо искать предков наших «полуустриц — полугрифей» *Turkostrea*¹.

Если мы предполагаемую ферганскую палеогеновую ветвь устриц *Turkostrea* — *Fatina* будем сравнивать с мексиканской палеогеновой ветвью *Cybilostrea*, то сможем установить общие для них закономерности развития, включая изменение скульптуры, а именно ее прогрессивное ослабление и исчезновение со временем.

Может возникнуть вопрос о причине такого ослабления скульптуры в створе *Turkostrea* — *Fatina*. Возможно рассматривать это явление как редуцированную особенность строения раковины, которая в свое время имела приспособительное значение. У сравнительно небольших начальных форм туркострей скульптура могла служить для упрочнения раковины и укрепления ее положения надле, но она оказалась излишней для фатин, в особенности для крайних, более поздних членов генетического ряда, обладавших крупными толстыми и тяжелыми раковинами, тем самым неуязвимыми со стороны врагов и мало подверженными смещениям подвижной водой.

Таковы общие рассуждения о генетической связи между *Turkostrea* и *Fatina* и о возникновении второй из первой, которые можно высказать, не располагая конкретными доказательствами этой связи, т. е. переходными формами от *Turkostrea* к *Fatina*. Такие бесспорные вещественные доказательства теснейшей генетической связи *Turkostrea* и *Fatina* необходимо было отыскать. Этим мы и занялись в поле.

Исследуя основание туркестанского яруса в исфаринском разрезе, О. С. Вялов отметил присутствие здесь устричника — «сплошной банки» — со смешанной фауной устриц, где вместе с *Fatina beldersaiensis* можно было увидеть экземпляры *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom. и устриц, принадлежность которых к *Turkostrea* или *Fatina* определить было трудно (Вялов, 1937). Этот устричник оказался, по нашим наблюдениям, в различных местах Южной Ферганы сложным образованием (см. стр. 61 и кн. 1, стр. 44), заключающим смесь первично и вторично захороненных раковин устриц. В исфаринском разрезе нельзя было получить ясное представление о характере границы между отложениями алайского и туркестанского ярусов и об условиях обитания совместно найденных *Turkostrea* и *Fatina*. Оставался также открытым вопрос, не жили ли *Turkostrea* и *Fatina* в этот переходный период вместе. О последнем как бы говорило употребленное О. С. Вяловым слово «банка», обычно используемое по отношению к поселениям устриц, т. е. особям совместно живущим.

Изученный нами одним из первых чангырташский разрез на северо-востоке Ферганы показал очень ясные следы размыва на границе алайского и туркестанского ярусов, а именно сглаженную верхнюю поверхность верхней пачки алайских известняков Al_3^3 , к тому же исверленную моллюсками-каметочками *Lithophaga* (Геккер, 1948б, см. также кн. 1, стр. 66, сл. 22)². Эти наблюдения пролили свет на причину трудности нахождения переходных

¹ Располагая только среднеазиатским материалом, об этих предках мы ничего сказать не можем: сузакский и бухарский ярусы не содержат устриц, которые можно было бы признать за предков туркострей. Туркостреи появились в Ферганском заливе вместе с алайской морской трансгрессией.

² Кроме доклада на эту тему, сделанного во ВНИГРИ зимой 1945—1946 гг. и опубликованного в «Литологическом сборнике» института в 1948 г., нами был в 1954 г. прочитан там же доклад о применявшейся методике изучения отложений Ферганского палеогенового залива. Этот доклад упоминает Б. П. Жижченко (1958), однако ошибочно приписывает Р. Ф. Геккеру мнение, будто он на основании скачка в развитии устриц на границе алайского и туркестанского времени и характера границы между соответствующими ярусами предполагает, что отложения этих ярусов пластуются несогласно. Скачок в развитии устриц, прекращение отложения осадков и размыв уже отложенных наблюдались, но несогласия в залегании нет, почему оно и не могло быть указано Геккером.

форм устриц между *Turkostrea* и *Falina*. Многие другие посещенные нами разрезы указывали на более постепенный переход от верхних алайских известняков к туркестанским глинам через слой мергелистого известняка. Однако бедность в этом слое устричной фауны, либо разрозненность раковин, либо трудность извлечения их из породы, не позволили ясно проследить особенности смены устричной фауны на границе обоих ярусов. Лишь в конце последнего года исследований нам это удалось сделать на юге Ферганской депрессии в Риштане.

Не случайно, что именно здесь был получен ответ на занимавший нас вопрос. Разрез морского палеогена в Риштане обладает максимальной мощностью среди южноферганских разрезов (см. кн. 1, стр. 61, рис. 8, II). Как большая мощность, так и фациальные особенности отложений этого разреза свидетельствуют о том, что из изученных нами мест в Южной Фергане в районе Риштана располагался наиболее сильно и постоянно прогибавшийся участок морского дна, где непрерывно накапливались осадки и где был очень ограничен их размыв. Поэтому именно в Риштане сохранились в неразмытом состоянии переходные слои между алайским и туркестанским ярусами и, что для наших целей особенно важно, эти слои заключают здесь большое количество раковин устриц, часто с обеими створками и в прижизненной ориентировке¹.

В Риштане переход между алайским и туркестанским ярусами был нами прослежен в двух местах по Сары-Камыш-Саю — главному саю, пересекающему риштанские структуры: 1) в Сарыкамьшской складке и 2) у «ворот» — в Северо-Риштанской складке. В этих близлежащих точках разрезы в деталях оказались несколько различными.

В Сарыкамьшской складке наблюдался следующий разрез.

На типичном верхнеалайском детритусовом известняке, с большими скоплениями раковин *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. на некоторых уровнях, лежит:

Слой 43. Детритусовый известняк желтоватого цвета с зеленоватой глиной, количество которой сверху возрастает; выше известняк становится неравномерно глинистым — глина содержится в нем в виде примазок между плотными участками. Слой содержит рассеянные створки устриц в различной ориентировке..... Мощность 1,90 м

Он постепенно сменяется:

Слоем 44 — зеленоватым мергелем, еще выше (через 15 см) переходящим в зеленую глину. Здесь можно видеть много устриц довольно крупных размеров, двустворчатых, лежащих в прижизненном положении (табл. VII, фиг. 3); меньше встречается отдельных створок, различно ориентированных и поломанных. У большинства раковин устриц в этом слое высота больше длины; они крылатые, с небольшой загнутой макушкой, обращенной вбок; ребристость на нижних створках выражена неодинаково резко на всей их поверхности. Верхняя створка вогнута. По присутствию плоской или очень слабо вогнутой начальной стадии роста верхней створки (на некоторых экземплярах эта часть раковины очень слабо выпукла), эту форму устриц приходится отнести к роду *Falina*.

В обнажении Северо-Риштанской складки, у «ворот» Сары-Камыш-Сая, цельные двустворчатые раковины устриц заключены не только в мергеле и глине (слой 44), но также и детритусовом известняке с примазками глины (слой 43). Устрицы в обоих этих слоях по своей морфологии очень близки друг к другу, и они были захоронены одинаковым образом в сходных условиях. Поэтому считать, что эти устрицы не принадлежат ближайшим родственным формам — нет никаких оснований. Отличие устриц в слое 43 (табл. V, фиг. 1) от устриц слоя 44 сводится к следующему. По своим очертаниям они менее крылатые, в связи

¹ Попутно отметим, что оказавшийся столь полным риштанский разрез верхов алайского и низов туркестанского ярусов показывает, что в менее полных ферганских разрезах на границе этих двух ярусов размывом уничтожен лишь небольшой по мощности слой осадков. Когда нами был установлен размыв на границе алайского и туркестанского ярусов в чангырташском разрезе (Теккер, 1948б), мы еще не могли определить продолжительность перерыва в отложении осадков и их размывания — риштанский же разрез помог нам это сделать.

с этим контур раковины и отдельных линий нарастания более равномерно-округлый, чем у раковин из слоя 44. Зато примакушечная часть верхней створки у всех осмотренных экземпляров в слое 43 выпуклая, и совершенно не наблюдается очень слабо выпуклых, плоских (табл. VII, фиг. 3) или вогнутых (табл. VII, фиг. 4) начальных частей роста этой створки, каковы характерны для особей в лежащем выше слое 44. Необходимо также отметить, что вся поверхность верхней створки более плоская (менее вогнутая), чем у раковин из слоя 44, и что края ее не приподняты или лишь слабо приподняты.

В устрицах в слое 43 мы видим как раз тот переход между устрицами *Turkostrea* и *Fatina*, который мы искали. По присутствию выпуклости, хотя бы только в примакушечной части, эту форму формально необходимо отнести к подроду *Turkostrea*, а слой, ее заключающий, к алайскому ярусу. Это — последняя туркострея. Ее потомки уже полностью утратили выпуклость на верхней створке, в то время как у ее предков выпуклость была значительная, на большей части этой створки или на всей створке. Таким образом, в слое 44 находятся уже первые фатины, без выпуклости на верхней створке.

Таким образом, в риштанском разрезе мы наблюдаем в нормальной, ненарушенной последовательности как самых последних туркострей, так и самых первых фатин. На рис. 25 показан этот переход подрода одного рода в другой род в единой генетической линии.

Из риштанского разреза пограничных слоев алайского и туркестанского ярусов видно также, что этот переход совершился одновременно со сменой карбонатных осадков на глинистые, т. е. шел вместе с определенными изменениями в режиме ферганского палеогенового моря.

Таким образом, мы подошли также к вопросу о причинной связи между сменой в режиме бассейна и его осадков, с одной стороны, и произошедшими в это же время изменениями в морфологии раковин устриц, с другой.

Эти изменения были большими и были подготовлены предшествующей эволюцией вида *turkestanensis* подрода *Turkostrea*, который на протяжении алайского века менялся. Сам переход от *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* к одному виду рода *Fatina* представляет один из этапов изменений и не является резким. Сравнение устриц из слоев 43 и 44 разреза Риштана показывает, что этот этап был кратковременным (*Turkostrea* слоя 43 достаточно четко отличается от *Fatina* из слоя 44). Особенности, характеризующие представителей рода *Fatina*, оказались стойкими, наследственно закрепленными. За все время своего дальнейшего развития в туркестанский век *Fatina* никогда уже не возвращалась к пройденной «стадии *Turkostrea*», хотя карбонатное дно, характерное для времени расцвета *Turkostrea* в алайский век, в туркестанский век в Ферганском заливе определенное время (время Trk₂) опять было развито. Известняки соответствующего горизонта очень редко содержат крупных устриц (они встречаются, например, в Ортотокое в Северной Фергане), а если содержат — эти устрицы имеют вид типичных *Fatina*.

Мы имеем все основания думать, что смена физико-географических условий на границе алайского и туркестанского веков способствовала этому быстрому переходу (в форме скачка) от одного рода в другой. Этот скачок произошел одновременно у всей популяции устриц: очень редко можно встретить в отложениях туркестанского яруса раковины устриц с выпуклой макушечной областью верхней створки, свойственной *Turkostrea*. Такие экземпляры *Fatina* (в числе двух), в остальном обладающие чертами нормальных *Fatina* из низов нижнетуркестанских глин, были нами найдены в исфаринском разрезе в первом мощном устричном слое, располагающемся на высоте 9 м над устричником смешанного состава,

лежащем в основании туркестанского яруса (табл. VII, фиг. 2). Необходимо подчеркнуть, что выпуклость макушечной области верхней створки у этого экземпляра *Fatina* не является следствием отображения на створке выпуклого субстрата, к которому прирастала нижняя створка.

Из истории изучения эволюции ферганских устриц и связи их эволюции с изменениями среды жизни необходимо привести взгляд, высказанный С. Н. Михайловским (1914), — взгляд, правда, ближе им не поясненный. Он пишет: «Фауна Ферганского и Бухарского бассейнов третичного моря есть по-видимому не что иное, как развитие и изменение одного вида устриц *O. multicosata*. Изменение формы устричных от остреевых в грифеевые, видимо, стоит в зависимости от изменения глубины моря. В период нижнего эоцена (*O. multicosata*) оно является более мелководным. В период среднего (*Gryphaea esterházyi*) — углубляется; и дальше наконец (*Platygena asiatica*) снова становится мелким, усыхающим» (стр. 151). В работах других предшествовавших авторов каких-либо высказываний о причинах эволюции в рассматриваемой нами ветви ферганских устриц не имеется.

Согласно нашим данным (см. кн. 1, часть III, стр. 290, рис. 73), Ферганский залив в начале туркестанского века был, как и предполагал С. Н. Михайловский, более глубоководным, чем в конце алайского, когда существовали последние *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis*, и имел несколько лучшую соленость. Однако эти общие изменения условий в заливе не могли оказать сильного воздействия на устриц, так как они продолжали обитать на тех же глубинах, что и раньше, и наиболее богатые их поселения располагались в частях залива с несколько пониженной соленостью воды. Для крупных устриц, в особенности тех, которые нуждались в плотном субстрате, решающее значение имело изменение характера субстрата, а возможно, и увеличение мутности воды, происшедшее на границе алайского и туркестанского веков, когда повсюду в Ферганском заливе и Таджикском море широкое распространение получили глинистые илы. Совпадение момента перехода *Turkostrea* в *Fatina* со сменой плотных раковинно-детритусовых грунтов глинистыми осадками подтверждает предположение о взаимосвязи этих явлений. Особенности в форме раковины устриц, которую, видимо, можно поставить в непосредственную связь с появлением глинистости в осадке, — это большая длина, большая крылатость раковин первых фатин по сравнению с туркостреями из нижележащих слоев. С этим признаком находится в связи исчезновение выпуклости в макушечной части верхней створки у этих фатин и постоянно вогнутая или плоская поверхность этой части раковины у фатин на более высоких уровнях разреза туркестанского яруса.

Изменения в форме раковины фатин, которые можно наблюдать на протяжении дальнейших отрезков туркестанского века, а именно, их уплотнение и увеличение, можно объяснить как дальнейшее приспособление к глинистому дну, пользовавшемуся таким широким распространением в Ферганском заливе в этот век. В этом отношении особенно показательны наиболее поздние фатины — длинные раковины *Fatina esterházyi* Páv. var. *alpha* Vial. в мергелях и глинах под горизонтом *m* (табл. XI, фиг. 1) и крупные фатины в глинах выше *m* (табл. XI, фиг. 2, табл. XII, фиг. 1 и рис. 26). То, что раковины всех этих форм фатин мы обычно находим на ракушечных подстилках, не противоречит этому выводу; в условиях общего глинистого дна, в особенности при незначительности ракушечной подстилки, в выигрыше всегда оказывались распростертые формы, прочнее державшиеся на глинистом дне, чем формы с более компактной раковиной.

То, что глинистое дно Ферганского залива лишь постепенно было освоено устрицами, хорошо видно по устричным прослоям и гнездам *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* в нижней, алевроитово-глинистой части алайского яруса. Здесь, в случае отсутствия значительного ракушечного

наката, устрицы могли развиваться только до небольших размеров; в дальнейшем же, при увеличении их веса, они тонули в вязком глинистом осадке (Осипова, 1947). В этой связи стоит также вспомнить грозди раковин *O. (T.) turkestanensis*, образовавшиеся на тонкозернистом известковом грунте, в котором устрицы увязали (см. стр. 51).

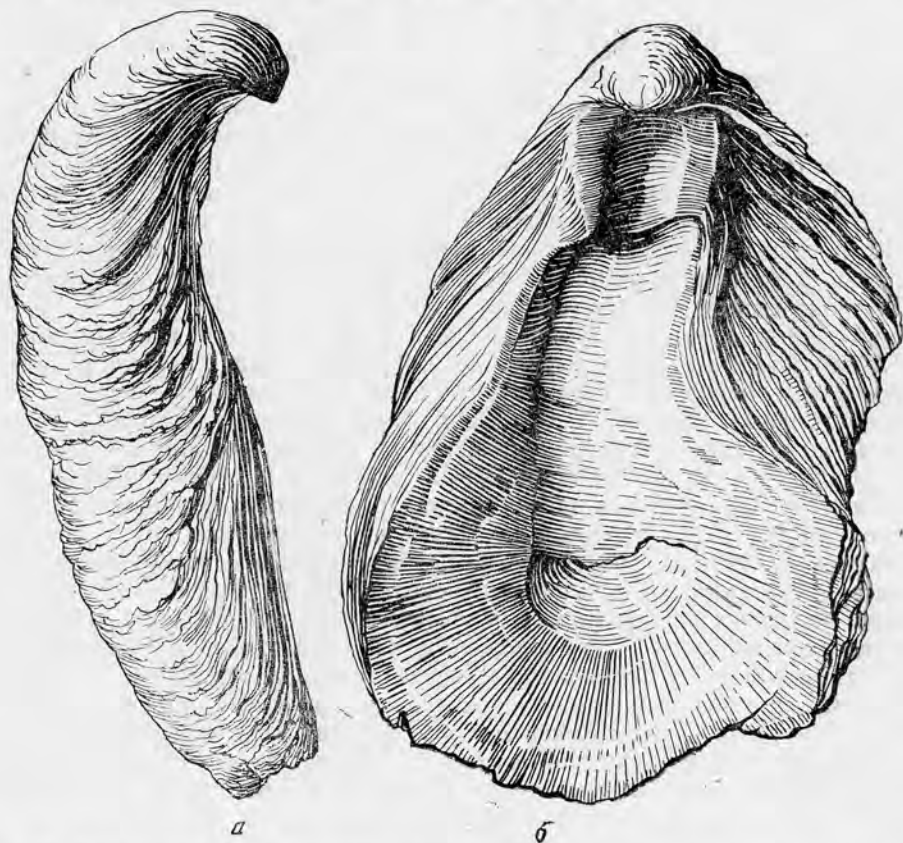


Рис. 26. *Fatina esterházyi* (Páv.) var. *gamma* Vial. Крупная уплощенная левая створка. Риштан, Северо-Риштанская складка, Тютяк-Сай. Основание толщи верхнетуркестанских глин, $\frac{1}{2}$ нат. вел. (№ 736—67).

a — вид сбоку; *b* — вид изнутри

Рассматривая вопрос о возникновении рода *Fatina* из рода *Turkostrea* и о причине изменения морфологии раковины в этой генетической ветви, необходимо остановиться на одном очень интересном наблюдении, сделанном нами в отложениях алайского яруса в Юго-Западной Фергане, у кишлака Об-Джувоз (к югу от г. Ура-Тюбе)¹. Это наблюдение служит подтверждением правильности нашего предположения о связи морфологических изменений раковины *Turkostrea* при переходе этой устрицы в *Fatina* — с изменениями, наступившими в отложении осадков, т. е. со сменой известково-детритусового грунта на глинистый.

Верхняя часть алайского яруса всюду в Южной Фергане сложена карбонатными породами, и только в ее юго-западном углу она содержит значительную примесь глины. В обджувозском разрезе в средней части слоя мергеля проходит устричник 0,60 м мощности, с известково-глинистым цементом. Устричник образован тесно расположенными крупными,

¹ См. доклад Р. Ф. Геккера (1953).

в большинстве! двустворчатыми раковинами устриц, попадаются также мелкие створки; ориентировка раковин различная.

Крупные раковины этих устриц (табл. VI, фиг. 1 и 2) не похожи на обычные раковины *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis*, а скорее напоминают раковины *Fatina*. Раковины достигают значительных размеров — в высоту до 16 см, многие отличаются сравнительно малой длиной, массивны, обладают приподнятыми боковыми краями и округленно-треугольными очертаниями молодых стадий роста раковин, которые могут быть восстановлены на основании линий нарастания. Верхние створки у этих устриц уплощены и тем самым сходны с верхними створками *Fatina*. Однако примакушечная часть верхних створок у обджувозских устриц неизменно выпуклая, и на этом основании они должны быть отнесены не к роду *Fatina*, а к подроду *Turkostrea*, как и следует для устриц этой генетической группы в алайском ярусе.

Устричный слой покрывается слоем мергеля в 0,20 м мощности с меньшим количеством глины и с такими же устрицами, однако в небольшом количестве, и с фосфатизированными ядрами равномускульных пелеципод и гастропод (*Cardita*, *Ampullaria* и др.). Выше следует глинистый мергель темно-зеленого цвета. Еще выше по разрезу алайского яруса, в основании ближайшего, также мергельного слоя, мы снова наблюдаем устриц, но они обладают здесь о б ы ч н о й для *O. (Turkostrea) turkestanensis* формой — более округленными очертаниями и небольшой предельной высотой.

Эти своеобразные обджувозские устрицы, по ряду особенностей похожие на фатин, возникли в позднеалайское время на окраине Ферганского залива потому, что здесь раньше, чем в других местах, более плотный, карбонатный грунт сменился более вязким глинисто-карбонатным. Таким образом, произошло то, что, по нашему мнению, послужило толчком к преобразованию *Turkostrea* в *Fatina* повсеместно в Ферганском заливе на границе алайского и туркестанского веков. Следовательно, обджувозские *Turkostrea* подкрепляют наш взгляд на причину такого преобразования.

Карбонатно-глинистое дно, на котором могли появиться устрицы типа обджувозских, занимало в позднеалайское время небольшие участки. Рядом с ними и на большей части площади залива дно было известково-детритовым, обычным для поселений позднеалайских устриц. Они здесь сохраняли форму раковины, характерную для *O. (Turkostrea) turkestanensis*. Когда же повсеместно началось отложение глинистых осадков и изменилась плотность субстрата — произошло изменение формы раковин у всех устриц, чем и определился переход от *Turkostrea* к *Fatina*. Изменения морфологии раковины, свойственные обджувозским туркостреям, наверно представляют временные изменения типа экологических, не закрепившиеся у их потомков. В то же самое время изменения, произошедшие у *O. (Turkostrea) turkestanensis* Rom. на границе алайского и туркестанского веков, закрепились у их потомства, и возврат к морфологическим формам типа *O. (T.) turkestanensis* в этом генетическом ряду никогда больше не происходил.

Ознакомление с устрицами из южнотаджикского палеогена дало нам на очень интересном материале дополнительные подтверждения правильности нашего предположения о причине перехода *Turkostrea* в *Fatina*. Во-первых, здесь в разрезе Туткаула геологом К. В. Бабковым в слое мергеля, лежащем на 30 м ниже кровли алайского яруса, была найдена крупная «фатиноподобная» устрица с вогнутой верхней створкой. Совместный осмотр обнажения показал, что непосредственно выше и ниже по разрезу, в устричных банках, где устрицы селились на плотном субстрате, раковины *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. не обнаруживают никаких отклонений от обычной формы. Таким образом, форма, найденная К. В. Бабковым, также представляет *Turkostrea*, претерпевшую изменения в связи с обитанием на илистом дне; при этом

здесь изменение зашло дальше, чем у обдужовозских устриц — верхняя створка у этой устрицы полностью прогнулась¹.

Перейдем ко второму примеру из Таджикской депрессии. Из ее западной части О. С. Вяловым были описаны одна новая, по сравнению с Ферганой, разновидность *O. (Turkostrea) turkestanensis* Rom. и два новых вида *Turkostrea*, среди них *O. (T.) afghanica* Vial. Таким образом оказалось, что фауна *Turkostrea* Южного Таджикистана заметно отличается от ферганской. Новая разновидность *O. (Turkostrea) turkestanensis* Rom. var. *baissunensis* Böhm, описанная Бэмом (Böhm, 1899) как самостоятельный вид, отличается, по Вялову (1948 б, стр. 58 и 59), от типичных представителей вида большей относительной высотой раковины, правильными (почти яйцевидными) очертаниями, значительно меньшей выпуклостью нижней створки, более слабым развитием необособленной макушки и другими признаками. Отличается и скульптура: у байсунской разновидности имеются многочисленные, сравнительно узкие резкие ребра, слабо расширяющиеся к нижнему краю, и эти ребра проходят через всю раковину; у типичных же представителей *O. (T.) turkestanensis* ребра нерезкие, в сечении более округлые и часто не прослеживающиеся по всей поверхности раковины — ребристость выражена в примакушечной части, а далее затухает (там же, стр. 53).

О. С. Вялов отметил, что байсунская разновидность является связующим звеном между типичной *O. (T.) turkestanensis* и *O. (T.) afghanica* Vial., у которой, по сравнению *O. (T.) turkestanensis* var. *baissunensis*, очертания приближаются к округлым, выпуклость меньше и более равномерна, макушка менее развита и менее загнута, а ребра более многочисленны и тонки. Типичные *O. (T.) turkestanensis* Rom. отличаются, по О. С. Вялову (там же, стр. 61), от *O. (T.) afghanica* Vial. своей значительной выпуклостью, суженностью примакушечной части раковины и сильным развитием, а также грифонидным характером макушки.

Проведенное нами сравнение раковин из имеющихся в нашем распоряжении коллекций и по изображениям (Вялов, 1948б, табл. XXII—XXV) трех названных представителей подрода *Turkostrea* показывает, что формы, отнесенные О. С. Вяловым к *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *baissunensis* по морфологическим особенностям раковины (округлые очертания, слабое развитие макушки, ребристость, проходящая по всей поверхности нижней створки, узость и многочисленность ребер) стоят ближе к виду *O. (T.) afghanica* Vial., чем к виду *O. (T.) turkestanensis* Rom.

В этой связи можно рассмотреть, на основании литературных данных и наших материалов, ареалы распространения этих трех форм.

O. (Turkostrea) afghanica Vial. и *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *baissunensis* Böhm распространены в западной и юго-западной частях Таджикской депрессии и в Северном Афганистане; кроме того, *O. (T.) turkestanensis* var. *baissunensis* известна также в Ташкентском районе (ст. Джилга) и в Чимкентском Кара-Тау. Однако обе эти формы, несмотря на хорошую изученность фауны, не обнаружены в Фергане, где массовое развитие имеет типичная *O. (Turkostrea) turkestanensis* Rom. Эта форма распространена также в Ташкентском районе и в Алайском и Заалайском хребтах. В Таджикской депрессии она явно тяготеет к ее северо-восточной части и восточной половине (рис. 27).

¹ См. дополнение А. И. Осиповой к докладу Р. Ф. Геккера (1953). В опубликованном в 1957 г. докладе О. С. Вялова и В. И. Солуна на 1-й сессии Всесоюзного палеонтологического общества на тему «Зарождение туркестанских *Fatima* в алайском ярусе» кратко сообщается о сходной находке, сделанной В. И. Солуном в одном устричнике в алайском ярусе Таджикской депрессии, лежащем на 75 м ниже кровли яруса. Здесь, по словам авторов, были найдены раковины *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom., неотличимые от *Fatima esterházyi* (Páv.), и постепенные переходы между ними.

Как общность ареалов распространения *O. (Turkostrea) afghanica* Vial. и *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *baissunensis* Böhm, так и отмеченное выше их большое морфологическое сходство, а также указываемые О. С. Вяловым весьма постепенные переходы между ними (1948б, стр. 61—62), свидетельствуют о большой близости этих двух форм. На наш взгляд, их необходимо объединить в один вид. Так как *O. (Turkostrea) turkestanensis* Rom. var. *baissunensis* Böhm была первоначально описана Бэмом (1899)

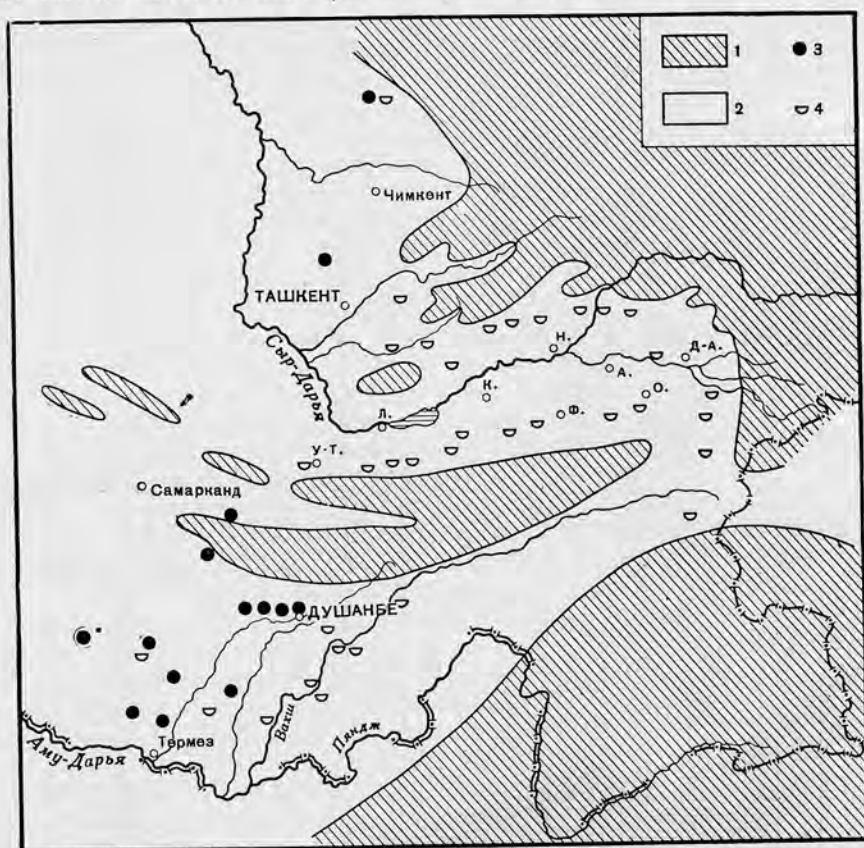


Рис. 27. Распространение *Ostrea (Turkostrea) baissunensis* Böhm и *O. (T.) turkestanensis* Rom. в морях Средней Азии в алайском веке.

1 — суша; 2 — море; 3 — *Ostrea (Turkostrea) baissunensis*; 4 — *O. (T.) turkestanensis*

под названием *Ostrea baissunensis*, а *Ostrea (Turkostrea) afghanica* была описана О. С. Вяловым позже (1938), этот вид должен носить название *Ostrea (Turkostrea) baissunensis* Böhm (табл. XIII, фиг. 6). Таким образом, мы восстанавливаем вид устриц Бэма.

При осмотре А. И. Осиповой в 1952 г. палеонтологических коллекций, хранившихся в Термезе в тресте «Термезнефть», в них были обнаружены устрицы, собранные Н. Ю. Черняк в алайском и туркестанском ярусах хребта Баба-Таг в сая Кош-Чека. В известняках алайского яруса устрицы представлены *O. (Turkostrea) baissunensis* Böhm (в нашем понимании, три образца); в устричниках же из глинистой толщи туркестанского яруса найдены небольшие гладкие *Liostrea (Kokanostrea) kokanensis* (Sok.) и ребристые устрицы, определенные О. С. Вяловым в коллекции как *Fatina böhmi* Vial.

Если внимательно присмотреться к этим фатиноподобным формам, (табл. XIII, фиг. 7), можно увидеть у них ряд признаков, указывающих на их родство с жившими в этой части морского бассейна в алайский век *O. (Turkostrea) baissunensis* Böhm. Эти устрицы унаследовали от *O. (T.) baissunensis* следующие характерные морфологические особенности: слабую

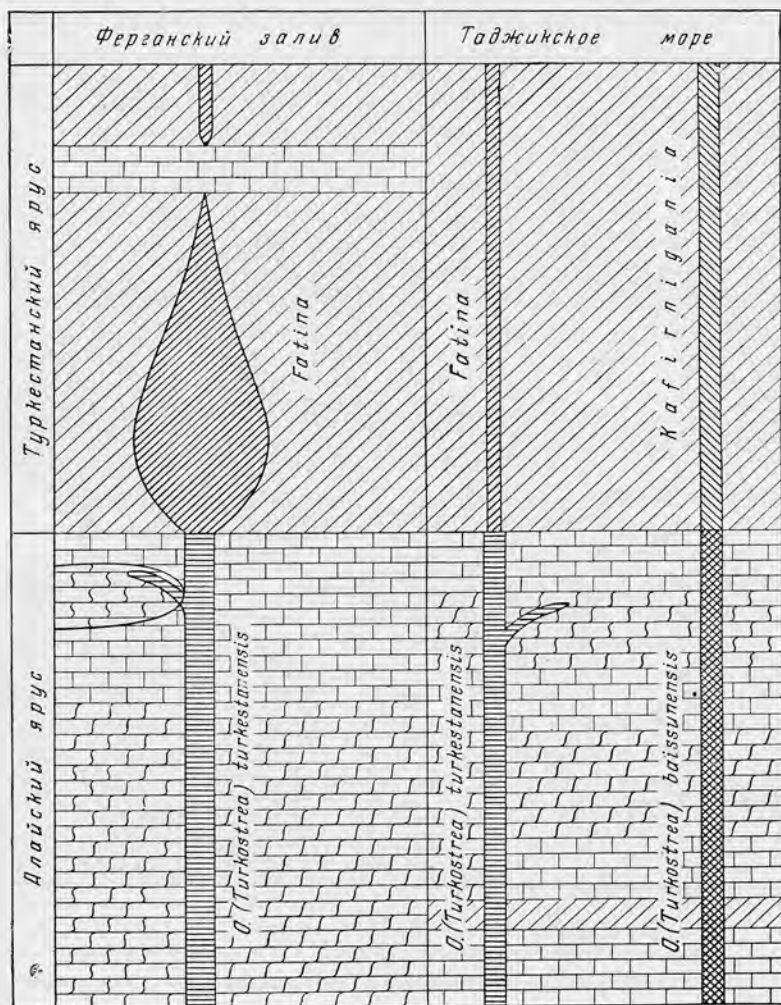


Рис. 28. Развитие одной генетической линии устриц в Ферганском заливе и двух линий в Таджикском море

развитость макушки и тонкую резкую ребристость; выпуклость нижней створки, меньшую чем у *Fatina böhmi*, которая была потомком *O. (Turkostrea) turkestanensis*; верхняя же створка у этих устриц, как у всех фатин, не выпуклая, а вогнутая.

Изложенное показывает, что изменения, происходившие в среднеазиатском палеогеновом бассейне в туркестанский век (см. стр. 109), привели к тому, что различные виды *Turkostrea*, населявшие разные части Таджикского бассейна и Ферганского залива, претерпели — параллельно — сходные изменения: их раковины стали более развернутыми, более крылатыми и верхние створки прогнулись; в то же самое время другие особенности, такие, как форма макушки и ребристость, у них сохранились.

Таким образом, если алайская *O. (Turkostrea) turkestanensis*, изменяясь, дала в начале туркестанского века форму *Fatina böhmí*, отнесенную к новому роду, то *O. (Turkostrea) baissunensis*, принадлежавшая к другой ветви устриц и существовавшая в западной половине Таджикского бассейна, также дала новый род. Он не может носить название *Fatina*, и мы предлагаем для него название *Kafirnigania*, а установленному же нами виду кафирнигании даем название *Kafirnigania orientalis* n. sp.

Необходимо отметить, что представители *Kafirnigania* даже в конце туркестанского века сохраняли хорошо выраженную ребристость на всей поверхности нижней створки. Примером могут служить экземпляры, найденные нами в Туткауле в самых верхних слоях туркестанского яруса. Этим, наравне с другими признаками, они отличаются от представителей рода *Fatina*, которые, как было прослежено в Фергане, к этому времени почти утратили ребристость и формы, существовавшие в поздне-туркестанское время, сохранили ребра лишь в примакушечной части (табл. XII). В отложениях туркестанского яруса Таджикской депрессии имеются такие же *Fatina*, причем формы с гладкими раковинами находятс я иногда уже в средней части яруса.

Таким образом, изучение устриц из двух смежных ярусов — алайского и туркестанского — в Фергане и Южном Таджикистане выявило существование и развитие в морях этого времени не одной, а двух генетических линий устриц, по-видимому, имеющих общие корни.

На рис. 28 дан схематический рисунок развития туркострей, фатин и кафирниганий в Ферганском заливе и в Таджикском море.

Еще раз подчеркнем, что преобразование *O. (Turkostrea) turkestanensis* в *Fatina* и *O. (Turkostrea) baissunensis* в *Kafirnigania* произошло одновременно. С другой стороны, это преобразование одновременно захватило всю популяцию первой ветви устриц. То же самое мы можем предположить и для второй ветви. Таким образом, мы не наблюдаем появления сперва малочисленных новых форм устриц и постепенное вытеснение ими, в борьбе за существование, старых. Это обстоятельство позволяет нам высказаться в том смысле, что отмеченные изменения в устричных ветвях в значительной степени зависели от прямого воздействия менявшихся условий жизни на организм устриц. Действовавший на последний фактор условий жизни — субстрат и его особенности — был очень сильным. Замечательна также и тот факт, что вспышка изменчивости раковины наблюдалась в стволе фатин не в момент их возникновения, а позже (см. стр. 127).

Палеонтологу очень трудно выяснить причины формо- и видообразования, еще труднее — понять механизм этих процессов, но палеонтолог должен ставить перед собой эти вопросы и пытаться найти на них ответы. Если мы обратимся к работам по устричным рядам зарубежных авторов, то наиболее интересные данные мы найдем у Стензела. В его работах о мексиканском эоценовом ряде устриц можно найти краткие сведения об условиях их жизни, об изменениях этих условий, а также о комплексах форм, в которые устрицы входили. Эти сведения основаны на наблюдениях автора и на них же основаны его соображения относительно причин эволюционных изменений устриц мексиканского ряда. Данные эти следующие.

В своей первой работе, устанавливая устричный ряд и давая сравнительную характеристику раковин составляющих его видов, этот автор (Stenzel, 1945) пишет о том, что представители рода *Cubitostrea* были обитателями моря¹, соленость которого в местах обитания устриц лишь в ма-

¹ Этот вывод Стензел делает не только на основании мексиканских палеогеновых *Cubitostrea*, но также и других. Первые же встречаются вместе с колонизальными и одиночными кораллами и морскими ежами; в состав образованных ими устричников входят другие виды беспозвоночных, в том числе описанные Стензелем (1934) два новых вида *Callianassa* и три вида крабов.

лой степени и только временами могла отклоняться от нормальной морской. Стензел отмечает, что последний член ряда — *Cubitostrea sellaeformis* Conrad — представлен в некоторых местах исключительно мелкими, молодыми особями и что это является следствием неблагоприятных условий жизни здесь устриц и их преждевременной смерти. Точно так же он указывает на то, что второй член ряда, *Cubitostrea lisbonensis* Harris, обладавший в нормальных условиях жизни толстой тяжелой ребристой раковиной, у которой промежутки между ребрами имеют одинаковую ширину с ребрами, образует на востоке местную расу или экологическую форму. У последней раковина тоньше, обладает менее правильной формой, а ребра у нее уже межреберных пространств, тоньше и выше. Обе формы устриц *C. lisbonensis* одновозрастны, вместе никогда не встречаются; слои с одной формой переходят на площади в слои с другой. Толстораковинная форма этого вида обитала в условиях мелких и очень неспокойных морских вод, на что указывают отложения трансгрессивной фазы моря, с валунами, окатанными, сглаженными и иссверленными раковинами моллюсков и крупными зернами глауконита. Особенности строения раковин этих *C. lisbonensis* Стензел считает приспособительными к таким условиям. В то же время тонкораковинные *C. lisbonensis* заключены в тиховодные тонкослоистые глинистые осадки с мелкими зернами глауконита, заключающие также тонкораковинных пектенов и ломких мшанок; кораллы, морские ежи и крабы в этих слоях представлены только немногими видами, сами устрицы — преимущественно молодыми особями. Отсюда Стензел делает вывод, что в этих местах условия жизни для устриц были неблагоприятными из-за солености вод ниже нормальной. В солоноватоводных лагунах Мексиканского залива, по Стензелу, кубитостреи не жили. Наоборот, в настоящее время американская устрица *Ostrea virginica* живет в бухтах этого залива, с соленостью вод от 10 до 30‰, где она образует устричные рифы (Hedgpeth, 1953). Общий вывод Стензела таков: мексиканские кубитостреи процветали в мелких морских водах в верхней зоне действия морских волн — перед барьерами, отделявшими третий Мексиканский залив от его лагун.

С этим выводом Стензела можно согласиться; что же касается тонкораковинных *Cubitostrea lisbonensis*, то особенности морфологии их раковин были обусловлены скорее всего не жизнью в водах пониженной солености, а обитанием на мягких грунтах в условиях слабоподвижных вод.

В заключении своей статьи 1949 г. Стензел высказывает соображения относительно возможного происхождения и причин изменений в строении раковин мексиканских кубитострей. При этом он подчеркивает, что его высказывания могут иметь только умозрительный (speculative) характер. Стензел рассматривает эволюцию эоценовых устриц Мексиканского залива как пример превращения одного вида в другой, совершившегося вследствие внутривидовой борьбы, без участия географической, экологической или приспособительной изоляции. В этом он следует положениям Ю. Хаксли.

В противоположность взглядам Стензела, рассмотренный нами материал по развитию среднеазиатского генетического ряда устриц *Turkostrea* — *Fatima* дает, как мы это показали, возможность уверенно говорить о том, что главные изменения в морфологии устриц были следствием не внутривидовой борьбы, а явились результатом сильного изменения определенных условий обитания (в первую очередь — характера субстрата), повлекших за собой изменение всей популяции устриц. Очень возможно, что основным фактором развития мексиканской ветви кубитострей был тот же самый фактор.

Многие вопросы, ставшие перед нами при изучении ферганских устриц, раньше стояли перед зарубежными палеонтологами, также имевшими в своем распоряжении массовый устричный материал, последовательно собранный на различных стратиграфических уровнях разрезов. Некото-

рых из этих вопросов мы уже коснулись выше, на других, тесно с ними связанных, остановимся сейчас.

В более ранней иностранной литературе мы не встретили ясных указаний на затруднения, которые стояли перед западноевропейскими исследователями при отнесении юрских и меловых устриц к тому или другому виду, или члену филогенетического ряда, если не считать попадающихся иногда обозначений открытой номенклатуры — *affinis* и *conformis*. Мы не располагаем также ясными данными, насколько здесь устрицы следуют в разрезах без перерывов; известно только, что раковины английских лейасовых устриц происходят из четырех горизонтов. Суиннертон, с ссылкой на Трумена, писал (1932), что промежуточные стратиграфические уровни могут дать переходный материал. Наоборот, Джордж (George, 1933) писал, что развитие устриц в ряду *Ostrea liassica* — *Gryphaea incurva* было абсолютно постепенным, так что не только разграничение двух последующих видов совершенно произвольно, но нереально и отделение *Gryphaea* от *Ostrea*. Только в самое последнее время правильность установления генетического ряда английских лейасовых устриц была подвергнута сомнению, и по этому вопросу возникла в печати дискуссия. Халлам (Hallam, 1959a) заявил, что *Liostrea irregularis* и *Gryphaea arcuata* переходами не связаны и не представляют ступеней развития единой генетической линии. Суиннертон (1959) в своем ответе обвинил Халлама в грубых ошибках, допущенных при обработке материала, и в необоснованном обвинении предшествовавших исследователей. Последним в печати выступил Халлам (1959b)¹.

Установленные различными авторами филогенетические ряды ископаемых устриц представляют пока еще редкий в науке об ископаемых беспозвоночных и очень ценный для теоретических обобщений материал. Поэтому, например, Суиннертон, принимавший участие в его разработке, использовал эти данные в двух своих президентских речах в Лондонском геологическом обществе (Swinnerton, 1939, 1940). Наш ферганский материал по своему интересу и значению не уступает западноевропейскому. Можно даже сказать, что он превосходит его, так как не только фиксирует филогенез одной из ветвей устричных, но и вскрывает причинные связи между факторами среды жизни, с одной стороны, и морфологией раковин устриц и их филогенией — с другой. Этого пока в такой степени не сделано с другими рядами устриц.

Материала, пригодного для составления протяженных филогенетических рядов беспозвоночных (за исключением некоторых других двусторчатых, а также головоногих моллюсков и фораминифер), палеонтологами описано еще немного, но его, несомненно, можно собрать в большом количестве, если поставить перед собой такую задачу. Великолепный массовый материал для прослеживания поступательного изменения формы раковины во времени и для составления кривых ее изменчивости дают, например, франские и фаменские представители рода *Cyrtospirifer* из пределов Центрального девонского поля Русской платформы. В свое время в таком эволюционном разрезе эти плеченогие были рассмотрены Б. П. Марковским, но эти ценные наблюдения остаются, к сожалению, до сего времени не опубликованными.

Рассмотренные различными авторами устричные ряды, как это подчеркивал еще Трумен (1922), имеют большое значение, так как они представляют ф а к т и ч е с к и е филогенетические ряды, составленные по массовому материалу из последовательных слоев единого разреза. Такими же достоинствами — подлинностью — обладает и наш среднеазиатский ряд, в особенности если учесть, что английский ряд был подвергнут

¹ В самое последнее время вопросы эволюции устриц рассматривали Joysey (1955) и Sylvester-Bradley (1959), выступившие с докладами на эту тему на XV-ой сессии Международного зоологического конгресса в Лондоне. Мы не имеем возможности осветить их данные в нашей работе.

резкой критике. От таких достоверных рядов отличаются предположительные филогенетические ряды, сейчас часто фигурирующие в работах палеонтологов и составляемые по находкам, нередко единичным, близких форм, которые были сделаны в различных частях вертикального разреза или происходят из далеко друг от друга отстоящих разрезов, в точности коррелирования которых нельзя быть уверенным. Относительно таких форм может быть высказана только догадка об их родственных связях.

Трумен был первым, кто в своей работе «Использование *Gryphaea* для корреляции нижнего лейаса» (Trueman, 1922) показал, что изучение последовательности появления членов филогенетического ряда *Ostrea irregularis* — *Gryphaea incurva* имеет большое значение для стратиграфии (корреляции слоев) — не меньшее, чем для тех же отложений имеют «классические» руководящие формы — аммониты. Вместе с тем этот автор, говоря об использовании для стратиграфических целей отдельных членов устричных рядов, справедливо призывал к осторожности, указывая на большую изменчивость устриц, принадлежащих к отдельным стадиям развития ряда. Следует отметить, что о том же очень наглядно говорят ряды циртоспириферов, составленные Б. П. Марковским. Отсюда следует, что выводы относительно возраста отложений необходимо основывать не на единичных экземплярах устриц, относящихся к какой-нибудь стадии развития их ветви, а на их совокупности.

Установление нашего среднеазиатского генетического ряда устриц и знание, к каким стратиграфическим уровням приурочены его звенья, несомненно, может помочь в разрешении неувязок в стратиграфии как близлежащих, так и удаленных друг от друга разрезов. И такой случай как раз сейчас и представляется.

Известно, что *Fatina esterházyi* (Páv.), кроме Средней Азии и Ирана, встречается также в Европе — в Трансильвании. Приписывая раннеэоценовый возраст среднеазиатским слоям с этой устрицей, А. Кох в 1896 г. румынское местонахождение этой формы считал среднеэоценовым: он заключал о миграции этих устриц с востока на запад. В работе Д. В. Соколова (1910) мы также находим утверждение, что *Gryphaea esterházyi* имеет азиатское происхождение, что даже в ближнем Иране нет типичной *Gryphaea romanowskii* — формы, обычной для ферганского палеогена, и что как здесь, так и в далекой Трансильвании, известна лишь типичная *G. esterházyi*. В последнее время специальное исследование стратиграфии и фауны палеогена Трансильванского бассейна было проведено румынским палеонтологом Н. Месарошем в качестве аспирантской работы при Ленинградском государственном университете, под руководством И. А. Коробкова. Месарош (1954; Mészáros, 1957) отнес горизонт с *Fatina esterházyi* Páv. (Ес₂ его схемы) в Румынии к третьему, считая снизу, горизонту (из восьми горизонтов) лютетского яруса, т. е. среднего эоцена (таким образом, горизонт Ес₂ оказался в нижней трети среднего эоцена). Однако О. С. Вялов (1945в), также относя туркестанский ярус (с *Fatina esterházyi*) палеогена Средней Азии к среднему эоцену (его верхам), приравнивал его к ледскому ярусу, с которого в схеме Месароша начинается уже верхний эоцен.

Таким образом, получилась явная стратиграфическая неувязка: слои с *Fatina esterházyi* в Европе в общей стратиграфической схеме представлены ни же слоев с этой устрицей в Средней Азии, чего никак не может быть. Так как не может подлежать никакому сомнению, что *Fatina esterházyi* возникла в Средней Азии и отсюда распространилась в Европу, слои с этим видом в обоих районах должны быть строго одновозрастными или же слои в Румынии могут иметь несколько более молодой возраст. Первостепенное значение устриц для стратиграфии палеогена Средней Азии было совершенно правильно оценено изучившим их О. С. Вяловым; наши исследования могли выводы О. С. Вялова только подтвердить и их

еще более детализировать. Редкие находки единичных экземпляров устриц «не на своем месте» (см. стр. 111, 112), хорошо объяснимые сильным воздействием среды на весьма пластичные раковины этих двустворок, не нарушают это правило. Поэтому с имеющимся в работе А. М. Габрильяна (1957, стр. 142) указанием на то, что нахождение одних и тех же устриц *O. (Turkostrea) turkestanensis* Rom. в известняках алайского яруса в Северной Фергане, Абшире, Наукате, а также в более древних слоях — в разрезах Исфары, Соха и других — «служит примером, иллюстрирующим относительную инертность фауны по отношению к изменениям физико-географических условий седиментации», и что «поэтому ритмостратиграфический анализ в данном случае позволил произвести более дробную стратификацию, чем та, которая базировалась на составе макрофауны» — согласиться нельзя. Нами было выяснено, что раковина *O. (Turkostrea) turkestanensis* на протяжении алайского века менялась (см. стр. 134); поэтому отдельные члены этого генетического ряда устриц могли бы быть использованы для стратиграфических целей.

Геологам никак не следует ставить под сомнение стратиграфическое значение фауны, тем более не следует основывать свои выводы единственно на ритмичности в отложении осадков, к тому же не всегда ясно проявляющейся. Учет всего комплекса фауны и его изменений во времени в связи с изменениями условий обитания дал нам возможность выделить в алайском ярусе более дробные стратиграфические единицы и правильное сопоставить отдельные разрезы, чем это было сделано А. М. Габрильяном на основе только ритмостратиграфии (Осипова, 1955).

Как известно, первоначально устричные ряды некоторыми западноевропейскими учеными рассматривались как наглядные примеры ортогенеза. Такой вывод делали, во-первых, на том основании, что грифеи возникали из острей в мезозое многократно: в этом видели проявление определенной тенденции (trend) в их развитии. Во-вторых, таким же изначально направленным, ортогенетическим развитием объяснялось то обстоятельство, что у конечного члена ряда *Ostrea irregularis* — *Gryphaea incurva* макушка левой створки грифея, будучи прижата к поверхности правой створки, препятствовала открыванию раковины, что должно было привести к гибели особи и вымиранию вида.

Другие, более поздние авторы, как Дебир, видели в этом явлении случай переразвития (гипертелии) в сочетании с ускорением развития (акцелерацией). Однако в дальнейшем этому явлению было дано иное, приемлемое с материалистических позиций объяснение. К авторам, высказавшим такие взгляды, относятся Уэстол (Westoll, 1950) и Симпсон (1948; Simpson, 1953a).

Объяснив поступательное закручивание левой створки раковины особенностями ее роста, а именно связанными между собой уменьшением на стадии *Ostrea irregularis* размеров площадки прирастания, увеличением угла подъема макушечной области и прогрессивным утолщением створки, одновременно с увеличением ее размеров, эти авторы обратили внимание на то, что трудность с раскрытием раковины могла возникнуть только у очень крупных, т. е. у старых особей. А такие экземпляры могли уже перестать размножаться. В то же время они должны были потреблять много пищи, что для других членов популяции было невыгодно. Отсюда эти авторы сделали вывод, что гибель таких экземпляров устриц, вследствие трудностей открывания раковин, не могла пагубно отразиться на существовании популяции и вида.

По мнению указанных авторов, оба основных направления развития этих устриц — увеличение размеров и закручивание макушки — были адаптивны и находились под контролем естественного отбора: первая особенность благоприятствовала добыче пищи, а закручивание макушки поднимало открывающийся край раковины над субстратом. Поэтому, по

мнению Симпсона (Simpson, 1953a), вызывавшие столько толков изменения, происходившие в морфологии раковин устриц в устричных рядах, ничего таинственного в себе не заключают.

Отмеченное выше сходное развитие генетической ветви *Turkostrea* — *Fatina* и других генетических рядов устриц, известных из юрских отложений Европы и из мела и палеогена Северной Америки, не может, конечно, рассматриваться как предопределенно направленное ортогенетическое развитие. Оно объясняется тем, что в изученных рядах превращение острей в грифей или в грифееподобных или иного, отличного облика устриц, шло по линии перехода прираставших форм к формам, свободно лежавшим на дне моря.

Многочисленное возникновение грифей из острей в процессе исторического развития мы можем рассматривать как примеры освоения остреями новых экологических ниш — мягких грунтов, на которых не могли обитать прирастающие формы и формы с выпуклой или короткой нижней створкой раковины.

О развитии рода *Fatina*

Таким образом, мы установили существование генетической связи между алайской *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom. и туркестанскими *Fatina* и выяснили причину возникновения этого рода. Сейчас ближе познакомимся с многообразием имеющих хождение в литературе форм *Fatina*. Их множество побуждает нас рассмотреть вопрос о правомочности этих форм и их родственные отношения.

Более ранние авторы высказывали по этому вопросу следующие соображения. Д. В. Соколов писал (1910), что *Gryphaea romanowskii* и *G. esterházyi* связаны между собой переходами, вследствие чего они должны рассматриваться как один вид. Однако он все же сохранил оба видовых названия на том основании, что эти две формы совместно не встречаются, а характеризуют несколько различные стратиграфические уровни. З. Ф. Гориздро (1915) также считала, что *Gryphaea romanowskii* и *G. esterházyi* связаны между собой совершенно постепенными переходами; поэтому она рассматривала первую форму лишь как разновидность второй. Кроме того, Гориздро выделила еще разновидность *G. esterházyi* var. *Belders-Saiensis* (= *beldersaiensis*). С. Н. Михайловский (1914), описавший устриц из Бухары, считал оба вида (*G. romanowskii* и *G. esterházyi*) за самостоятельные, а за вид, наиболее близкий первому из них, принимал алайскую *Ostrea strictiplicata* Raul. et Delb. [т. е. *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom].

Из иностранных авторов Бэм (1902) также признавал *Gryphaea romanowskii* и *G. esterházyi* за самостоятельные виды. Мнение Ки (Kieh, 1930) представляет дальнейшее развитие взглядов Михайловского: признав *G. esterházyi* за грифею, он отнес *G. romanowskii* Böhm к роду *Ostrea* и включил это название в синонимику *Ostrea multicostata* Desh. var. *strictiplicata* Raul. et Delb. [т. е. *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis*]. Таким образом, Ки не только сблизил, но даже отождествил различные разновозрастные формы *Gryphaea* и *Ostrea*, что было им сделано явно неправильно. Бэм в более поздней своей работе (1933) высказал аналогичное мнение: существует самостоятельный вид рода *Ostrea*, а именно *Ostrea romanowskii*, и вид *Gryphaea esterházyi*; последний он рассматривал как тип группы устриц *Sokolowia*, которую он установил в этой работе. Существование родственной связи между обеими указанными формами Бэм отрицал.

При рассмотрении *Gryphaea* (*Fatina*) возникал, естественно, вопрос об одно- или разновозрастности на протяжении туркестанского века различных форм этого рода.

В литературе представлены различные мнения по вопросу о строгой одновозрастности *G. romanowskii* и *G. esterházyi*.

Так, Д. В. Соколов (1910), считавший *G. romanowskii* и *G. esterházyi* за разновозрастные родственные, но различные виды, с определенностью отмечал, что *G. romanowskii* является несколько более древней, что вместе с ней встречаются формы, от нее несколько уклоняющиеся, но что выше по разрезу присутствует лишь типичная *G. esterházyi* при отсутствии типичной *G. romanowskii*.

З. Ф. Гориздро (1915), располагавшая большим материалом из Приташкентского района и других частей Средней Азии, а также сборами из Ирана и Трансильвании, не была согласна с мнением Д. В. Соколова относительно разновозрастности этих форм. Согласно З. Ф. Гориздро, в Приташкентском районе, откуда происходили ее личные сборы, а также и в других местах Средней Азии представители *G. romanowskii* и *G. esterházyi* встречаются совместно, в одном слое; помимо того, *G. esterházyi* известна ниже характерных *G. romanowskii*.

Этот обзор показывает, что разными авторами высказывались самые различные взгляды на родственные связи между различными формами туркестанских *Fatina* — от признания одной из них разновидностью другой и до отнесения их к разным родам. Точно так же и по вопросу об одной и разновозрастности отдельных форм фатин мнения (Соколова и Гориздро) были противоположными. Рассматривая мнения иностранных авторов относительно систематического положения и родственных связей интересующих нас форм, мы должны учитывать, что эти авторы не располагали данными относительно их вертикального распределения и совместного нахождения: их взгляды были основаны исключительно на морфологии раковин.

Рассмотрев большой, лично собранный материал по фатинам, точно привязанный к разрезу, и пересмотрев их систематику, О. С. Вялов значительно увеличил число видов и разновидностей *Fatina* на основании морфологических особенностей их раковин. Все эти формы Вялов (1938) расположил в многоугольник в следующей последовательности (рис. 29): *F. esterházyi* (Páv.) — *F. esterházyi* (Páv.) var. *buhsei* Grew. — *F. böhmi* Vial. — *F. böhmi* Vial. var. *transita* Vial. — *F. beldersaiensis* Gor. var. *transversa* Vial. — *F. beldersaiensis* (Gor.) — *F. beldersaiensis* Gor. var. *romanowskii* (Böhm) — *F. nuda* Vial. — *F. nuda* Vial. var. *isphaneica* Vial. и опять *F. esterházyi* (Páv.). От *Fatina esterházyi* (Páv.) О. С. Вялов обособил еще выходящие за пределы многоугольника три формы: *F. est.* (Páv.) var. *alpha* Vial., *F. est.* (Páv.) var. *beta* Vial. и *F. est.* (Páv.) var. *gamma* Vial., а от *F. böhmi* Vial. — еще одну разновидность: *F. est.* (Páv.) var. *rugulata* Vial.

Кроме того, О. С. Вялов отличал еще *Fatina mixta* Vial., получившуюся, как он писал, от скрещивания различных форм. На рис. 29 нами даны схематические изображения перечисленных форм фатин, за исключением *F. mixta*, и к ним добавлено изображение *Fatina böhmi* Vial. var. *transversa* Vial.; фотографические изображения некоторых из этих форм можно видеть на таблицах VII—XII.

Далее, на основании особенностей скульптуры, которой О. С. Вялов вообще придавал очень большое значение (см. стр. 96), эти формы были им сгруппированы в две секции: секцию *Sokolowia* Böhm, которая была установлена в 1933 г., и секцию *Fatina* Vial. (рис. 30). В первую секцию вошли формы с ребристой нижней створкой, каковыми являются *F. böhmi*, *F. beldersaiensis* и их разновидности; вторую секцию образовали формы с гладкой раковиной (со скульптурой лишь на макушке нижней створки), каковыми являются остальные виды — *F. esterházyi* и *F. nuda*, с их разновидностями.

Таково деление «многоугольника» рода *Fatina* на две части, даваемое О. С. Вяловым. Однако этот многоугольник форм может быть разбит на две части также и иным образом: составляющие его формы могут быть

разделены на такие, у которых высота раковины меньше длины, и на другие формы — с обратным соотношением этих величин¹. При таком делении фатин в первую группу войдут *F. esterházyi* с разновидностями *buhsei*, *alpha* и *beta*, а также *F. böhmí* с разновидностью *rugulata*; ко второй группе должны быть отнесены *F. böhmí* var. *transita* и *F. böhmí* var. *transversa*, *F. beldersaiensis* с разновидностью *romanowskii*, *F. nuda* с ее разновидностью *isphaneica* и *F. böhmí* var. *gamma*.

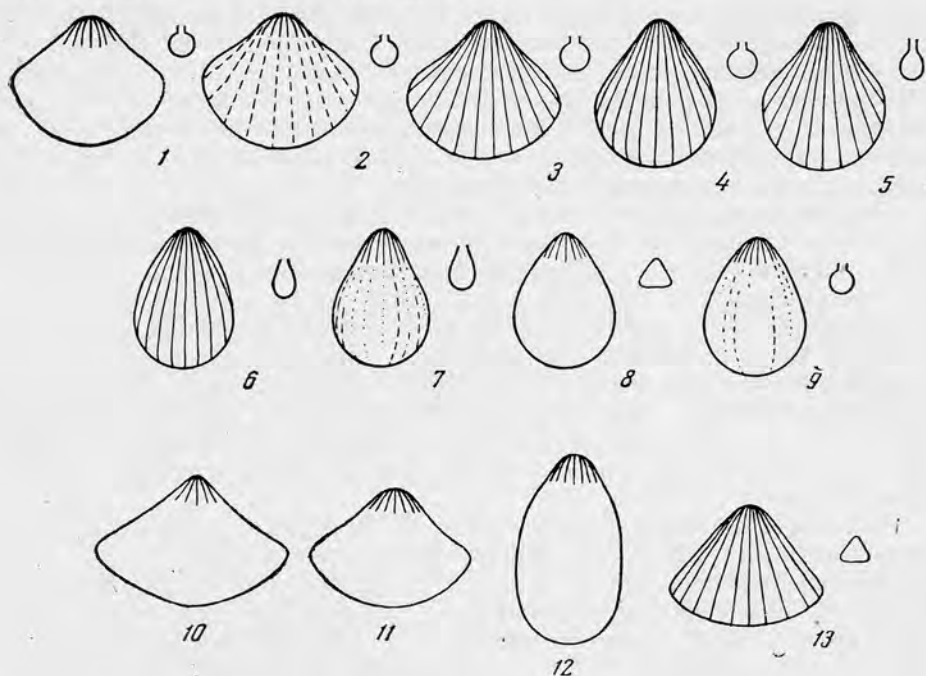


Рис. 29. Схематические рисунки различных видов и разновидностей *Fatina* (рядом с рисунком раковины дан контур внутренней полости).

1 — *Fatina esterházyi* (Páv.); 2 — *F. esterházyi* (Páv.) var. *buhsei* Grew.; 3 — *F. böhmí* Vial.; 4 — *F. böhmí* Vial. var. *transita* Vial.; 5 — *F. böhmí* Vial. var. *transversa* Vial.; 6 — *F. beldersaiensis* (Gor.); 7 — *F. beldersaiensis* (Gor.) var. *romanowskii* (Běhm); 8 — *F. nuda* Vial.; — *F. nuda* Vial. var. *isphaneica* Vial.; 10 — *F. esterházyi* (Páv.) var. *alpha* Vial.; 11 — *F. esterházyi* (Páv.) var. *beta* Vial.; 12 — *F. esterházyi* (Páv.) var. *gamma* Vial.; 13 — *F. böhmí* Vial. var. *rugulata* Vial.

Все это так. Но мы должны отдавать себе ясный отчет в том, что как бы мы не группировали формы, образующие многоугольник О. С. Вялова, ни эти группировки, ни сам многоугольник не помогут нам полностью решить вопрос о генетических связях составляющих его форм, так как замкнутая фигура многоугольника (или круга) вообще является для этих целей непригодной². При составлении многоугольника отдельные формы были в нем расставлены без учета одно- или одновременности их жизни и последовательности появления во времени, хотя этими данными автор его в значительной степени располагал. Многоугольник *Fatina* О. С. Вялова представляет чисто морфологический многоугольник — фигуру, лишенную координат пространства и времени; решать вопросы происхождения, игнорируя данные географии и, в особенности, хронологии, естественно, нельзя.

¹ Длиной раковины двусторчатого моллюска называется расстояние от ее переднего до заднего края, а высотой — расстояние от макушки до нижнего края по перпендикуляру к линии направления длины.

² Многоугольник *Fatina* не был составлен О. С. Вяловым с целью показа происхождения отдельных представителей этого рода.

При попытке разобраться в генетических отношениях фатин возникает вопрос: какой из указанных ниже двух признаков у них в этом отношении является главным — скульптура или общая форма раковины. О. С. Вялов (1940) установил, что скульптура представляет

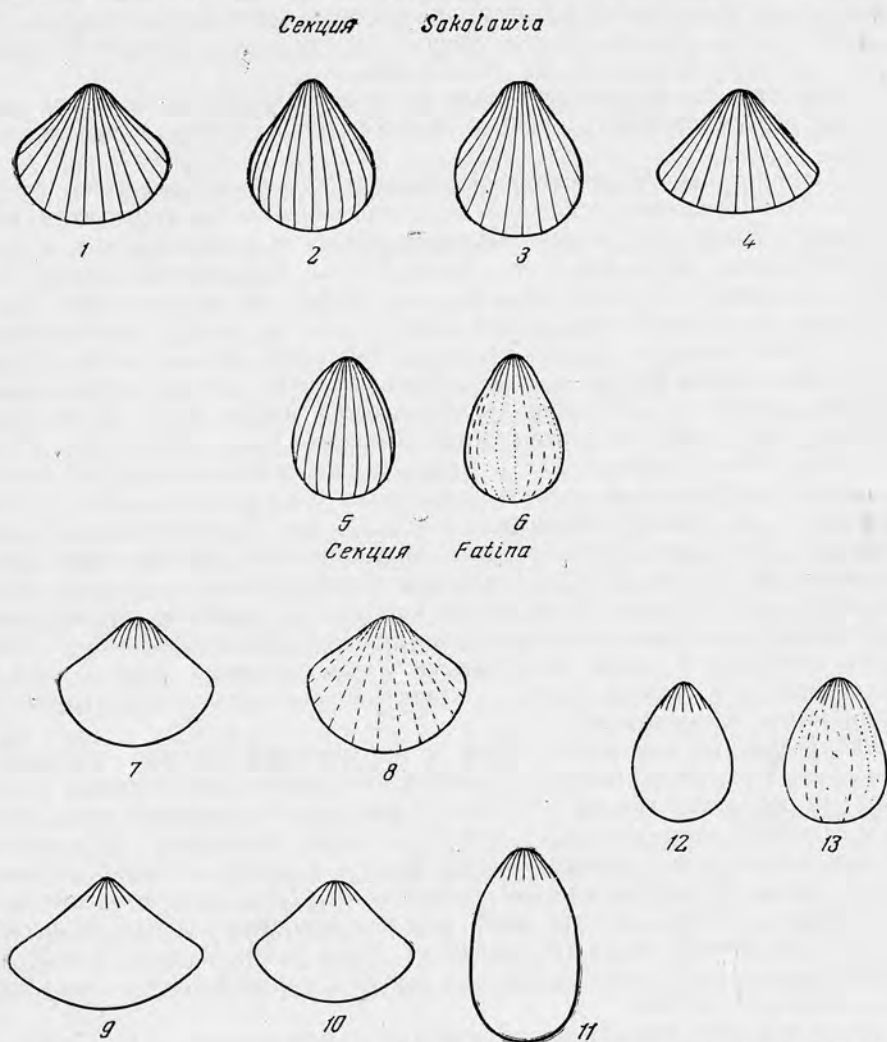


Рис. 30. Группировка видов и разновидностей *Fatina* по секциям *Sokolowia* и *Fatina*.

Секция *Sokolowia*: 1 — *Fatina böhmi* Vial.; 2 — *F. böhmi* Vial. var. *transita* Vial.; 3 — *F. böhmi* Vial. var. *transversa* Vial.; 4 — *F. böhmi* Vial. var. *rugulata* Vial.; 5 — *F. beldersaiensis* (Gor.); 6 — *F. beldersaiensis* (Gor.) var. *romanowskii* (Böhm).
Секция *Fatina*: 7 — *Fatina esterházyi* (Páv.); 8 — *F. esterházyi* (Páv.) var. *buhsei* Grew.; 9 — *F. esterházyi* (Páv.) var. *alpha* Vial.; 10 — *F. esterházyi* (Páv.) var. *beta* Vial.; 11 — *F. esterházyi* (Páv.) var. *gamma* Vial.; 12 — *F. nuda* Vial.; 13 — *F. nuda* Vial. var. *isphaneica* Vial.

у устриц важный систематический признак, однако рассматриваемый нами материал по фатинам показывает, что одно и то же ее проявление — скульптура резко выраженная, слабо выраженная или отсутствующая (за исключением макушки раковины) — наблюдается как у высоких, так и у длинных форм, а также у форм с промежуточными очертаниями. Более того, из распределения фатин по разрезу видно, что в одном и том же слое могут совместно встречаться формы с одинаковой общей морфологией раковины, но с различной скульптурой, например *Fatina ester-*

házyi и *F. böhmi*. Все это заставляет признать, что скульптура у рассматриваемых устриц представляет малонадежный генетический признак и что деление фатин на две секции — *Fatina* и *Sokolowia*, — произведенное лишь на основании скульптуры, представляет чисто формальное разделение. Однако, если рассмотреть фатин на протяжении всего туркестанского яруса снизу вверх, можно все же увидеть определенные изменения скульптуры раковин в сторону ее ослабления.

Посмотрим, что по интересующим нас вопросам дает фактический материал по распределению различных форм фатин в толще туркестанского яруса.

Уже из детального описания разрезов ферганского палеогена, составленного О. С. Вяловым, в котором послойно указаны находки фатин, можно сделать вывод, что четкой последовательности в появлении в разрезе туркестанского яруса коротких форм *Fatina* (прежних *G. romanowskii*) и длинных форм (прежних *Gryphaea esterházyi*) не наблюдается. *Fatina böhmi* var. *transversa* [которую этот автор считает за форму, наиболее близкую к *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis*; табл. VII, фиг. 1, 3 и 4], а также другая переходная форма — *F. böhmi* var. *transita* — встречаются в исфаринском разрезе в основании туркестанского яруса, но в то же время *F. böhmi* var. *transversa* в этом разрезе заходит довольно высоко. *Fatina böhmi* var. *böhmi* [которую О. С. Вялов также сравнивает с *O. (T.) turkestanensis*] в исфаринском разрезе появляется совместно с короткими формами, т. е. *Fatina beldersaiensis*, (табл. IX, фиг. 2), и длинными — *Fatina esterházyi*. При этом первое совместное нахождение перечисленных форм отмечается на высоте 13 м от основания туркестанского яруса при мощности всего яруса около 50 м; выше короткие и длинные формы также встречаются совместно, а на еще более высоких уровнях разреза короткие формы исчезают и выше встречаются лишь длинные формы. Они же характерны для самых верхов туркестанского яруса — для глинистой толщи выше горизонта *m*.

Распределение различных форм в исфаринском разрезе показывает также, что в самом основании туркестанского яруса присутствуют исключительно ребристые формы (*F. böhmi* с разновидностями *transversa*, *transita* и *rugulata*), выше по разрезу встречаются как ребристые, так и гладкие (за исключением макушечной части) формы и формы со слабо развитой скульптурой. В верхах нижней толщи глин (Trk₁), под горизонтом *m*, скульптура у *Fatina* развита слабо или вся раковина гладкая, за исключением макушечной части (*F. esterházyi* Páv.; табл. X, фиг. 1 и 2). Такой же характер скульптура раковин имеет в верхней толще глин (Trk₃; табл. XI, фиг. 2 и XII).

О таком распределении фатин в вертикальном разрезе О. С. Вялов писал в своей работе 1937 г.: «Типичная *Gryphaea esterházyi* Páv. сравнительно редко встречается в нижней (Trk₁) и средней (Trk₂) частях туркестанского яруса. Здесь (особенно в Trk₁, так как в известняках Trk₂ устриц вообще значительно меньше) резко преобладают ребристые устрицы — *Gr. beldersaiensis* Gor., *Gr. böhmi* Vial. и формы, промежуточные между этими видами» (1937, стр. 18—19). Относительно глин Trk₃ О. С. Вялов говорит, что в них, в характерном устричном прослое «находятся крупные, вполне типичные *Gr. esterházyi* Páv.; вместе с тем, никогда мне не приходилось встречать здесь не только типичных *Gr. beldersaiensis* Gor., но даже и переходных форм».

Нами была прослежена смена фатин на севере Ферганской депрессии в майлисайском разрезе (см. рис. 15). Было выяснено, что на нижних уровнях нижнего отдела туркестанского яруса (Trk₁), здесь чрезвычайно богатого устричниками, встречается много резко ребристых форм *Fatina*, но на некоторых уровнях присутствуют также более или менее гладкие раковины. Преобладают высокие формы: *Fatina böhmi* Vial и *F. beldersai-*

ensis (Gor.) Выше по разрезу, во втором мощном устричном слое (слой 16 — 2,15 м), можно встретить много крупных экземпляров — они более высоки, чем длинные, но по линиям нарастания раковин видно, что в молодости соотношения этих величин были обратные. В верхней части разреза нижних туркестанских глин, там, где глина переходит в глинистый мергель, заключающий лишь гнезда устриц, встречаются длинные *Fatina esterhazyi* и *F. böhmi* и здесь же можно увидеть переходы между ними; особенно часты длинные *F. esterhazyi* var. *alpha* (табл. XI, фиг. 1)¹. Встречаются также раковины с высотой, значительно превышающей длину (*F. esterhazyi* var. *gamma*), но линии нарастания этих раковин показывают, что в молодости и этим экземплярам были свойственны обратные отношения размеров.

Приведенные данные, отображающие смену отдельных выделенных форм фатин во времени, ясно показывают существовавшие между ними общие генетические отношения. В части изменения во времени скульптуры они показали, что в самом основании туркестанского яруса присутствуют или преобладают ребристые формы, выше по разрезу — формы ребристые, формы со слабо развитой скульптурой и гладкие. В верху же туркестанского яруса встречаются либо гладкие формы, либо формы с очень слабо развитой скульптурой — ребристых форм здесь нет. В отношении изменения во времени общей формы раковины у *Fatina* наблюдается следующая закономерность: к основанию туркестанского яруса преимущественно приурочены высокие (короткие) формы раковин *Fatina*, выше совместно встречаются как высокие, так и длинные формы, а для верхней части разреза характерны, в основном, длинные формы. Если эти данные об изменении очертаний раковин обобщить с тем, что было выяснено об изменении скульптуры, получается, что в разрезе туркестанского яруса происходит смена ребристых и высоких (коротких) форм фатин — через формы с различными очертаниями раковины и различной скульптурой — формами длинными, слабо скульптурированными или лишенными скульптуры.

Последовательность появления в разрезе отдельных форм *Fatina* не была в достаточной степени использована при разработке систематики фатин. Поэтому существующая система ферганских *Fatina*, включающая четыре вида (*Fatina esterhazyi*, *F. böhmi*, *F. beldersaiensis* и *F. nuda*) и девять разновидностей (которым так же мог придаваться систематический смысл), не может быть во всех отношениях правильной. Ее необходимо пересмотреть, заменить новой, что-то сохранив из старой; однако сделать это не легко.

Когда в отложениях геологического времени встречаются морфологически более или менее резко обособленные формы каких-нибудь животных, отнесение их к отдельным видам и подвидам затруднений не представляет; особенно легко провести классификацию форм, когда они развивались не на месте их изучения, а были пришлыми. Но когда мы находимся на месте формообразования исследуемых животных, каковым для *Fatina* являлся Ферганский залив, и притом формообразования, сопровождавшегося очень сильной изменчивостью в их строении и когда

¹ *Fatina esterhazyi* var. *alpha* Vial. имеет малую высоту по сравнению с большой длиной; связочная площадка у нее небольшая, макушка маленькая. Кроме Майли-Сая, такие же раковины наблюдались на том же стратиграфическом уровне, под горизонтом *m*, в Ортотокое. Подобные же формы иногда можно видеть и выше *m*. У нас имеется прекрасный образец такой раковины с обеими створками из разреза верхних туркестанских глин к востоку от кишлака Сулюкта. Однако по линиям нарастания этого образца видно, что особую длину эта раковина приобрела лишь в более позднее время своей жизни. Чаше в верхнетуркестанских глинах встречаются крупные раковины, более высокие, чем длинные, однако, обладавшие в начале роста равнобокими или более длинными раковинами.

мы являемся свидетелями их постепенного изменения (постепенного изменения формы раковины) во времени, в процессе эволюции, то найти критерий для четкого выделения отдельных систематических единиц чрезвычайно трудно. Трудность естественной классификации устриц усугубляется еще присущей этим животным очень сильной общей изменчивостью.

Вопросы изменчивости и связанные с ними вопросы систематики представляют, как известно, трудные вопросы естествознания. Удовлетворительно решить эти вопросы для устриц и, в частности, для ферганских палеогеновых, является делом систематиков двустворчатых моллюсков, каковыми мы не являемся. Поэтому мы воздерживаемся от создания новой системы ферганских устриц. Эта работа может быть выполнена при использовании большого коллекционного материала, детальной его фиксации в разрезе и при обязательном учете выявленных нами причин и особенностей развития единой генетической ветви устричных *Ostrea (Turk-ostrea) turkestanensis* — *Fatina*, поясненных выше и рассматриваемых ниже.

В целях изображения генетических связей форм внутри рода *Fatina*, данный О. С. Вяловым многоугольник должен быть заменен генетической линией или генетической ветвью. Эта ветвь будет короткой и, видимо, не будет иметь боковых ответвлений. Ее необходимо нарисовать широко в нижней ее половине (рис. 28, левая часть), так как фатины, возникнув из туркострей, дали в это время вспышку форм, очень разнообразных по общим очертаниям и скульптуре. В основании ветви должны быть помещены ребристые формы с высотой, превышающей длину, а в конец гладкие длинные формы *Fatina esterhazyi* Páv. Начало вспышки формообразования мы улавливаем в самом начале туркестанского времени, а ее конец — в конце времени отложения нижнетуркестанских глин. В промежуточное время существовали бок о бок самые разнообразные формы. Но что это были за формы, какова их сущность? Это — особые систематические категории, как их частично, по крайней мере, понимал О. С. Вялов, или что-либо иное?

Устричные банки палеогенового моря, на которых мы находим совместно по несколько этих форм, представляют узко локализованные биотопы, без каких-либо особых ниш, в которых могли бы проживать различные, близко родственные формы. Уже из этого одного можно сделать вывод, что мы имеем дело не с особыми видами и не с подвидами. Этот вывод косвенным образом подкрепляется тем обстоятельством, что при попытке расклассифицировать коллекционный материал по *Fatina* у О. С. Вялова получалась замкнутая фигура — многоугольник.

Но это и не местные формы устриц, о которых говорится выше при рассмотрении ныне живущих устриц (см. стр. 92). Здесь приводятся данные относительно появления у отдельных видов устриц местных форм под воздействием местных условий жизни. В отличие от того, что мы видим у фатин, эти местные формы характеризуются одними и теми же общими особенностями в морфологии раковины. Там же были также указаны случаи изменения характера дальнейшего роста раковин устриц при их перенесении в условия, отличные от первоначальных, что также находится в прямой связи с местными условиями.

Таким образом выясняется, что установленные формы *Fatina* в большой степени представляют формы проявления индивидуальной изменчивости, которые, естественно, не могут быть выделены в особые систематические единицы — подвиды и, тем более, виды. Такова также сущность выделенных вариететов *Fatina*. Отсюда получается вывод, что некоторые виды, выделенные О. С. Вяловым и другими авторами, должны быть упразднены; то же самое необходимо сделать с выделенными разновидностями фатин — их названия только усложняют вопрос и отвлекают внимание исследователей от его сущности.

Остается еще не рассмотренным вопрос о возможности отнесения рода *Fatina* к подсем. *Gryphaeinae*.

Установление О. С. Вяловым в виде основного и единственного отличительного признака грифей (подсем. *Gryphaeinae*) от острей (подсем. *Ostreinae*) формы верхней створки привело этого автора к объединению в первом из них гладких *Gryphaea* и ребристых *Fatina*, то-есть двух различных, генетически между собой не связанных родов. Такое объединение с позиций естественной систематики неправильно и оно должно быть упразднено, а род *Fatina*, дабы не создавать нового семейства для небольшой, кратковременно существовавшей ветви устриц, должен быть отнесен туда же, куда относится его предок *Turkostrea*, т. е. к сем. *Ostreinae*.

Мы полагаем, что аналогичная судьба, т. е. изменение принадлежности к более высоким систематическим категориям, постигнет также другие роды и подроды в системе устриц О. С. Вялова, и что не все установленные им роды и секции устриц (1936 г., 1948а), в особенности установленные на чужом, литературном материале, выдержат проверку времени по той причине, что эта система построена в значительной степени на формальных признаках.

Подтверждения этому уже начали появляться в литературе. Так, К. Бойрлен (Beurlen, 1958) в статье об экзогирах пишет, что данная О. С. Вяловым классификация экзогир представляет формальную, искусственную, «пульверизированную» — как он выражается — классификационную схему. Эта схема им не могла быть использована, когда он попытался классифицировать по ней материал по экзогирам из Бразилии, которым располагал («не подходил по-настоящему ни один диагноз узко понятых родов; в изучаемых формах соединялись элементы различных родов», 1958, стр. 198). Да и сам О. С. Вялов в статье 1957 г. (Вялов, и Солун, 1957) высказывает мнение, что, например, ферганские *Exogyra ferganensis* и *Exogyra galeata* не имеют генетической связи с настоящими *Exogyra* и *Amphidonta*, а что они, так же как и *Fatina* и другие формы «грифей», являются «боковым ответвлением *Ostrea* и произошли от тех вытянутых форм, лишенных экзогиридного заворота макушки, которые также присутствуют в отложениях сумсарского яруса и обозначаются как *Ostrea ex gr. longirostris* Lam.».

Установив выше происхождение и значение большой изменчивости раковин *Fatina*, необходимо подчеркнуть одно знаменательное явление, с ней связанное. Большая изменчивость проявилась у *Fatina* не при возникновении этого рода из *Turkostrea*, а, как мы это сейчас видели, позже этого момента. Если бы процесс шел так, как рисуется Дарвином для видообразования, изменчивость должна была бы особенно сильно проявиться перед переходом *Turkostrea* в *Fatina* и во время его. (Вспышка изменчивости — последующая — могла наблюдаться и позже). Из этого интересного факта приходится сделать вывод, что отсутствие большой изменчивости у представителей рассматриваемой ветви устриц на границе алайского и туркестанского веков, так же как и быстрое и полное преобразование в новые рода (*Fatina* и *Kafirnigania*) предшествовавших им популяций устриц, может служить указанием на то, как это нами уже было отмечено, что скорее всего переход от *Turkostrea* к *Fatina* произошел в результате прямого воздействия на устриц факторов внешней среды.

Детальное изучение ископаемых устриц, выполненное рядом авторов, в том числе нами, полезно в том отношении, что оно по-новому освещает возможности, стоящие перед палеонтологами, и путь, по которому они должны идти в своих исследованиях, в частности в области систематики. Суиннертон (Swinnerton, 1932, 1939) справедливо подчеркнул, что массовый материал по устрицам, послуживший для построения генетических рядов и установления закономерностей их развития, существенно

отличается от материала, которым обычно располагают палеонтологи. Чаще палеонтологи оперируют с отдельными особями, с немногочисленными экземплярами ископаемых организмов и на основании их изучения и сравнения приходят к выводам относительно их родственных связей. В случае же массового (в нашем случае — устричного) материала, собранного с последовательных уровней вертикального разреза, палеонтолог располагает целыми последовательными популяциями; такой материал значительно расширяет возможности изучения ископаемых организмов и выявления закономерностей их развития. (Массовое нахождение ископаемых устриц вполне понятно, так как эти моллюски, в отличие от многих других бентонных беспозвоночных, жили большими поселениями, образовывали банки).

Изучение ископаемых популяций устриц показало очень большую индивидуальную изменчивость особей в каждой из них. Оно показало, что в них входят как особи с преобладающими в данной популяции особенностями, так и особи (в меньшем количестве), из которых часть сходна с особями, преобладавшими в более древних популяциях, а другая часть — с преобладающими в последующих популяциях. То же самое, несомненно, наблюдается и у ныне живущих устриц.

Столь же сильную, а в иных случаях более слабо выраженную индивидуальную изменчивость приходится допускать также для других вымерших животных, по которым мы пока располагаем бедным материалом. Следовательно, как пишет Суиннертон (Swinerton, 1939), неправильной представляется обычная для палеонтологов практика производства какой-нибудь встреченной новой формы вымерших организмов обязательно от определенного «вариетета», остатки которого были встречены на более низком стратиграфическом уровне. Как это с большою ясностью показывают устрицы, такие «вариететы» скорее всего являются каким-нибудь одним из многочисленных индивидуальных отклонений вида, составлявшего целую популяцию; поэтому они ни в коем случае не могут рассматриваться именно как те формы, которые дают начало новой форме. Новые формы возникали в результате эволюционного процесса, охватывавшего всю популяцию (состоящую из скрещивавшихся форм), а не отдельных ее компонентов. Так как не может быть указан какой-нибудь экземпляр (индивид), являющийся прямым потомком другого индивида, жившего в более раннее время, Суиннертон (1932) советовал избегать употребления термина «генетический ряд» и рекомендовал заменить его названием «биологический ряд».

Подобного рода рассуждения просты и убедительны, но для палеонтологов еще не обычны, и выводы из них они делают еще далеко не всегда, как показал Д. Л. Степанов (1959) в своей статье о политипической концепции вида в палеонтологии. Суиннертон в связи с изучением устриц писал также (1939), что хотя палеонтологи преимущественно имеют дело с сообществами, их мысли держатся в рабстве о с о б я м и ископаемых животных; он советует освободиться от психоза особей и чаще думать о сообществах.

Чрезвычайно сильная изменчивость, наблюдаемая у ферганских *Falina* в известный период их существования, во многом напоминает те явления сильнейшей изменчивости, которые были прослежены Т. А. Добролюбовой (1948) в филогенетическом ряде раннекаменноугольных четырехлучевых кораллов рода *Dibunophyllum bipartitum* (McCoy) — *Caninia okensis* Stuck.

Подобно тому, как у нас в одних и тех же слоях наблюдаются раковины *Falina* самой различной формы и с различно выраженной скульптурой, так и Т. А. Добролюбова отмечает случаи, когда кораллы, полученные из одного слоя, т. е. жившие при одинаковых условиях обитания характеризуются очень сильной изменчивостью.

Т. А. Добролюбова пишет о революционном этапе филогенеза изученных ею кораллов, о быстро следовавших одна за другой переходных формах, о распавшейся, еще не закреплённой наследственности. Она отмечает, что «исчезновение центральной структуры изменило коррелятивные связи в организме животного и привело к повышению пластичности всей его организации, а следовательно, и его скелета» (стр. 159).

Как у кораллов, так и в нашем случае изменчивость наступила при значительном изменении условий обитания. На кораллах сказались, по-видимому, принос в море терригенных частиц, и в Ферганский залив палеогенового моря тоже стало поступать большое количество тонкого глинистого материала. Вследствие этого вместо плотных известково-детритовых осадков по всей площади бассейна стали отлагаться тонкие глинистые илы. Необходимость приспособиться к жизни в новой обстановке, на вязком илистом дне, и, возможно, значительное количество мути в воде, привели к изменению формы раковины, что также вызвало большую пластичность всего организма устриц, в результате которой выработался в дальнейшем тип длинной (широкой), более уплощенной, «развернутой» раковины и изменилась ее скульптура.

Таким образом, сильная изменчивость раковин фатин в отмеченный период их развития представляет результат расшатывания наследственности устриц, произошедшего под влиянием сильно изменившихся внешних условий. При прослеживании дальнейшего развития фатин мы видим, как это многообразие изменений (их форм) сокращается, так что до позднетуркестанского века доживают лишь устрицы с одной определенной совокупностью черт строения раковин. Устрицы, обладавшие этими особенностями строения, процессом естественного отбора были сохранены среди всех остальных и, также изменяясь, прожили дольше всех.

К сказанному необходимо добавить, что, помимо указанных изменений, на протяжении существования рода *Fatina* наблюдалось также общее увеличение их размеров и, следовательно, веса их раковин.

Таким образом, в рассмотренном нами филогенезе алайских и туркестанских устриц наблюдалось также то явление, которое часто отмечалось для других ископаемых организмов и, в частности, характерно для других рассмотренных устричных рядов. Так, например, устанавливая общее увеличение размеров и вместе с тем и толщины раковин устриц в эволюционном ряду мексиканских *Cubitostrea*, Стензел вместе с другими авторами принимает это явление за проявление общего эволюционного закона. Механизм этого процесса рисуется Стензелу, согласно Кастлю (Castle, 1932), в следующем виде. В больших популяциях, с широкими возможностями скрещивания в течение длительного времени, в конкуренции между особями одного и того же вида в более выгодном положении оказываются особи устриц, рано достигшие более крупных размеров. Эти особенности передаются по наследству. Они могли быть выгодны для особей вида, но в то же время могли оказаться вредными для вида в целом. Так, сильное увеличение раковины в стволе *Cubitostrea* могло привести к его вымиранию при быстром наступании тех или других изменений в среде жизни.

На подобных закономерностях изменения величины тела и раковины у моллюсков останавливался Л. Ш. Давиташвили (1936) в одной из своих статей по общим вопросам палеонтологии. Отмечая одновременное увеличение размеров всех или почти всех моллюсков в отдельных ярусах миоцена и плиоцена, этот автор видит общую причину этого явления в прямом воздействии внешних условий на организм. Ферганские *Fatina* не сопровождаются другими формами, вследствие чего у нас отсутствуют данные для аналогичных выводов. Мы можем лишь утверждать, что фатины находились в Ферганском заливе в чрезвычайно благоприятных условиях существования, что и привело к появлению и существованию

в конце развития ветви особенно крупных форм. Увеличение размеров раковин, их утолщение и, вследствие этого, обладание большим весом может вообще рассматриваться как благоприятное приобретение для устриц, свободно лежащих на морском дне в полосе сильно подвижной воды.

Отмечая увеличение размеров *Fatina* в их филогенезе, необходимо все же не упускать из вида, что нахождение исключительно крупных раковин *Fatina* в верхнетуркестанских глинах связано также с тем обстоятельством, что в особенно спокойных условиях отложения этих глин фатины находили благоприятные условия для своего роста «до предела», так как здесь их не тревожило волнение¹. Немногочисленность раковин фатин в этих глинах объясняется, видимо, тем, что личинки устриц здесь на вязком глинистом дне редко находили твердые предметы для прикрепления. Кроме того, в верхнетуркестанском горизонте фатин можно обычно встретить только в его основании, когда обстановка для их поселения была благоприятна. Вероятно, в более поздние моменты этого отрезка времени вязкость глинистого дна и отсутствие на нем обломков раковин, пригодных для прикрепления личинок устриц, препятствовали поселению здесь *Fatina*. Это предположение подтверждается тем, что в исфаринском разрезе, где *Fatina esterházyi* (Páv.) встречена также и в верхах верхнетуркестанских глин, эти слои обогащены алевролитистым материалом и раковинным детритом.

Заканчивая раздел об изменчивости и развитии ферганских устриц генетической ветви *Turkostrea* — *Fatina*, мы можем сделать следующий общий вывод.

При рассмотрении устриц, происходившего у них формообразования и их эволюционного развития, мы устанавливаем изменения, шедшие в определенных направлениях, и на их фоне рассматриваем индивидуальную изменчивость раковин устриц. Эта изменчивость проявлялась с различной силой в зависимости: 1) от амплитуды общих изменений внешних условий жизни, воздействовавших на устриц, и 2) от большего или меньшего разнообразия условий жизни особей одного и того же вида.

Изучая устриц (и любых других животных), всегда необходимо иметь в виду и общие и частные условия, притом как в статике (относительной), так и в динамике. При общих изменениях условий жизни существенна величина (амплитуда) этих изменений. Если она была значительной, но все же укладывалась в рамки жизненных возможностей животных (в нашем случае — устриц), последние изменялись, приспосабливаясь к новым условиям жизни, эволюционировали. Если же изменение условий жизни было очень значительным и заходило за пределы возможностей существования организмов, они погибали, не давая потомства. Большое значение имела, несомненно, и быстрота наступления новых условий жизни.

Наблюдения над изменениями, происходившими в раковинах *Fatina*, приводят нас еще к следующим общим соображениям.

Общая форма раковин устриц в первую очередь находит свое выражение в соотношении длины и высоты. Но от этого соотношения зависят другие особенности морфологии раковины, в том числе развитие крыльев. Так, у раковин с большой высотой (например, у *F. beldersaiensis*, *F. beldersaiensis* var. *romanowskii*, *F. nuda*) крылья отсутствуют и, нао-

¹ Делая такой вывод, полезно вспомнить наши наблюдения, сводящиеся к тому, что на вязком глинисто-алевритистом дне раннеалайского времени могли удержаться только мелкие экземпляры *Turkostrea* (см. стр. 49) и что на известково-детритистом дне Ферганского залива в позднеалайское время и в устричниках раннетуркестанского времени в большинстве захоронялись раковины не вполне взрослых экземпляров устриц (см. стр. 61).

борот, у форм с высотой меньше длины (например, *F. esterházyi*, *F. esterházyi* var. *buksei*, *F. böhmi*) крылья имеются, а у форм с высотой, лишь несколько превышающей длину (например, *F. böhmi* var. *transversa*), крылья развиты слабо. С отсутствием или присутствием крыльев связана степень симметричности развития раковины: более симметрично обычно построены бескрылые раковины, менее симметрично — крылатые, так

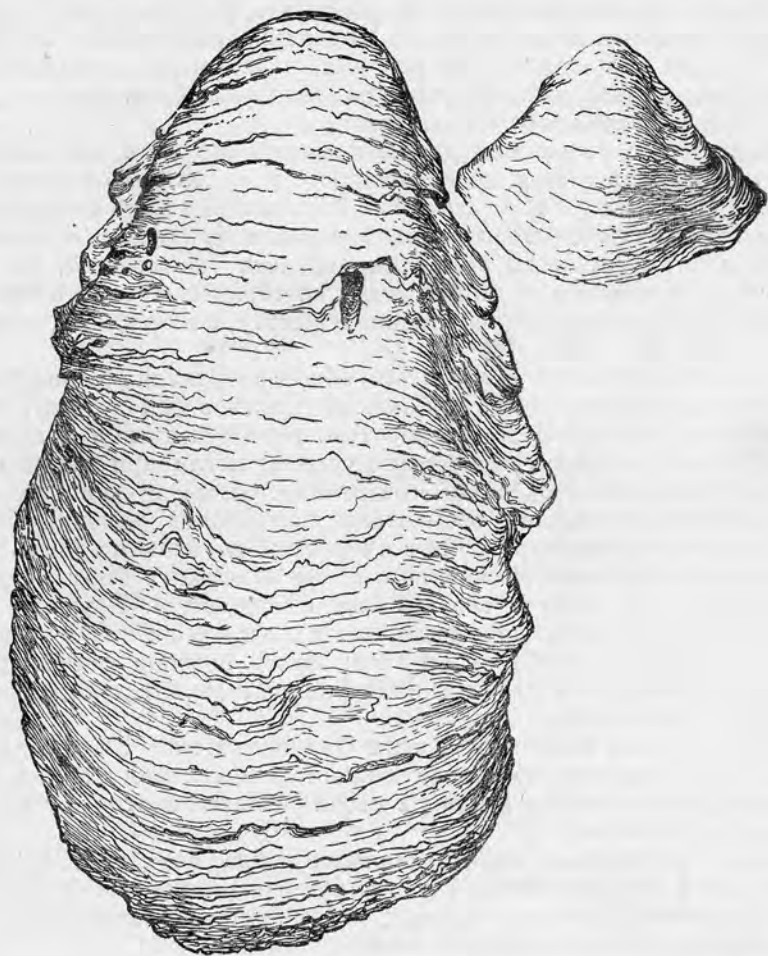


Рис. 31. Форма раковины *Fatina esterházyi* (Páv.) var. *gamma* Vial. в различные стадии ее роста. Рипштан, туркестанский ярус (Trk₃), ³/₅ нат. вел. (№ 736—68)

как у них крылья могут быть развиты неодинаково. С тем или иным соотношением высоты и длины раковины связаны также очертания внутренней полости нижней створки.

Таким образом, многие морфологические особенности раковин находятся в тесной коррелятивной связи, один признак обуславливает особенности других признаков. Это создает впечатление существования значительных различий между раковинами, а это в свою очередь побуждало исследователей фатин к выделению отдельных форм, якобы хорошо обоснованных.

Во-вторых, изучение материала показало, что у раковин взрослых и старческих экземпляров устриц необходимо обращать внимание на очер-

тания раковин (их створок) в молодости, что легко может быть сделано по линиям нарастания раковин.

Раковина далеко не всегда нарастала таким образом, что повторяла в увеличенном виде очертания молодой раковины. Обычно наблюдалось иное: последующие линии нарастания имели хотя бы несколько иные очертания, и эти очертания постепенно менялись от линии к линии. Общая форма взрослой раковины, как «сумма» этих линий нарастания, еще больше отклоняется от формы молодой раковины. Так, например, сравнивая очертания крупных раковин *Fatina* из верхнетуркестанских глин с ранними линиями нарастания этих раковин, можно видеть, что в молодости их высота могла быть меньше длины раковины или была равна ей, а затем эти соотношения делались обратными.

Иногда общие отношения длины к высоте взрослой раковины могли очень сильно измениться по сравнению с тем, что было в начале роста. Так, О. С. Вяловым у *Fatina esterházyi* Páv. описана разновидность *gamma* с исключительно короткой и высокой раковинкой. Однако отдельные линии нарастания раковины этой разновидности показывают, что такова лишь общая форма взрослой раковины, которая получилась оттого, что раковина нарастала преимущественно в высоту, а не в длину, и не развивала крыльев (рис. 31).

Все это свидетельствует о том, что общие очертания (форма) раковины представляли признак, который можно класть в основу разграничения устриц лишь с большой осторожностью: тождественные в молодости раковины (с одного стратиграфического уровня) могли при дальнейшем росте приобрести весьма различные очертания. Отмеченную коррелятивную связь между отдельными элементами морфологии раковин устриц и изменениями очертаний раковин с их ростом необходимо иметь в виду, устанавливая систематическое положение отдельных форм устриц.

В заключение следует сказать еще о следующем. Изучение устричных рядов очень наглядно показало повторение в онтогенезе устриц их филогенеза: более поздние формы устриц в этих рядах проходят в своем индивидуальном развитии отдельные стадии своего филогенеза.

Таким образом, подлинность этих филогенетических рядов доказывается двояким образом: последовательностью появления их членов в разрезе и тем, что раковины устриц в своем развитии повторяют предковые эволюционные стадии.

Данные, излагаемые перечисленными выше авторами, изучавшими конкретный материал, легший в основу построения устричных рядов, и делавшими теоретические выводы, могут считаться классическими для иллюстрирования этого биологического закона.

Мы не подвергли наш материал по ферганским устрицам специальному изучению в направлении проявления на нем биогенетического закона, поэтому остановимся лишь на некоторых наблюдениях, произведенных над ним. Уже сравнение верхних створок *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* из самых верхов алайского яруса (Al_2^3) (табл. V, фиг. 1) с верхними створками экземпляров устриц из нижней мергельно-алевроитовой толщи того же яруса (Al_1) (табл. V, фиг. 2 и 3) показывает значительные отличия между ними. У этих последних выпукла значительно большая часть верхней створки и нередко выпукла вся створка, в то время как верхние створки раковин из верхов алайского яруса обладают очень небольшим выпуклым примакушечным участком. В этом ходе изменений верхней створки во времени проявляется биогенетический закон: особенности строения предковых форм дольше всего сохраняются на начальных стадиях развития потомков. Точно так же и характерный признак большинства раннетуркестанских фатин, а именно ребристость поверхности их левой створки, у поздне-туркестанских представи-

телей рода дольше всего сохранялась на начальной стадии роста раковины.

Прекрасную иллюстрацию того же явления можно найти в работе Стензела (1949) об эоценовых устрицах Мексиканского залива. *Cubitostrea sellaeformis* (Conrad), представляющая последнее звено мексиканского эволюционного ряда устриц, обладает крупной раковиной с сильно сглаженной скульптурой. Скульптура в виде ребер, характерная для предковых форм этой устрицы, сохранилась у нее только в примакушечной области левой створки.

По-видимому, пока существует мало работ, затрагивающих вопросы рекапитуляции у двустворчатых моллюсков; число таких наблюдений, несомненно, могло бы быть значительно умножено.

О различных формах подрода *Turkostrea*

Рассматривая разнообразное развитие скульптуры на раковинах *Fatina*, необходимо помнить, что и у *Turkostrea* она также бывает выражена очень различно; в среднем она развита сильнее, чем у *Fatina*. У *Turkostrea*, так же как и у *Fatina*, скульптура проявляется наиболее резко в начальной части раковины, поэтому все небольшие раковинки *Turkostrea* резко ребристы. При дальнейшем росте скульптура может либо быть выражена отчетливо на поверхности всей раковины даже у крупных экземпляров, либо переходить в слабую зыбь, ступенькаться. Очень характерным является для *Turkostrea* чередование сильно и слабо скульптурированных зон роста. Однако раковины с очень сглаженной поверхностью у *Turkostrea*, в отличие от *Fatina*, не представляют характерного явления, а раковины со скульптурой только в макушечной области или раковины гладкие — отсутствуют.

Отмеченные различия в скульптуре раковин представителей рода *Turkostrea* О. С. Вяловым не были положены в основу выделения разновидностей *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom., как это им было сделано у *Fatina*; в данном случае этот автор не придал скульптуре большого значения.

Коротко рассмотрим установленные О. С. Вяловым разновидности вида *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom. Они следующие:

1. *O. (Turkostrea) turkestanensis* Rom. var. *borgalensis* Vial. — форма с высокой, очень узкой, сильно выпуклой, массивной нижней створкой.

2. *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *alaica* Vial. — форма с высокой, сильно выпуклой, массивной, несимметричной нижней створкой, очень узкой в верхней части и расширенной внизу.

3. *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *angustifrons* Vial. — форма с наибольшей шириной, совпадающей с боковыми выступами переднего и заднего краев, и с очень узкой, выпуклой, загнутой, резко выступающей макушкой.

4. *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *clavata* Vial. — форма с ослабленной до крайности скульптурой.

Кроме того, О. С. Вяловым приводятся еще две разновидности:

5. *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *boscensis* Astre — форма с длинным узким крыловидным отростком заднего края раковины.

6. *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *major* Locard — форма, обладающая крупными размерами.

Все эти формы требуют оценки в свете проведенного нами анализа рода *Fatina*.

Форма раковины *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom. изменчива, как и форма раковины *Fatina*. Поэтому большинство перечисленных разновидностей следует расценивать как различные индивидуальные от-

клонения вида, обладающего сильной изменчивостью. Они не заслуживали выделения и не имеют систематического значения.

Нам представляется, что, возможно, только *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. var. *alaica* и *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *borgalensis* представляют местные, экологические формы. Мы нашли, что в некоторых слоях алайского яруса в Сулюкте (западный разрез) и Тогаче преобладающей формой является *O. (T.) turkestanensis* var. *alaica* Vial.; *O. (T.) turkestanensis* var. *borgalensis* Vial. же происходит из окрестностей г. Ура-Тюбе, где имеются выходы скалистого дна и берега алайского моря (см. стр. 50); нами здесь также наблюдались экземпляры *Turkostrea* с раковинами необычного вида — вплоть до прираставших к скалам в течение всей жизни.

Ostrea (Turkostrea) turkestanensis Rom. var. *angustifrons* Vial. скорее всего представляет не заслуживающее внимание отклонение от обычной формы, так же как и гладкая *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *clavata* Vial. В последнем случае необходимо считаться с возможностью сглаживания скульптуры раковины, а оно может произойти даже при жизни моллюска. Об этом пишет, например, А. И. Разин (1934), указывая, что складчатость или сильная волнистость, присутствующая на нижней створке раковины *Ostrea laperousi*, стирается или совершенно уничтожается механическим действием волн, гальки и битой ракушки. Точно так же С. В. Максимова (1949) наблюдала у ныне живущих двустворчатых моллюсков Каспийского моря стирание (не «окатывание», как пишет этот автор) раковины у живых экземпляров, обусловленное трением раковин о грунт при ползании или воздействием минеральных частиц, переносимых сильно подвижной водой.

Ostrea (Turkostrea) turkestanensis Rom. var. *boscensis*, видимо, представляет уродливо развитую форму. Кроме того, нет оснований единственный имеющийся экземпляр кривобокой устрицы сопоставлять с вариететом, описанным из Франции, раз известно, что ферганская фауна вообще пользуется малым распространением вне пределов Средней Азии. То же необходимо заметить относительно крупных экземпляров устриц, отнесенных О. С. Вяловым к вариетету *O. (Turkostrea) turkestanensis* Rom. var. *major* Locard, ранее описанному из Туниса. Величина раковины без других отличительных признаков не должна служить критерием для установления особой разновидности, и этот признак не был использован О. С. Вяловым для выделения особых форм при установлении системы рода *Fatina*, среди которого формы с крупной раковиной занимают определенное место в его развитии; у *Fatina* же этот признак должен был бы быть принят во внимание систематиком.

Рассматривая указываемые О. С. Вяловым (1948б) из Таджикской депрессии *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. var. *alaica* Vial. и *O. (T.) turkestanensis* Rom. var. *borgalensis* Vial., о них можно сказать то же самое, что было сказано относительно этих вариететов из Ферганы.

Наше мнение относительно *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. var. *baissunensis* Böhm и *Ostrea (Turkostrea) afghanica* Vial. отсюда же было высказано выше (см. стр. 113).

Самостоятельность *O. (T.) khaudaguensis* Vial., описанной О. С. Вяловым из Таджикской депрессии исключительно по поломанным экземплярам, не совсем ясна; то же можно сказать и о *O. (T.) cizancourti* Сох, отмечаемой О. С. Вяловым также из Ферганы, но ниоткуда не изображенной.

Таким образом получается, что большинство установленных О. С. Вяловым вариететов *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. внимания не заслуживает и твердой почвы под собой не имеет. Вместе с тем, если рассмотреть этот вид во времени, можно выделить под отдельными названиями

отдельные последовательные этапы его развития, так как в этом процессе морфология раковины, в частности форма правой створки, менялась¹. Дело в том, что верхняя створка раковины, выпуклая у *O. (T.) turkestanensis* Rom. из более глубоких частей разреза алайского яруса по всей ее высоте (табл. V, фиг. 3), сохраняет в верхней части яруса выпуклость только в примакушечной области (табл. V, фиг. 4).

Так как Б. А. Борнеман, А. Р. Бурачек и О. С. Вялов (1934) особенно большое систематическое значение придавали форме верхней створки раковины устриц (ее выпуклости или вогнутости), этим признаком и надо было бы пользоваться при выделении у *O. (T.) turkestanensis* отдельных внутривидовых категорий, сменявших одна другую во времени и отмечавших последовательные этапы развития вида.

Об *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom.

Ostrea (Platygena) asiatica Rom., эта своеобразная, очень характерная среднеазиатская крупная устрица, с плоской, довольно массивной раковиной (основная особенность которой отражена в ее названии), известна лишь из Ферганы и смежных районов — Кашгарии и Южного Таджикистана². В Фергане *O. (Pl.) asiatica* пользуется очень широким распространением (табл. XXIII, фиг. 1 и 2). Этот чрезвычайно характерный вид устриц генетически не связан с устрицами нижележащих ярусов: он стоит особняком.

О. С. Вяловым был описан еще один небольшой вид плоских устриц — *Ostrea (Platygena) lada* (Вялов, 1944б) — из того же риптанского яруса в Гульче (в юго-восточном углу Ферганской депрессии). Однако вряд ли этот вид действительно относится к тому же самому роду устриц, что и вид *O. (Pl.) asiatica*, с которым его сближает только плоская форма раковины: признак этот недостаточен для отнесения обеих устриц к одному и тому же роду и, несомненно, на протяжении длинной истории устриц возникал неоднократно.

В литературе можно встретить суждения о родственных связях *Ostrea (Platygena) asiatica*, притом весьма различные. Д. В. Соколов (1910) писал об этом виде, что в своих генетических отношениях он является чрезвычайно загадочным. Наоборот, С. Н. Михайловский (1914) высказался относительно вероятной генетической связи *Ostrea (Platygena) asiatica* с *Fatina esterházyi* («*Platygena* представляет не что иное, как расправленную форму *Gryphaea esterházyi*»). С этим справедливо не согласился О. С. Вялов и отметил в своей монографии (1940), что описанная З. Ф. Гориздро (1915) *Ostrea peetzi* из ташкентского палеогена, из устричной банки на границе алайского и туркестанского ярусов, по своим признакам занимает до некоторой степени промежуточное положение между *Fatina böhmi* Vial. и *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom.

Хотя, по нашему мнению, риптанская *O. (Platygena) asiatica* генетически совершенно не связана с туркестанской *Fatina*, мы можем, подходя к *O. (Pl.) asiatica* с экологических позиций, должным образом оценить ее появление и процветание в Ферганском заливе.

¹ На такой путь О. С. Вялов и В. И. Солун встали в своей статье 1957 г. (см. стр. 112).

² Этот вид среднеазиатских палеогеновых устриц был описан Г. Д. Романовским из Ферганы в 1879 г. под названием *Ostrea asiatica*. В 1882 г. Романовский установил для этой характерной устрицы новое, подродовое, название *Platygena*, а в работе 1884 г. он рассматривал *Platygena* уже как особый род устриц. В своих «Принципах классификации сем. Ostreidae» (1948а) О. С. Вялов относит *Platygena* в качестве подрода к роду *Ostrea* L.; то же мы видим в «Основах палеонтологии» (1960).

Если развитие устриц *Fatina* в туркестанский век шло, под контролем внешней среды, в направлении прогрессивного увеличения, расширения и уплощения раковины, то у *Platygena* это уплощение достигло своего

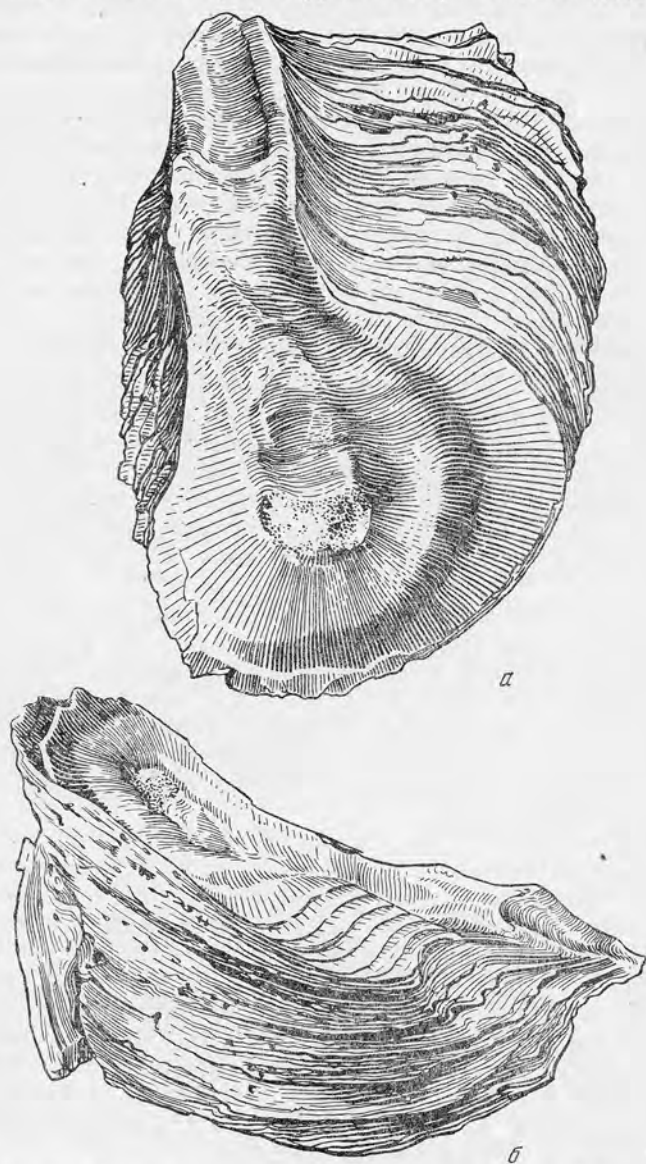


Рис. 32. Левая, чрезвычайно массивная створка *Ostrea* (*Platygena*) *asiatica* Rom. Фергана, рихтанский ярус, $\frac{3}{5}$ нат. вел. (№ 736—69).

а — вид изнутри; б — вид сбоку

предела. Так же, как некоторые иностранные авторы не относят меловых *Gryphaea proboscidea* и *G. vesicularis* к прямым потомкам ряда, начинающегося в юре с *Ostrea irregularis* и *Gryphaea arcuata*, мы не считаем *O. (Pl.) asiatica* за член генетического ряда *Turkostrea* — *Fatina*. Однако самой крайней ступенью морфологического и экологического ряда постепенно расширяющихся и уплощающихся форм — *Platygena*, безусловно, является.

Ветвь *Turkostrea—Fatina* угасла в конце туркестанского века; во всяком случае в палеогене Средней Азии в более поздних отложениях она нигде не прослежена. Однако характер дна в риштанском море на протяжении большого времени его существования на больших пространствах оставался сходным с тем, который здесь существовал в туркестанский век, т. е. дно было глинистым. И вот это глинистое дно риштанского моря с участками, покрытыми битой ракушей, заселила пришедшая откуда-то со стороны великолепно приспособленная к таким донным осадкам плоская «устрица-тарелка».

Производя ревизию среднеазиатских устриц, О. С. Вялов не выделил вариететов *Ostrea (Pl.) asiatica* Rom. На самом же деле для этого имелись такие же основания, как и для выделения в роде *Fatina* некоторых установленных этим автором разновидностей. Отмечая это, необходимо иметь в виду, что возможность проявления изменчивости у плоских раковин устриц, вроде *Platygena*, равно как у плоских раковин других двусторчатых моллюсков, плеченогих и других животных, была значительно меньше, чем у раковин выпуклых, с выступающей макушкой, с крыльями, с богатой скульптурой. Это обстоятельство систематику необходимо всегда помнить.

В нормальных условиях жизни раковина *Ostrea (Pl.) asiatica* была плоской, почти равносторонней, и ее высота лишь немногим превышала длину. Но часто встречаются отклонения от этой формы раковины, что для устриц вообще обычно. При неравномерном росте раковины в стороны особенно часты были случаи увеличения ее высоты, те или иные ее искривления и перекашивания. Коррелятивно с изменением общих очертаний раковины менялись также очертания ее внутренней полости, длина замочной площадки и т. п.

Наблюдались также случаи значительного роста раковины в толщину. При этом иногда получались как бы «стопки» из многих раковин, вложенных одна в другую. В таких случаях внутренняя поверхность раковины наклонена под значительным углом от нижнего края к замочному и наиболее толстым является ее нижний край; иногда он возвышается над горизонтом на 8 см (рис. 32).

Часто дело не доходило до такого «стопкообразного» наслаивания раковинных слоев: более равномерно и не столь сильно утолщались обе створки раковины.

При прослеживании разреза риштанского яруса с платигенами было выяснено, что массивные многослойные раковины устриц находятся в устричниках с песчано-карбонатным цементом. Здесь же встречаются наросты друг на друга раковины. Подобные особенности строения отмечают длительность роста, а в некоторых случаях, по-видимому, также стремление подняться над дном для избежания проникновения в раковину осадка. Иные особенности наблюдались в глинах: здесь раковины платиген очень плоски, широки и обладают относительно тонкими створками.

Все отмеченные отклонения от «нормы» в строении раковины *Ostrea (Platygena) asiatica* представляют индивидуальные отклонения, наверное исключительно местного характера, вызванные чисто локальными условиями жизни. Поэтому никаких особых названий они не заслуживают.

Об *Amphidonta ferganensis* (Rom.)

Крупных экзогир, характерных для сумсарского яруса, Д. В. Соколов (1910) и О. С. Вялов (1937, 1940), по примеру Г. Д. Романовского (1879, 1882, 1884), относили к двум различным видам рода

Exogyra, по Романовскому и Соколову, или рода *Amphidonta*, по Вялову¹. По нашему мнению, это неправильно.

В рипшанском местонахождении нами был собран богатый материал по сумсарским амфидонтам, от мелких и до крупных раковин, притом, что особенно важно, в одном и том же месте и в одном и том же слое — в алевролитах у развалин старого завода вблизи Тютак-Сая (Северо-Рипшанская складка). Этот материал наглядно показывает, что мы имеем дело с одной сильно изменчивой формой устриц (табл. XIV и XV) и что Романовским под двумя отдельными названиями — *ferganensis* и *galeata* — были описаны различные особи одного сильно изменчивого вида устриц. Отклонения от средней формы проявляются у них в целом ряде признаков. Однако характер этих отклонений не является значительным. Так как одни признаки тесно коррелятивно связаны с другими, изменение одного признака всегда влекло за собой изменение целого ряда других, а это создает впечатление значительных различий между отдельными экземплярами устриц².

Выпишем из приводимых О. С. Вяловым (1940) кратких характеристик *Amphidonta ferganensis* и *Amphidonta galeata* те особенности, которые являются общими для обеих форм, и те, которые их отличают.

Общие черты

Нижняя створка массивная, выпуклая; наружная поверхность с неровными пластинчатыми слоями нарастания; мускульный отпечаток вдавленный, полулунный. Верхняя створка с пластинчатыми слоями нарастания; макушка и замочная площадка изогнуты назад.

Отличительные особенности

Amphidonta galeata: форма раковины — овалльно-округленная; макушка — сильно изогнутая назад, мало выдающаяся; внутренняя полость — овалльно-округленная; замочная площадка — резко изогнутая, прикрытая сверху краем макушки; верхняя створка — слабо выпуклая, овалльно-округлой формы.

Amphidonta ferganensis: форма раковины — вытянуто-овальная,верху суженная; макушка — спирально закрученная назад, выдающаяся; внутренняя полость — овальная или трапециoidalная; замочная площадка — длинная, сверху скрывается под изогнутой макушкой; верхняя створка — уплощенная, овальной формы.

Эти отличия сформулированы также О. С. Вяловым в его работе в следующих словах: «Отличия между ними вполне ясные. *Ex. galeata* имеет гораздо менее вытянутую округленную форму, она менее сильно выпукла, макушка соприкасается с поверхностью раковины, изогнута в одной плоскости, а не закручена спирально и не торчит кверху, как у *Ex. ferganensis* Rom. Бороздка, тянущаяся у этой формы вдоль спинной части, у *Ex. galeata* проходит ниже, на середине заднего ската. При рассмотрении створки изнутри видны более округлые очертания и большая ширина мантийной полости у *Ex. galeata* Rom. Замочная площадка у нее имеет меньшую длину, макушка выдается далеко не столь сильно» (1937, стр. 39).

¹ Род *Amphidonta* был установлен Фишером фон Вальдгеймом в 1829 г. Он образует вместе с родами *Exogyra* Say и *Ceratostreon* Bayle подсем. *Exogyrinae* Vialov.

² Сравни стр. 131, где о том же самом говорится по отношению к раковинам *Fatima*.

Наш материал (табл. XIX и XV) показывает, что существуют переходы между округленно-овальными формами *Amphidonta* типа *galeata* и вытянутыми формами *Amphidonta* типа *ferganensis*.

Дело в том, что раковина росла либо более или менее равномерно в высоту и в длину, либо рост ее преимущественно устремлялся в высоту. Этими-то особенностями роста и обуславливалось появление более или менее равносторонних форм типа *galeata*, высоких форм типа *ferganensis* и форм, промежуточных между ними. Изображенный О. С. Вяловым экземпляр *E. ferganensis* (1937, табл. XXX, фиг. 1) представляет крайнюю форму такого рода: такие экземпляры встречаются не особенно часто¹.

Совершенно естественно, что при усиленном росте раковины в высоту удлиннялась замочная площадка, соответственно с длинной формой нижней створки удлиннялась и вместе с тем уплощалась верхняя створка², внутренняя полость нижней створки вместо округленно-овальной приобретала овальную или овально-трапециoidalную форму. Вместе с тем макушка удлинненной раковины типа *E. ferganensis* оставалась свободной, не соприкасаясь с поверхностью раковины, и нередко закручивалась в различной степени сильно³.

Далее, раз мы *Amphidonta ferganensis* и *A. galeata* считаем за один вид, нет также оснований для выделения *A. galeata* (Rom.) var. *rotula* Vial. (1937, табл. XXXIII).

О. С. Вялов пишет: «Основными отличиями этой разновидности от типа *Ex. galeata* Rom. являются ее правильно округлое очертание, менее выступающая над замочным краем и гораздо сильнее изогнутая макушка; вследствие такого изгиба кончик ее оказывается ниже уровня нижнего края замочной площадки, чего не наблюдается у *Ex. galeata* Rom. var. *galeata*. Этот кончик у описываемой разновидности заходит за выступ заднего края раковины и, при рассматривании створки изнутри, скрывается под ним. Верхние створки различимы труднее — главным образом, по округлому очертанию *Ex. galeata* Rom. var. *rotula* var. n.».

Из приведенных слов явствует, что *Amphidonta galeata* var. *rotula* представляет одно из крайних отклонений от среднего типа рассматриваемых экзогир и что ее выделение носит чисто формальный характер.

Таким образом, и при рассмотрении сумсарских амфидонт мы приходим к выводу, сходному с выводами, к которым пришли при изучении алайских и туркестанских крупных устриц: три формы, выделенные у этих амфидонт (два вида и один вариант), необходимо объединить в один вид, обладавший большой индивидуальной изменчивостью. Этот вид должен носить название *Amphidonta ferganensis* (Rom.), так как *Exogyra ferganensis* была описана Г. Д. Романовским первой, в 1879 г.

О прирастании и повреждениях раковин устриц

С твердым субстратом, к которому прирастали личинки устриц, устрицы оставались связанными неодинаково долго — в течение всей жизни или временно, после чего они отпадали и развивались дальше в свободно лежащем положении⁴. *Turkostrea* и *Fatina* принадлежали к устрицам, ра-

¹ Они могут быть вполне сравнимы с *Fatina esterházyi* (Páv.) var. *gamma* Vial.

² Вполне закономерно, что линии нарастания на поверхности высоких раковин находятся на больших расстояниях одна от другой, чем у более низких экземпляров.

³ В одном случае у вытянутой раковины *Amphidonta* наблюдалась прямая, незакрученная макушка, даже слабо отклоненная вперед.

⁴ Относительно современных устриц известно, что их первичная раковинка прикрепляется к твердому субстрату посредством органического вещества, по-видимому, конхиолина, и что это цементирующее вещество устрицей подновляется. Раковинки отмерших устричек отпадают; оставшиеся же в живых в дальнейшем цементируются с субстратом более прочно, либо тоже отпадают.

ковины которых обычно быстро отделялись от субстрата; иногда эта связь длилась дольше (чаще это было у *Turkostrea*), значительно реже она продолжалась в течение всей жизни (также чаще у *Turkostrea*). Экземпляры *Ostrea (Platygena) asiatica*, продолжительное время сохранившие связь с субстратом, наблюдались редко (см. рис. 20, стр. 91); у *Amphidonta ferganensis* был отмечен только один случай длительного прирастания.

Примеры пожизненного прирастания устриц представляют грозди, состоящие из двух или большего числа раковин. Такие сросшиеся экземпляры нередки среди преобладающего числа свободных раковин (см. рис. 8, стр. 49), а один слой алайского яруса в исфаринском разрезе изобилует крупными гроздями раковин *Turkostrea* (см. рис. 9). Устрицы в гроздях развиваются в очень стесненных условиях, они вынуждены во время роста принараиваться к не занятым другими особями участкам раковины, служащей субстратом, и к пространству, свободному от соседей; кроме того, все они устремлялись вверх, подальше от засыпавшего их ила. В результате раковины гроздевых устриц обычно имеют форму вытянутую и ущемленную, по крайней мере в примакушечной области.

Раковины устриц (*Turkostrea*), всей поверхностью (нижней) створки приросшие к скалам и глыбам, наблюдались нами лишь в одном месте — около г. Ура-Тюбе (табл. I, фиг. 2, и рис. 10), откуда они и прежде указывались другими исследователями. Здесь среди галек различных размеров из палеозойских известняков, составляющих основание алайского яруса, попадаются раковины *Turkostrea* очень неправильной формы; в других местах такие уродливые раковины встречаются нечасто. Неправильная форма этих раковин объясняется тем, что они длительно, в течение всей жизни, нарастали друг на друга и, возможно, также на гальки, так как иначе устрицы не могли бы существовать в условиях чрезвычайно сильной поднимистости воды, характерной для уратюбинского берега алайского моря.

Предметы, на которые нарастали раковины устриц и от которых в большинстве случаев они затем скоро отпадали, оставляли точный отпечаток на поверхности левой створки устрицы¹; он же, почти с той же точностью, отражался на правой, верхней створке раковины. Это явление, озадачивающее с первого взгляда тех, кто с ним незнаком, объясняется просто. Все неровности субстрата, на котором росла раковина устрицы, повторялись нараставшим краем ее нижней, левой створки; край же верхней створки нарастал таким образом, что раковина могла всегда плотно закрываться. Поэтому все неровности субстрата через край нижней створки передавались верхней створке раковины устрицы. В итоге на верхней створке получалось точное отражение этих неровностей². Особенно эффектно это получалось у раковин *Turkostrea* из нижней, глинисто-алевритовой толщи алайского яруса. Они часто нарастали на раковины *Turritella*, вследствие чего на макушке нижней створки таких устриц мы видим точнейший отпечаток раковины этого брюхоногого моллюска (табл. XIII, фиг. 5). Соответственно на макушке верхней створки мы находим отображение ра-

¹ Этими следами прирастания интересовался уже Г. Д. Романовский. Он писал (1878, 1879), что от прирастания к подводным предметам или к раковинам соседей клювовидные макушки раковин *Gryphaea kaufmannii* (т. е. *Fatina*) более или менее при туплялись или же вовсе лишались своей формы, и что на раковинах *O. (Platygena) asiatica* он никогда не наблюдал даже малейших следов прирастания.

² На этом явлении мы останавливались в свое время при описании случаев прирастания и прикрепления у позднедевонских беспозвоночных (Геккер, 1935а). В иностранной литературе имеется не одно описание и изображение такого рода явлений; из них укажем только на три — на работу Вейгельта (Weigelt, 1923) и статьи Лейтгардта (Leuthardt, 1929) и Шмидта (Schmidt, 1951).

ковины *Turritella* в позитивном виде. Такое отображение всегда несколько менее четко передает рельеф субстрата, чем отпечаток на нижней створке устрицы. Субстратом для устриц часто служили раковины других экземпляров устриц; на макушке левой створки *Turkostrea* можно также изредка увидеть отпечаток раковины *Calyptraea*. Соответствующие отображения получались на правых створках раковин устриц¹.

Среди наших сборов имеются экземпляры *Fatina* с выпуклой примакушечной областью верхней створки, чем они напоминают *Turkostrea*. При ближайшем рассмотрении оказывается, однако, что эта выпуклость отвечает вогнутой площадке прирастания на макушке нижней створки и является повторением раковиной выпуклого субстрата (табл. XIII, фиг. 3). Такие случаи призывают к осторожности при определении родовой принадлежности устриц, основываемой на форме верхней створки.

При длительном нарастании, в особенности на неровный субстрат, получаются очень сильные искажения нормальной формы обеих створок раковин. Привлекает внимание следующее явление. В Наукатской котловине, в местности под названием Урта-Кызыл и несколько восточнее ее, в Кырк-Кол, в самом основании туркестанского яруса было собрано несколько довольно крупных экземпляров ребристых *Fatina*. Все они без исключения отличаются одной особенностью — присутствием крупной, а у некоторых экземпляров даже очень крупной площадки прирастания.

Эти площадки отразились соответственно на верхних створках в значительных по своим размерам вздутиях. Длительное прирастание устриц было, по-видимому, вызвано, как и у *Turkostrea* в Ура-Тюбе, сильной подвижностью воды, на что указывают встречающиеся в том же слое очень сильно окатанные створки устриц, похожие на гальки.

На раковинах *Turkostrea* иногда наблюдаются резко выраженные ушки (рис. 33), отделенные от основной части раковины глубокими бороздами. Такие ушки обыкновенно захватывают не всю длину раковины. Не всегда можно уяснить себе значение и происхождение таких ушек, но на некоторых экземплярах видно, что причиной возникновения такого ушка в боковой части раковины было механическое повреждение. Это повреждение при дальнейшем росте раковины переходило в глубокий шрам, отделявший крыло от основной части раковины. На раковинах наблюдаются залеченные повреждения и другого типа: большие или меньшие повреждения более центральной части раковины, в которых, по мере роста раковины, постепенно выравниваются линии нарастания.

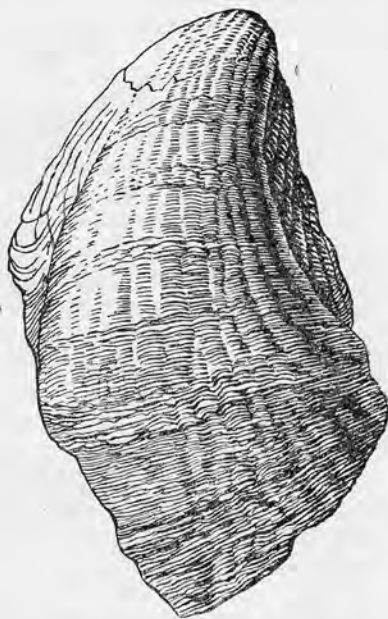


Рис. 33. Левая створка *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. с глубокими бороздами, отделяющими ушки. Южная Фергана, Шураб. Над алайским известняком, $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№ 736—74)

¹ Так как сохранность арагонитовых раковин моллюсков, как правило, плохая — лишь ядра и отпечатки — и такие окаменелости в глинах особенно легко исчезают, судить о присутствии в Ферганском заливе этих моллюсков иногда удается только по отображениям их раковин на раковинах устриц.

Если повреждение относилось к более центральной части раковины, оно могло отразиться на всем дальнейшем ее росте в виде борозды, не отделявшей от основной части раковины заметное крыло. Ушки, бороздой обособленные от центральной части раковины, иногда наблюдаются также на раковинах *Fatina*. Такие ушки могут быть обособлены чрезвычайно резко. Образец из нижней части туркестанских глин в Шакопtare с большой ясностью показывает, что причиной для образования ушка и в этом случае послужило повреждение раковины.

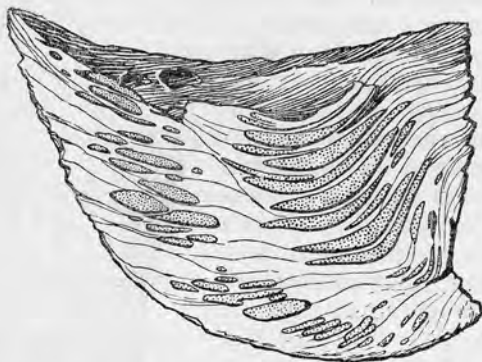


Рис. 34. Камеры в левой створке *Amphidonta ferganensis* (Rom.). Южная Фергана, Риштан, Северо-Риштанская складка, Тютак-Сай, сумсарский ярус, $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№ 736—72)

Такие образования патологического характера не надо смешивать с крыловидными образованиями раковин устриц, увеличивавшими поверхность их соприкосновения с субстратом и противодействовавшими переворачиванию раковин в беспокойных водных условиях.

На табл. XXVII (фиг. 4) изображен единственный наблюдавшийся случай болезненного разрастания внутри раковины устрицы, под связочной площадкой нижней створки. Это чужеродное известковое образование возникло, по-видимому, в связи с повреждением раковины в области связки и необходимостью инцистировать или инкапсулировать каких-то вредителей, проникших в полость раковины через разлом в связочной площадке.

Коротко остановимся на ориентировке раковин устриц. У ферганских устриц она нами не наблюдалась, за исключением описанных выше устричных гроздей. Другие авторы описывают ориентированное расположение молодых устриц на твердых предметах. Так, согласно Шмиду (Schmid, 1949), в сенонском писчем мелу раньше уже наблюдалось одинаково ориентированное расположение раковин *Ostrea vesicularis*, а также *Spondylus*, плеченогого *Thecidium* и серпул, что приводило к мысли о связи этого явления с донными течениями. Сам Шмид установил ориентировку раковин *Ostrea*, *Dimyodon* и *Crania* вокруг наиболее высоко расположенной точки — вершины панциря *Echinocorys*, которую он назвал «инкрустационным центром». Шмид отклонил мысль о влиянии течений, а объяснял это явление тем, что личинки устриц, после первичного прикрепления биссусом, ползая при помощи ноги, по возможности удаляются от морского дна, представляющего для них неблагоприятное соседство, и направляют-ся к наиболее высоко расположенной точке.

Мы уже упоминали выше о наблюдающемся иногда у раковин современных устриц камерном строении и о даваемых ему объяснениях. Такое же или сходное строение мы встречаем у ферганских устриц, например у *Turkostrea*. Более сильно оно развито у сумсарской *Gryphaea* (Fer-

ganea) sewerzowi Rom. и особенно резко у *Amphidonta ferganensis* (Rom.) (рис. 34).

Камерность проявляется в том, что между отдельными известковыми слоями, образующими раковину, имеются пустоты. Такие пустоты могут располагаться в раковине очень часто, придавая ей в изломе вид перегородчато-ячеистый.

Сейчас камеры либо забиты породой, проникшей в них в виде осадка через поры и каналы животных, сверливших раковины устриц, либо выстланы по стенкам кристаллами кальцита¹.

Некоторые соображения относительно происхождения таких «камерных» раковин устриц высказал Фойгт (Voigt, 1929). Он находил в числе мелу толстостенные раковины *Gryphaea vesicularis*. Створки этих грифей достигали 3 см в толщину и были образованы сотней или большим числом пластин, разделенных слоями ячеистого строения с лакунами, которые при жизни устриц были заполнены водой. Такое строение раковин Фойгт связывает с быстротой отложения мела: раковина быстро возвышалась над дном и этим спасалась от засыпания осадком. Возможно, что этот фактор оказывал воздействие и на амфидонт, живших в Ферганском заливе. Напомним, что они существовали во второй половине сумсарского века, т. е. непосредственно перед тем временем, когда поднятия на суше резко усилились и в залив стало поступать огромное количество обломочного материала (массагетский век; см. кн. 1, стр. 321). Поэтому вполне вероятно, что скорость накопления осадков в сумсарском веке была значительно больше, чем, например, в алайском и туркестанском веках, когда у раковин устриц камерности почти не было.

Таким образом, проведенное нами изучение ферганских палеогеновых устриц и устричников показало, что крупные устрицы представляют в нем очень интересную группу моллюсков. Они изучены нами особенно подробно, с широким использованием актуалистических данных. Детальное рассмотрение различных типов устричников сузакского, алайского, туркестанского, раштанского, ханабадского и сумсарского ярусов позволило восстановить состав устричных биоценозов, условия жизни и гибели устриц, процессы заселения устрицами различных грунтов, а также зоны, наиболее благоприятные для поселения устричных сообществ.

Для существования устричников наиболее благоприятными были мелководные участки Ферганского залива с подвижной водой и несколько пониженной соленостью, богатые кислородом и пищей. При значительном повышении или понижении солености устрицы существовать не могли. В самой прибрежной полоске устричники отсутствовали, а если они образовывались, то состояли из переотложенных раковин. Первичные устричники, иногда достигавшие значительной мощности, располагались в зоне мелких, подвижных вод на некотором расстоянии от берега. В спокойных условиях устричники значительного развития не достигали. Большинство длительно существовавших поселений устриц было переработано волнением, так как при усилении волнения часть живых устриц гибла, а раковины их частично уносились, частично же оставались на месте обитания и служили субстратом для нового поколения устриц. Разновидности первичных устричников представляли редко встречающиеся скальные и гроздевые устричники.

В устричные биоценозы, кроме устриц, входили животные, нуждавшиеся в твердом субстрате и подвижной воде, — прираставшие формы (различные черви-трубкожилы, мшанки, баланусы и др.), моллюски-каменоточцы, сверлящие губки, сверлящие черви и некоторые другие.

¹ На своем материале нам не удалось доказать, что осадок проник в полость раковины устрицы при ее жизни, однако такие случаи должны были быть нередки (Борисяк, 1899).

Сравнение наблюдений и выводов относительно абиотических и биотических условий существования ферганских палеогеновых устриц и образования ими устричников с известными данными по современным устрицам и устричникам показывает, что в своих отношениях к абиотическим факторам ферганские устрицы были близки к современным. Для биотических же взаимоотношений весьма существенно было то, что в Ферганском заливе отсутствовали морские звезды, многие хищные брюхоногие моллюски, мидии и некоторые крабы, которые в современных морях являются злейшими врагами устриц; отсутствовали здесь также массовые поселения сабеллярий.

Сильная изменчивость устриц создает большие трудности для систематиков-зоологов и палеонтологов. Вопросы систематики и филогении устриц слабо изучены; существующая классификация, предложенная О. С. Вяловым, является первым опытом системы всего огромного материала по ископаемым и ныне живущим устрицам, но она лишена генетических элементов.

Формальный характер существующей классификации устричных (сем. *Ostreidae*) с большой ясностью выступает при рассмотрении вопроса о генетической связи устриц алайского века (*Turkostrea*) и туркестанского века (*Fatina*), которые были отнесены к разным подсемействам — *Ostreinae* и *Gryphaeinae*. Формы нижней (левой) и верхней (правой) створок раковин устричных коррелятивно тесно связаны между собой и закономерные изменения во времени формы верхних створок при изменении формы нижних — не могут служить поводом для отнесения исходных и производных форм устриц к различным крупным систематическим категориям. Такая же коррелятивная зависимость формы створок наблюдается у некоторых других двустворчатых моллюсков и у некоторых плеченогих.

Предпринятые в поле поиски дали переходные формы между представителями подрода *Turkostrea* и рода *Fatina*. Они были обнаружены в южноферганских разрезах, в районе, подвергавшемся непрерывному погружению и сохранившем неразмытыми переходные слои от алайского яруса к туркестанскому. Переход от *Turkostrea* к *Fatina* подготовлялся постепенно и совершился относительно быстро на границе алайского и туркестанского веков в связи с сильными изменениями условий обитания (характер субстрата, мутность воды и др.).

Крупные, тяжелые, сравнительно узкие (короткие) устрицы *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom., нуждавшиеся в плотном субстрате и имевшие его в известково-детритическом илу на дне алайского моря, начали приспособляться к новой обстановке жизни — к обитанию на илистом дне. Они изменились в направлении расширения (удлинения) раковины, развития крыловидных выступов у переднего и заднего краев; при этом верхняя створка лишилась выпуклости, стала плоской и затем вогнутой. Так совершился переход от алайского подрода *Turkostrea* к туркестанскому роду *Fatina*.

Более длительное воздействие тех же факторов среды повлекло за собой в роде *Fatina* большую вспышку изменчивости. Последняя давала предшествующим исследователям (О. С. Вялову и другим) повод к ошибочному выделению излишне большого числа видов и разновидностей. Из большого разнообразия форм *Fatina*, существовавших в значительной степени одновременно и совместно, в результате естественного отбора выделились и продолжали развиваться формы с «развернутой» раковиной, наиболее приспособленной к существованию на илистом дне [*Fatina esterházyi* (Páv.)]. В генетическом ряду *Turkostrea* — *Fatina* произошла смена во времени ребристых и высоких (коротких) форм фатин — через формы с различными очертаниями раковины и различной скульптурой — формами длинными, слабо скульптурированными или лишенными скульптуры. Вместе с тем в этом генетическом ряду происходило постепен-

ное увеличение раковины, и максимальных размеров она достигала у последних членов ряда. Систематика ряда *Fatina* должна быть переработана и дана на генетической основе. [То же самое может быть сделано и с *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom.].

Такие же общие, как в генетической ветви *Turkestrea — Fatina*, или очень сходные изменения наблюдались в других генетических рядах устричных: у юрских устриц в море Западной Европы, у меловых в Техасе и у палеогеновых в Мексиканском заливе.

Уже в позднеалайское время в некоторых местах Ферганского и Таджикского бассейнов, в случае сильного обогащения осадка глинистым материалом, появлялись фатиноподобные туркостреи. Сходные с генетической ветвью *Ostrea (Turkostrea) — Fatina* радикальные морфологические изменения обнаружены также у другого вида *Turkostrea — O. (T.) baissunensis* Böhm, который населял в алайский век преимущественно западную и юго-западную части Таджикского палеогенового бассейна: из него возник новый род *Kafirnigania*. Таким образом, одни и те же изменения условий обитания, происходившие в одно и то же время, привели к тому, что разные виды подрода *Turkostrea* претерпели сходные изменения и дали начало двум новым ветвям устриц. Эти преобразования произошли очень быстро и захватили всю популяцию обоих видов туркострей. Отсюда можно предположить, что они в значительной степени зависели от прямого воздействия менявшихся условий жизни на организм устриц. Большая вспышка в изменчивости раковин фатин произошла позже.

Генетические ряды устриц, описанные иностранными учеными, расценивались прежде некоторыми из них как примеры предопределенного, направленного, ортогенетического развития. В действительности же во всех изученных рядах морфологические изменения раковин были связаны с переходом устриц от прикрепленного образа жизни к свободно лежащему и с дальнейшим наилучшим приспособлением к нему. Стензел (1949) считает развитие эоценовых устриц Мексиканского залива следствием внутривидовой борьбы. В изученном нами устричном ряду главные изменения в морфологии раковин устриц явились результатом изменений условий обитания.

Многократное возникновение грифей из острей в процессе исторического развития мы можем рассматривать как попытки различных ветвей острей освоить новые экологические ниши — мягкие грунты, на которых не могли обитать прирастающие формы.

СООБЩЕСТВА БРЮХОНОГИХ И ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ (за исключением устриц)

Из беспозвоночных палеогена Ферганской депрессии наилучше изучены моллюски. В то время как фауна ферганских устриц описана О. С. Вяловым почти с исчерпывающей полнотой, неустричной фауне двустворчатых моллюсков и гастроподам пока было уделено недостаточное внимание. Этой фауне за последние двадцать пять лет посвящено несколько работ. Так, пектиниды рассмотрены в статьях О. С. Вялова и И. А. Коробкова (1939) и И. А. Коробкова (1951), а некоторые гастроподы — в статьях О. С. Вялова и В. И. Солуна (1936, 1950). В других работах описаны преимущественно пелециподы из различных ярусов: В. С. Слудкевичем (1929) и О. С. Вяловым (1936в) описана лагунная фауна бухарского яруса, О. М. Варенцовой-Мануйленко (1953г) — морская фауна сузакского яруса; далее О. М. Варенцовой-Мануйленко (1953б) были описаны некоторые виды пелеципод алайского, туркестанского и сумсарского ярусов, а Е. Н. Ивановой (1953) — пелециподы риштанского яруса.

Перечисленные работы очень неравномерно освещают фауну ферганских моллюсков и дают неполное представление о ней. Работа Е. В. Ливеровской (1953) отличается от них тем, что равномерно охватывает моллюсков (за исключением устриц, пектинид и литофаг) из всех ярусов ферганского палеогена, начиная от бухарского и кончая сумсарским; эта работа основана на большом материале (более 2000 экз.), собранном нами из 43 местонахождений¹.

Неустричная фауна двустворчатых моллюсков (за исключением пектинид) и брюхоногие моллюски, как правило, в ферганском палеогене сохранились плохо — в виде ядер и отпечатков раковин. Это отразилось на полноте наших сборов; особенно мало фауны было извлечено из глинистых толщ, с поверхности сильно выветрелых. Поэтому наши сборы неустричной фауны пелеципод и фауны гастропод не дают полного и вполне правильного о ней представления, в частности, и о количественных отношениях отдельных видов и родов. Плохая сохранность фауны помешала Е. В. Ливеровской определить до вида многие формы, а также получить ясное представление об индивидуальной изменчивости раковин моллюсков.

Несмотря на указанные ограничения, исследования Е. В. Ливеровской дали очень много для понимания экологии моллюсков, фаций ферганского палеогенового бассейна и их изменений во времени и на площади бассейна.

Собранные Е. В. Ливеровской данные об образе жизни и условиях обитания современных и ископаемых моллюсков помогли ей выделить сообщества форм палеогеновых моллюсков Ферганы, очертить возможные условия их существования (соленость, грунт, подвижность воды), выделить формы, связанные с прибрежными участками, более глубоководные и т. д.

Пользуясь материалами, которые не были в распоряжении Е. В. Ливеровской, а именно более поздними сборами, нашими полевыми наблюдениями о количественных соотношениях отдельных форм, данными о зональном и фациальном их распространении, мы вносили в некоторых случаях изменения в распределение моллюсков по сообществам, данное Е. В. Ливеровской (1953), а некоторые сообщества выделили дополнительно.

Кроме того, вследствие уточнения стратиграфического положения отложений, ранее отнесенных к бухарскому ярусу, и более детального расчленения позднеалайских и среднетуркестанских отложений, мы имеем сейчас возможность рассмотреть более дифференцированно сообщества, существовавшие в разные моменты палеогеновой эпохи.

Бухарский ярус (Bch)

Сообщество *Corbula* (*Cuneocorbula*) — *Modiola jeremejewi*

Для бухарского яруса Ферганы характерна фауна, изученная и монографически описанная О. С. Вяловым (1936в) и получившая от него название капланбекского комплекса. Это очень характерная мелкорослая фауна угнетенного облика, обитавшая в лагунах с повышенной соленостью (см. кн. 1, часть III, главу 1). Остатки ее в виде многочисленных ядер и отпечатков заключены в слоях доломита, обычно переслаивающихся со слоями гипса. Состав этого комплекса весьма однообразен; отдельные виды встречаются в большом количестве экземпляров, что также является чертой, характерной для обитателей ненормально соленых бассейнов.

¹ После окончания своей работы (1953) Е. В. Ливеровская определяла моллюсков из других изученных нами местонахождений; эти данные сейчас также использованы нами.

В книге 1 (табл. 2) и в книге 2 (табл. 3) приведены данные о составе и местонахождениях моллюсков бухарского яруса, найденных в Фергане¹. Для них характерно повсеместное преобладание *Cuneocorbula* и постоянное присутствие *Modiola jeremejewi* Rom., поэтому мы относим моллюсков бухарского века, обитавших в Ферганской лагуне, к сообществу *Corbula* (*Cuneocorbula*) — *Modiola jeremejewi*.

Следует отметить, что в Фергане обнаружены далеко не все формы, известные в других местонахождениях капланбекского комплекса. Так, например, при сравнении списка форм, найденных в Фергане, со списком, приведенным О. С. Вяловым (1936в) для местонахождений Бухары (19 пунктов), Таджикской депрессии (11 пунктов), Ташкентского района (1 пункт) и Кара-Тау (1 пункт), выясняется, что в Фергане не обнаружены следующие виды и разновидности: *Corbula* (*Cuneocorbula*) *angulata* Lam. var. *vasseuri* Cossm., *C. (C.) turkestanensis* Slodk. var. *slodkewitschi* Vial., *C. (C.) erigera* Vial., *Modiola jeremejewi* Rom. var. *aberrans* Vial., *M. jeremejewi* Rom. var. *cuneata* Vial., *M. jeremejewi* Rom. var. *besobrasovae* Vial., *M. composita* Vial., *M. karabilensis* Vial., *Cardita bukharensis* Vial., *C. minutula* Rom., *C. aegyptiaca* Fraas var. *orientalis* Vial., *C. turkomanica* Vial. Все эти формы распространены преимущественно в Бухарской депрессии; кроме них, в некоторых местонахождениях Бухары (Джар-Как, Маркач) и Ширабад-Байсунского района О. С. Вяловым отмечено присутствие *Pectunculus* sp. и *Natica* sp., которые обитают и обитали в бассейнах с соленостью, близкой к нормальной морской.

А. И. Осиповой были просмотрены коллекции из этого района (сборы Н. А. Билалова, 1935 г.), хранившиеся в тресте «Термезнефть» и определенные О. С. Вяловым. Выяснилось, что в местонахождениях Бухарской депрессии (гора Чадар, уроч. Ак-Джар и др.) *Corbula* (*Cuneocorbula*) *asiatica* Vial. имеет очень крупные размеры раковины — до 3,5 см в длину, а *Pectunculus* sp. — мелкие, с преобладанием раковин высотой 1,5—1,8 см. Такая мелкорослость представителей *Pectunculus* указывает на то, что они обитали не в оптимальных условиях, но для *Corbula asiatica* эти условия были, по-видимому, благоприятны. Нахождение *Pectunculus* вместе с капланбекским комплексом фауны, а также значительно более разнообразный состав этого комплекса (по сравнению с существовавшим в Фергане), свидетельствуют о том, что в этой части бухарского бассейна соленость менее отклонялась от нормальной морской².

В карбонатных отложениях бухарского яруса Таджикской депрессии известна еще более богатая фауна, населявшая некоторые участки таджикского бассейна в те моменты, когда соленость приближалась к нормальной морской. В состав этой фауны входили, как показала Л. В. Миронова (1952, 1953), разнообразные двустворчатые моллюски, в том числе *Gryphaea antiqua* (Schwetz.), *Cyprina morrisi* Sow., *Nemocardium edwardsi* (Desh.), серпулы, мшанки, морские ежи (Шмидт, 1953; Татарский, 1955).

Сравнивая комплексы фауны, обитавшие в бухарском веке в разных частях среднеазиатского бассейна, мы видим, что сообщество, существовавшее в Ферганской лагуне, было значительно обедненным и, по-видимому, состояло из форм, наиболее приспособленных к обитанию в условиях повышенной солености.

¹ В соответствии со стратиграфическими уточнениями, изложенными в кн. 1, части I, главе 4, мы относим к сузакскому ярусу фауну, найденную в горизонте к Южной Ферганы и в нижележащих терригенных отложениях. Другие исследователи (О. С. Вялов, Л. В. Миронова) считают их принадлежащими к бухарскому ярусу.

² Интересно отметить, что в Бухарской депрессии в этом комплексе присутствуют представители рода *Corbis*, которые обычно считаются обитателями полносоленых морей, но в юрских отложениях США приурочены также к доломитам и известнякам, переслаивающимся с гипсами (Imlay, 1957).

Сузакский ярус (Szk)

Е. В. Ливеровская (1953) для сузакского яруса в целом описала 6 сообществ: 1) *Potamides*, 2) *Pectunculus*, 3) *Turritella*, 4) *Meretrix*, 5) *Modiola elegans* и 6) *Corbula karaunkurica*. К ним добавлены еще 5 сообществ (*Cardita* — *Cucullaea*, *Panopaea*, *Perna*, *Cardita* — *Turritella*, *Lucina* — *Cardium*), остатки которых найдены в отложениях, ранее считавшихся бухарскими. Теперь эти отложения мы относим к сузакскому ярусу и в последнем выделяем три горизонта — нижнесузакский, среднесузакский и верхнесузакский. Соответственно этому дается и описание сообществ.

Сообщества раннесузакского времени

В отложениях этого времени обнаружены остатки следующих сообществ: 1) *Pectunculus*, 2) *Cardita* — *Cucullaea*, 3) *Panopaea*, 4) *Perna*, 5) *Meretrix*, 6) *Modiola elegans* и 7) *Corbula karaunkurica*.

Сообщество *Pectunculus*

В нижней части сузакского яруса это сообщество обнаружено в пяти местонахождениях. Включающие породы представляют известково-песчаные осадки литоральной зоны (тип 3; местонахождения Кара-Арт и Варзык), глины затишных участков литорали (тип 9; см. кн. 1, рис. 15, Сурхи, слой 11), глинистые и алевроитовые илы мелководной зоны (тип 14а; Камыш-Баши, Чангырташ; см. кн. 1, стр. 62, слой 3).

Характерная форма *Pectunculus* представлена обычно ядрами раковин с сомкнутыми створками (табл. XVI, фиг. 1, 2). Такое захоронение показывает, что раковины не подвергались значительному воздействию волнения и находятся на месте обитания. Наибольшее число *Pectunculus* (10 экз.) собрано в Камыш-Баши, где найдены также *Lucina* sp. В других местонахождениях в качестве второстепенных форм присутствуют: *Solecurtus subsolenoides* (Var.-Man.), *Crassatella* sp., *Cucullaea* sp. и *Lucina* sp.

В Варзыке остатки *Pectunculus*¹ и сопутствующих форм представлены разобщенными створками и ядрами; они заключены в разнородном песчанике, содержащем гравий и гальку, образовавшемся в зоне сильно подвижной воды. Как известно, ныне живущие *Pectunculus* принадлежат к подвижным, неглубоко зарывающимся формам и селятся на рыхлых грунтах различного состава, но преимущественно на участках дна с сильным движением воды, даже в зоне прибоя (Казакова, 1952). В таких условиях захоронение *Pectunculus* в виде разрозненных створок совершенно естественно и не дает основания считать комплекс форм, наблюдаемых в Варзыке, значительно перемещенным.

Нахождение *Pectunculus* в осадках с аутигенным глауконитом (Камыш-Баши, Чангырташ), экологический характер всего комплекса фауны раннесузакского времени и палеогеографическая обстановка свидетельствуют о том, что соленость Ферганского залива в это время была близка к нормальной морской. Это хорошо согласуется с известными данными об отношении к солености современных представителей *Pectunculus*, которые являются обитателями полносоленых морей, причем лишь некоторые виды переносят небольшое понижение солености (Ливеровская, 1953; Казакова, 1952).

¹ По данным Л. В. Мироновой (1960) они принадлежат к двум видам: *Pectunculus terebratularis* Lam. и *P. brevirostris* Sow.

Сообщество *Cardita* — *Cucullaea*

Обнаружено в пяти местонахождениях. Два из них представляют осадки литоральной зоны — песчано-известковые (тип 3, Варзык) и глинистые (тип 9, Айяма), остальные — осадки мелководной зоны: пески (тип 11, Амбаргаз), песчаные алевриты с обильным карбонатным цементом (тип 40г, Исфара) и известковые осадки, почти полностью доломитизированные (тип 40а, Кан). Сохранность фауны плохая, наиболее полно комплекс фауны сохранился в разрезе р. Исфары, где в верхней части слоя 4 (см. список в кн. 1, стр. 35) содержатся многочисленные, разнообразно ориентированные ядра моллюсков, среди которых много двустворчатых.

Анализ списка, данного В. Т. Балахматовой (1953), а также некоторые данные о размещении сообществ по дну водоема, позволяют предположить, что в этом довольно мощном (1,40 м) слое захоронены остатки двух сообществ, выделенных Е. В. Ливеровской (1949), — сообщества *Cardita* и *Panopaea*. Количественные данные, приведенные В. Т. Балахматовой (1953) при описании форм, показывают, что в этом местонахождении, как и в других, рассмотренных Е. В. Ливеровской (1949), преобладают представители рода *Cardita*. В. Т. Балахматовой определены здесь три вида этого рода — *Cardita* ex gr. *pectuncularis* Lam. (15 экз.), *Cardita* ex gr. *multicostata* Lam. (1 экз.), *Cardita* cf. *longa* Arkh. (2 экз.). Весьма многочисленны остатки *Cyprina morrisi* Sow. (36 экз.), а также различные таксонотные пелециподы — *Cucullaea dorsorotundata* Netsch. (15 экз.), *C. gibbosa* Netsch. (4 экз.), *Pectunculus* sp. (14 экз.), единичны *Arca* aff. *dulwichiensis* Wood и *Nucula* sp. В этом сообществе, обитавшем на песчано-алевритовом дне с примесью карбонатного ила, преобладали ползающие формы (*Cardita*, *Cucullaea*, *Pectunculus*, *Arca*) и свободно лежащие (*Cyprina*).

В других местонахождениях *Cyprina* не обнаружена, но *Cucullaea* sp., *Pectunculus* sp., *Arca* sp., а также *Parallelodon* sp. постоянно присутствуют в местонахождениях Кан и Амбаргаз; поэтому мы считаем, что сообщество *Cardita*, выделенное Е. В. Ливеровской (1949), следует называть *Cardita* — *Cucullaea*. В качестве второстепенных форм в него входят *Nemocardium* cf. *edwardsi* (Desh.), *Meretrix* aff. *montensis* Cossm., *Modiola elegans* Sow., *Tellina* sp., богато скульптурированные гастроподы *Fusus* sp., крупные *Turritella* sp., *Natica* sp., а также мелкие *Voluta* и *Potamides* sp.

Сообщество *Panopaea*

Обнаружено в трех местонахождениях, из коих два приурочены к самым прибрежным отложениям — гравийным и грубозернистым пескам (тип 3, Ак-Сай, Нарын), а одно — к песчаным алевритам с примесью карбонатного ила (тип 11, Калача-Мазар).

Несмотря на большую подвижность воды в зоне отложения гравийных и грубых песков, эти зарывающиеся формы в большинстве случаев сохраняются в виде двустворчатых ядер, тогда как остатки других форм, обитавших на поверхности грунта, сильно нарушены. Например, в Ак-Сай найдены 12 двустворчатых ядер довольно крупных *Panopaea* sp., а также многочисленные разрозненные створки и лишь редкие двустворчатые экземпляры толстостенных устриц.

В Нарыне найдено четыре двустворчатых ядра *Panopaea elongata* (Leym.) вместе с остатками *Cyprina morrisi* Sow. и ядрами крупных гастропод типа *Natica*. По-видимому, *Panopaea*, обитавшие в Ферганском заливе, подобно современным представителям рода *Panopaea* (Nichols a. Treadwell, 1946), зарывались довольно глубоко, и это способствовало сохранению их остатков. Согласно В. П. Казаковой (1952), обобщившей

данные об образе жизни и условиях обитания ныне живущих видов *Panopaea*, эти формы живут преимущественно на значительных глубинах (до 550 м) и населяют пески и илы. Как видно из наших материалов, более древние ферганские представители этого рода могли зарываться в более грубые осадки. Только в третьем из описанных нами местонахождений сообщество *Panopaea* приурочено к песчано-алевритовым грунтам, но и эти грунты являются отложениями мелководной зоны. Здесь вместе с двустворчатыми ядрами *Panopaea elongata* и *Panopaea* sp.¹ найдены ядра *Pectunculus* sp., *Lucina* sp., *Cardita* sp., *Meretrix* aff. *montensis* Cossm. Эти моллюски принадлежали к подвижному бентосу, ползающему по поверхности грунта или в верхних сантиметрах его.

Сообщество *Perna*

Обнаружено в четырех местонахождениях, приуроченных к песчаным и песчано-алевритовым осадкам мелководной зоны и содержащим значительную примесь карбонатного ила и аутигенный глауконит (типы 11, 12). Три местонахождения (Исфара, Калача-Мазар и Шураб) относятся к одному слою, прослеженному на расстоянии 14 км (см. кн. 1, рис. 63). Остатки *Perna* представлены здесь двустворчатыми ядрами и отпечатками; на месте растворенных створок раковин остались тонкие щели, точно передающие очертания створок. *Perna* наилучше сохранились в разрезе Исфары (слой 4) и горы Калача-Мазар², где большинство экземпляров занимает вертикальное или косое положение по отношению к горизонту и замочный край раковины обращен вниз; раковины были захоронены закрытыми или слабо раскрытыми (см. кн. 1, рис. 41). Таким образом, здесь остатки *Perna* сохранились в прижизненной ориентировке — она показывает, что этот моллюск прикреплялся к субстрату бисуссом и что его раковины располагались на морском дне торчком.

В разрезе Шураб, расположенном ближе к древней береговой линии, тот же слой переполнен тесно расположенными отпечатками цельных раковин *Perna*, лежащими плашмя; здесь поселение было нарушено волнением.

Еще более нарушенным является местонахождение у кишлака Сулюкта, где многочисленные обломанные крупные раковины *Perna* заключены в песчанике, лежащем в самом основании толщи так называемых «сулюктинских песков».

Сообщество *Meretrix*

Это сообщество в сузакское время имело очень ограниченное распространение — оно обнаружено лишь в Чангырташе и Караункуре. В первом местонахождении в глинисто-алевритовых осадках мелководной зоны (тип 13) обнаружены ядра и отпечатки *Meretrix* aff. *sulcataria* Desh., *Meretrix* cf. *ovalina* Desh., *Meretrix* sp. и *Cardita* sp. В Караункуре остатки *Meretrix* cf. *sulcataria* также приурочены к алевритам, но образовавшимся в самой прибрежной зоне (тип 8). По-видимому, эти представители подвижного бентоса могли обитать на различных глубинах, но при умеренной подвижности воды.

Сообщество *Modiola elegans*

Найдено лишь в одном пункте Сев. Ферганы, в глинах разреза Сурхи (тип 9). Разобщенные створки небольших тонкостенных хрупких раковин

¹ Л. В. Мироновой (1960) отсюда определены: *Panope aequalis* Schafh., *P. vau-dini* (Desh.) и описан новый вид *Panope ispharinica* Miron.

² Л. В. Мироновой (1960) эта форма описана под названием *Pedalion bazini* (Desh.).

Modiola elegans Sow. захоронены целыми, вероятно вблизи места обитания (табл. XVI, фиг. 3). По мелкорослости и тонкости раковин эти моллюски очень напоминают обитателей относительно глубоководных плов, но присутствие в этом слое нор *Callianassa* и их клешней, а также несомненная близость к береговой линии, позволяют отнести этих двустворок к обитателям мягких грунтов затишных участков прибрежной зоны. Нахождение этого сообщества в осадках (см. кн. 1, рис. 15, Сурхи, слой 12), быстро замещающихся красноцветными дельтовыми отложениями, показывает, что *Modiola elegans*, подобно некоторым современным представителям этого рода (Мерклин, 1950), обитали в условиях пониженной солености, в приустьевом участке залива.

Сообщество *Corbula karaunkurica*

В Караункуре в глинисто-известковой конкреции, заключенной в глинах затишных участков литорали (тип 9), обнаружен своеобразный мелкорослый комплекс, не похожий на все остальные сообщества сузакского яруса. Преобладают ядра мелких двустворчатых *Corbula karaunkurica* Liwer., достигающие 6 мм в длину и 4,5 мм в высоту (табл. XVI, фиг. 4,5); кроме них присутствуют раковины *Natica* sp. до 10 мм в высоту и ширину, относительно крупная (до 25 мм в длину) раковина *Cardita* sp. и редкие *Potamides romanovskyi* Vial. var. (табл. XVI, фиг. 6, 7).

Мелкие размеры почти всех раковин указывают на то, что обитавшие здесь организмы подвергались угнетению.

Близость красноцветных дельтовых выносов и тонкозернистость включающих осадков позволяют предположить, что угнетающе действовала пониженная соленость в этом участке залива или застойность придонных вод.

Сообщества среднесузакского времени

В отложениях этого времени обнаружены остатки следующих сообществ: 1) *Pectunculus*, 2) *Potamides ossipowae*, 3) *Cardita* — *Turritella* и 4) *Lucina* — *Cardium*.

Сообщество *Pectunculus*

Это сообщество пользовалось, как и в раннесузакское время, большим распространением и обнаружено в семи местонахождениях, из которых только одно (Кан) находится в Южной Фергане, остальные — в Северной. Вмещающие породы в четырех пунктах представлены грубопесчаными или песчано-известковыми осадками литоральной зоны (тип 3; Дошман¹, Кара-Арт, Кара-Алма, Сурхи) и в трех пунктах известковыми отложениями мелководной зоны (тип 22, Ак-Сай; тип 30, Чарвак; тип 40а, Кан).

В большинстве местонахождений ядра *Pectunculus* захоронены с сомкнутыми створками; число найденных экземпляров не превышает 10 (табл. XVI, фиг. 1). Из второстепенных форм наиболее обычны: *Cardita* sp., *Cardium* sp., *Meretrix* cf. *tokodensis* Oppenh., *Gryphaea errara* Vial. Реже присутствуют: *Cucullaea* sp., *Crassatella* sp., *Lucina* sp., *Tellina* sp., *Natica* sp., *Pleurotomaria* sp., *Fusus* sp. и *Voluta* sp.

Сообщество *Potamides ossipowae*

Обнаружено в пяти местонахождениях, из которых три находятся в Северной Фергане (Караункур, в двух слоях; Айяма, Сурхи) и два — в Южной (Бужум, Исфара). Многочисленные остатки *Potamides ossipowae*

¹ Из Дошмана Л. В. Мироновой (1960) определен *Pectunculus* cf. *volgensis* Netsch.

Liwer. сохранились в виде ядер (табл. XVI, фиг. 8, 9); в качестве второстепенных форм присутствуют ядра и отпечатки разобщенных, но целых створок *Cardita* sp. и *Meretrix* sp., есть также *Natica* sp.

Местонахождения сообщества *Potamides* очень показательны. В Караункуре ядра этого вида буквально переполняют литоральные известковые породы, содержащие гравий и гальку и имеющие 3 м мощности (тип 4). На коротком расстоянии эти осадки замещаются красноцветными отложениями. В таких же осадках *Potamides ossipowae* встречены в разрезах Айляма (кн. 1, рис. 15, слой 10) и Сурхи, но в последнем содержащий их слой имеет всего 20 см мощности.

Как известно, современные представители этого рода принадлежат к подвижному бентосу и массовое развитие имеют в солоноватоводных бассейнах или в приустьевых участках нормальных по солености бассейнов. В данном случае приходится принять последнее, так как при некотором удалении от берега синхроничные отложения уже заключают сообщество *Pectunculus* (см. кн. 1, рис. 15, Сурхи, слой 14).

В Южной Фергане многочисленные остатки *Potamides ossipowae* обнаружены также в окраинной части залива, в разрезе Бужум, в литоральных отложениях, представленных красноватым глинистым известняком. Здесь находятся также редкие *Turritella* sp. и *Cerithium* sp. По стратиграфическому положению этот слой отвечает горизонту *k* (см. описание исфаринского разреза, кн. 1, стр. 42, слой 6—9), который охарактеризован сообществом *Lucina—Cardium*, описанным ниже.

Сообщество *Cardita—Turritella*

Обнаружено в Бужуме, в глинисто-известковых осадках мелководной зоны. Преобладают ядра мелких (до 10 мм в длину) *Cardita* sp. и небольших *Turritella* sp.; более редки *Meretrix* sp. и *Crassatella* sp.

При сравнении этого сообщества с раннесузакским сообществом *Cardita—Cucullaea* видно, что здесь уже полностью отсутствуют таксонотные двустворчатые моллюски, столь чувствительные к отклонению солености от нормальной морской, но сохранилось еще много *Turritella*, современные представители которых не выносят значительного понижения солености (Ливеровская, 1953).

Отмеченные особенности, наряду с мелкорослостью форм, свидетельствуют о том, что условия обитания стали менее благоприятными, чем в раннесузакское время.

Сообщество *Lucina—Cardium*

В верхней части горизонта *k* исфаринского разреза в заглифованных доломитах (отложения соленых лагун, см. кн. 1, тип 3, стр. 139) обнаружены ядра и отпечатки, среди которых, по данным Е. В. Ливеровской, резко преобладают остатки *Lucina* sp. и мелких *Cardium* sp., часты *Solecortus* sp. и *Pyramidella* sp., единичны *Cardita* sp., *Arca* sp. и *Natica* sp. Весьма интересно присутствие здесь *Corbula (Cuneocorbula) biangulata* Desh., *Modiola jeremejewi* Rom., *Cerithium zeravschanensis* Vial., которые в бухарском веке составляли характерное сообщество, существовавшее в соленой лагуне. Таким образом, в описываемом комплексе одновременно обитали *Arca*, *Cardium*, *Natica*, *Solecortus*, которые в предшествующее время входили в морские сообщества *Cardita—Cucullaea* и *Pectunculus*, а также представители бухарского сообщества *Corbula (Cuneocorbula) — Modiola jeremejewi*.

Разнородность сообщества становится понятной при рассмотрении положения слоя, заключающего упомянутые остатки, и его фациаль-

ного характера — он является пограничным между морскими отложениями и лагунной гипсоносной толщей, не содержащей остатков фауны (см. кн. 1, ч. I, глава 4, исфаринский разрез, слой 9). Очевидно, в условиях, переходных от морских к лагунным, еще существовали представители нормальной морской фауны, из которых отдельные формы были даже многочисленными, и вновь получили распространение моллюски, приспособленные к обитанию в водах с повышенной соленостью.

Интересно отметить, что несколько видов *Cuneosorbula* и *Modiola jeremejewi* распространены в этом горизонте весьма неравномерно. В пределах одной полосы выходов они то переполняют включающую породу, то встречаются единично, примешиваясь к морской фауне. Кроме того, местами Л. В. Мироновой были в большом количестве собраны остатки *Potamides ossipowae* (определение Е. В. Ливеровской). Такое мозаичное распределение сообществ говорит в пользу того, что в это время соленость в южной части Ферганского залива значительно колебалась. Палеогеографические данные (см. кн. 1, стр. 275) позволяют предполагать, что пресные воды поступали с островов.

Сообщества позднесузакского времени

В отложениях этого времени известно только одно сообщество — *Turritella*, обнаруженное в Юго-Западной Фергане, в двух пунктах в районе Сулюкты.

Сообщество *Turritella*

В мелководных известковых осадках с примесью песка и раковинного детрита захоронены остатки *Turritella* sp. в виде ядер, а также редкие *Meretrix* sp. и *M. cf. tokodensis* Oppenh.

Сравнивая сообщества, обнаруженные в разных горизонтах сузакского яруса Ферганы, мы видим, что наибольшее число их найдено в отложениях раннесузакского времени, причем здесь же отмечено и наиболее многокомпонентное сообщество *Cardita* — *Cucullaea*. Как было показано выше (см. кн. 1, стр. 266), эти сообщества обитали в заливе, относительно хорошо сообщавшемся с другими частями палеогенового моря и имевшем соленость, близкую к нормальной морской.

В отложениях среднесузакского времени обнаружено меньшее число сообществ и состав их более однообразен. Это, по-видимому, отражает реальную картину обеднения фауны, что, вероятно, было связано с некоторым обмелением залива и изменением солености его вод. В пользу такого предположения говорит появление во многих пунктах сообщества *Potamides ossipowae*, характерного для приустьевых опресненных участков, и присутствие в сообществе *Lucina* — *Cardium* форм, способных выносить значительное повышение солености. Это подтверждают и литологические и палеогеографические данные, обобщенные в части III (см. стр. 273). Они же объясняют нам почти полное исчезновение этих сообществ в позднесузакское время, что было следствием прогрессирующего обмеления залива и сильного повышения солености его вод.

Алайский ярус (А1)

Е. В. Ливеровской (1953) были выделены следующие девять сообществ: 1) *Meretrix* — *Cardita*, 2) *Turritella*, 3) *Diplodonta*, 4) *Turritella* — *Taxodonta*, 5) *Panopaea*, 6) *Limopsis*, 7) *Eulima* — *Meretrix tschangirtschensis*, 8) *Ampullaria* и 9) *Unio*. Мы считаем возможным объединить

сообщества *Turritella* и *Turritella* — *Taxodonta*, и, на основании дополнительных материалов, выделяем еще сообщество *Cardium*.

О распространённости перечисленных сообществ с большим или меньшим приближением можно судить по числу местонахождений каждого сообщества, обнаруженных в разных горизонтах алайского яруса

Таблица 4
Распределение сообществ алайского яруса по горизонтам

Сообщества	Al ₁	Al ₂ ¹	Al ₂ ²	Al ₂ ³	Всего
<i>Meretrix</i> — <i>Cardita</i>	4	20	6	11	41
<i>Turritella</i>	5	8	1	2	16
<i>Diplodonta</i>	—	3	4	2	9
<i>Panopaea</i>	1	—	—	4	5
<i>Ampullaria</i>	1	—	2	3	6
<i>Cardium</i>	—	1	—	—	1
<i>Limopsis</i>	—	1	—	—	1
<i>Eulima</i> — <i>Meretrix tschangirtaschensis</i>	—	5	36	2	43
<i>Unio</i>	—	—	18	—	18

(табл. 4). Исключение представляют отложения раннеалайского времени (Al₁), в которых ископаемые очень плохо сохранились и были собраны из немногих слоев.

Сообщество *Meretrix* — *Cardita*

Это сообщество в алайском веке было наиболее распространенным — оно известно более чем из сорока местонахождений. В нижнеалайских отложениях это сообщество обнаружено в Исфаре, Камыш-Баши, Риштане и Сары-Токе; в горизонте Al₂¹ это сообщество отмечено в районах Об-Джувоза (два пункта), Шураба (семь пунктов), в Сары-Токе (два пункта), Сары-Камыш-Сае, Кочкар-Ата, Алды-Яре, Чангете (два пункта), Яссы (два пункта), Чангырташе, Караункуре и др. В середине позднеалайского времени (Al₂²), в связи с сильным понижением солёности вод залива (см. кн. 1, часть III, главу 1), ареал этого сообщества сильно сократился — оно обитало преимущественно вблизи западного пролива (Об-Джувоз, Таш-Рават) и обнаружено также в других немногих пунктах (Калача-Мазар, Исфара, Тютак-Сай). В конце позднеалайского времени сообщество *Meretrix* — *Cardita* вновь получило большое распространение (Шураб, Бужум, Кызыл-Арча, Абшир-Сай, Кочкар-Ата, Чангырташ, Кызыл-Яр, Нарын и др.).

Остатки его представлены двустворчатыми ядрами и отпечатками, заключёнными в известково-глинистых, известковых и глинистых осадках мелководной зоны (тип 14, 15, 26—29).

В состав сообщества входят несколько видов *Meretrix* и *Cardita*. В позднеалайских сообществах *Meretrix* обычно преобладают количественно и представлены преимущественно *M. incrassata* Sow., *M. cf. sulcataria* Desh., реже *M. cf. sublunularia* Arch., *M. ovalina* Desh. и другими видами (табл. XVII, фиг. 4—10). *Cardita* играют подчиненную роль и более однообразны в видовом отношении (*Cardita astieri* Orb. или близкие к ней виды, табл. XVII, фиг. 11, 12).

Эти ползающие формы образовывали большие поселения на мягких грунтах, отлагавшихся в зоне с умеренной подвижностью воды. Из сопутствующих форм в этом сообществе отмечены редкие *Panopaea* sp., *Lucina* sp.,

Cultellus sp., *Modiola* sp., *Crassatella* sp., единичные *Cardium* sp., *Meretrix tschangirtaschensis* Liwer., *Mytilus* sp., *Avicula* sp., *Solen* sp., *Leda* sp., *Nucula* sp. и *Arca* sp. Иногда вместе с *Meretrix* и *Cardita* в больших количествах присутствуют *Diplodonta* aff. *renulata* Desh., *Diplodonta* sp. и *Turritella* sp. Из других гастропод обнаружены редкие *Natica* sp., единичные *Mesalia fasciata* Lam. var. *fasciata* Vial. et Sol., *Eulima* sp., *Ampullaria* sp., *Calyptrea* sp. и *Voluta* sp.

Сообщество *Meretrix* — *Cardita*, существовавшее в раннеалайское время (Al₁), отличается от описанного тем, что в нем представители *Cardita* значительно преобладают над *Meretrix*, а среди второстепенных форм присутствуют *Pholadomya* sp. Эти особенности раннеалайского сообщества *Meretrix* — *Cardita* объясняются, может быть, тем, что в это время соленость меньше отклонялась от нормальной морской, чем в позднеалайское время.

Сообщество *Turritella*

В раннеалайское время это сообщество обитало в районе Исфары и Камыш-Баши на алевроитово-известковых илах (тип 15) и в Бужуме на грубых песках литоральной зоны (тип 3). В горизонте Al₁¹ три местонахождения также приурочены к литоральным песчано-известковым осадкам (тип 3, Ак-Сай и два слоя в Майли-Сая), одно — к известковым илам с примесью алевроита (тип 30, Камыш-Баши) и четыре — к ракушникам мелководной зоны (тип 26в). В горизонте Al₁² сообщество *Turritella* найдено также в ракушниках (Сары-Ток), а в Al₁³ — в детритусовых известниках (тип 19). Таким образом, *Turritella* селились на разнообразных, но всегда плотных грунтах.

Остатки *Turritella* сохранились в виде ядер, часто неполных, вследствие чего они в большинстве случаев могут быть определены только до рода. Е. В. Ливеровской установлены следующие виды, входящие в это сообщество: *Turritella* cf. *ferganensis* Vial. et Sol., *T.* cf. *alaica* Vial. et Sol., *T. sumsarica* Vial. et Sol., *T. soluni* Liwer. (табл. XVI, фиг. 11, 12). В качестве второстепенных форм присутствуют *Cardita* sp., *Meretrix sulcataria* Desh., *Lucina* sp., *Natica* sp., *Turbonilla* sp. и *Fusus* sp.

По данным Е. В. Ливеровской (1953), из широко распространенных моллюсков алайского яруса *Turritella* являются наиболее стеногалинными морскими формами. Современные представители этого рода населяют, например, такие полносолёные моря, как Средиземное (Зенкевич, 1951а) и проливы с соленостью воды до 30‰ (Скагерак, Каттегат), но отсутствуют в Черном море и в проливах Бельты и Зунд, где соленость падает до 20‰.

Эти данные показывают, что нижний предел солености для рода *Turritella* находится между 20 и 30‰. По-видимому, *Turritella*, населявшие Ферганский залив, обитали при солености, близкой к этому пределу.

Сообщество *Diplodonta*

В горизонте Al₁¹ это сообщество обнаружено на промысле КИМ (два слоя) и в Кызыл-Яре, в горизонте Al₁² — в Шурабе (два слоя), Сары-Камыш-Сая и Караункуре, в горизонте Al₁³ — в районе КИМ и в Чангырташе. Обычно это сообщество приурочено к известковым и глинисто-известковым осадкам мелководной зоны (типы 27—29), часто доломитизированным. По-видимому, сообщество *Diplodonta* обитало на тиховодных участках залива и селилось на мягких илах, иногда содержащих примесь раковинного детрита.

Преобладающей формой являлась *Diplodonta* aff. *renulata* Desh., сохраняющаяся в виде двустворчатых ядер (табл. XVII, фиг. 14); представи-

тели этого вида были особенно многочисленны в Ферганском заливе в середине позднеалайского времени (Al_2^3). Постоянно присутствуют также остатки *Diplodonta* sp. и единичные экземпляры второстепенных форм — *Meretrix* sp., *Cardita* sp., *Lithophaga* sp., *Phacoides* sp., *Calyptraea* sp., *Natica* sp., *Turritella* sp. Только в горизонте Al_2^3 в двух случаях почти в равных количествах с *Diplodonta* присутствуют *Meretrix* sp.

Сообщество *Panopaea*

Обнаружено в пяти местонахождениях, одно из которых приурочено к песчаным литоральным осадкам (тип 3, Бужум) раннеалайского времени, а четыре — к известковым и известково-глинистым осадкам мелководной зоны в горизонте Al_2^3 (типы 19, 28—29; КИМ, Исфара, Бужум, Кызыл-Арча).

Остатки *Panopaea* представляют ядра удлинённых, гладких и сильно зияющих раковин. Они лучше всего сохранились в Кызыл-Арче, где собрано 26 ядер, принадлежащих, по-видимому, к двум или трем видам (табл. XVII, фиг. 15, 16). Кроме этих, глубоко зарывавшихся форм, здесь присутствуют немногочисленные *Meretrix* sp. и *Turritella* sp., которые обитали ближе к поверхности грунта, а также *Cardita* sp.

Сообщество *Ampullaria*

Это сообщество было распространено почти исключительно в юго-западной части залива (горизонт Al_2^2 — Об-Джувоз, Тоған; горизонт Al_2^3 — Андарак, Амбаргаз, Сулюкта), где оно заселяло глинисто-известковые осадки. Кроме того, оно обнаружено в нижнеалайских отложениях Камыш-Баши.

Основная форма сообщества, крупная гастропода, условно отнесена Е. В. Ливеровской (1953) к *Ampullaria* (?) *ivanowi* Rom. (табл. XVI, фиг. 10). В одном местонахождении второстепенные формы представлены *Cardium* sp., *Cardita* sp., *Turritella* sp. и *Calyptraea* sp., в других пунктах сопутствующие формы в сборах отсутствуют.

Отличительной особенностью известковых осадков, заключающих *Ampullaria*, является их значительная глинистость (типы 28, 29). Эти гастроподы, по-видимому, предпочитали такое мягкое дно, на котором охотно селились и многие пелециподы.

Сообщество *Cardium*

Обнаружено лишь в одном местонахождении (Об-Джувоз), в отложениях горизонта Al_2^1 . Остатки этого сообщества представлены многочисленными ядрами крупных *Cardium* sp. Они были захоронены, с обеими створками в связи, в песчано-известковых осадках мелководной зоны (тип 30).

Если учесть, что представители этого рода в других частях залива были очень редки и являлись второстепенными формами в сообществе *Meretrix*—*Cardita*, то нахождение многочисленных *Cardium* вблизи западного пролива можно рассматривать как указание на то, что они были чувствительны к отклонению солености и селились там, где соленость была близкой к нормальной морской.

Сообщество *Limopsis*

В горизонте Al_2^1 в районе Шор-Су — Исфара в известково-глинистых осадках мелководной зоны (тип 29) обнаружены 10 двустворчатых ядер *Limopsis*, точнее неопределимых. Вместе с ними находятся единичные *Arca* sp., *Meretrix* cf. *mayeri* Netsch., *M.* cf. *tokodensis* Oppenh., *Phola*

domya sp., *Panopaea* sp., *Turritella* aff. *ferganensis* Vial. et Sol., а также *Diplodonta* sp. (3 экз.) и *Lucina* sp. (7 экз.) Это единственное местонахождение алайского яруса, где встречены вместе таксонотные пелециподы *Limopsis* и *Arca*. Оба эти рода являются стеногалинными морскими, и нахождение их свидетельствует о проникновении сюда вод из открытого моря. Следует отметить, что названные выше виды *Meretrix* не обнаружены в других местонахождениях алайского яруса.

Сообщество *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis*

В горизонте Al_2^1 это сообщество обнаружено в Исфаре, Шурабе (два слоя) и Сары-Токе (два слоя). Очень широко оно распространено в горизонте Al_2^2 — Таш-Рават, КИМ, Исфара (три слоя), Шураб (три слоя), Бужум (два слоя), Камыш-Баши, Сары-Камыш-Сай (пять слоев), Тютак-Сай, Сары-Ток (четыре слоя), Кан, Абшир-Сай, Кочкар-Ата, Чангырташ (четыре слоя), Майли-Сай (два слоя), Караункур (пять пунктов), Сурхи (два слоя). В горизонте Al_2^3 это сообщество обнаружено только в Ак-Сая (два слоя) и Нарыне. Остатки сообщества в виде раковин, ядер и отпечатков захоронены в известковых осадках мелководной зоны — оолитовых, фораминиферовых (типы 21, 22); часто они являются порообразующими и слагают ракушники (тип 26). В горизонте Al_2^2 эти осадки при удалении от берега, как правило, сменялись тонкими доломитовыми илами — осадками больших глубин (тип 34).

В описываемом сообществе обычно преобладают остатки мелкой гастроподы *Eulima* sp. (табл. XVI, фиг. 13), в меньшем, но также в значительном количестве присутствуют остатки мелких, явно угнетенных *Meretrix*, отнесенных Е. В. Ливеровской (1953) к новому виду — *M. tschangirtaschensis* (табл. XVII, фиг. 1—3). Вместе с этими двумя основными формами иногда встречаются ядра, реже раковины очень мелкой натикообразной гастроподы, которую Е. В. Ливеровская предположительно отнесла к роду *Carychium* Menke из сем. Auriculidae Blainv. (легочные гастроподы). По ее данным, представители этого семейства сейчас живут у морских берегов или в соленых болотах, частью на суше. Остатки *Carychium* обнаружены преимущественно в отложениях горизонта Al_2^2 (КИМ, Сары-Ток, Чангырташ, Сурхи), когда влияние вод, текущих с суши, было особенно сильным (см. кн. 1, часть III, главу 1), а также в горизонте Al_2^1 (Шураб). В трех из перечисленных пунктов найдены и другие сопутствующие формы — *Meretrix* sp., *M. sulcataria* Desh. и *Cardita* sp.

В 16 местонахождениях сообщества *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis* сопутствующие формы не обнаружены; в 15 пунктах эти формы представлены немногочисленными *Diplodonta* aff. *renulata* Desh., *Unio* sp., *Turritella* sp., *Meretrix* sp., *Meretrix* aff. *sulcataria* Desh. и редкими или единичными *Avicula* sp., *Turbonilla* sp., *Calyptraea* sp. и *Corbula* (*Cuneocorbula*) *biangulata* Desh.

Нахождение последнего вида особенно интересно потому, что в бухарском веке он имел большое распространение и входил в сообщество *Corbula* (*Cuneocorbula*) — *Modiola jeremejewi*, обитавшее в соленых лагунах. Среди моллюсков алайского яруса, собранных нами в большом количестве (около 1000 экз.), обнаружено только три экземпляра этого вида. Они найдены в Исфаре в двух слоях горизонта Al_2^2 , образовавшегося при сильно пониженной солености. Вместе с *Corbula* (*Cuneocorbula*) *biangulata* здесь, кроме *Eulima* sp. и *Meretrix* sp., находятся также *Unio* sp. Можно предположить, что данный вид *Cuneocorbula* не являлся ультрагалинным, а мог существовать при большом диапазоне соленостей, подобно некоторым современным животным, населяющим водоемы с очень высокой соленостью (Книпович, 1938; см. ниже, стр. 247 и 275).

В литературе имеются лишь скудные сведения об условиях и образе жизни современных представителей рода *Eulima*. По данным Тиле (Thiele, 1931), многочисленные виды этого рода обитают сейчас в различных морях. Некоторые авторы считают род *Eulima* типичным для тропической области (Коробков, 1950а). Несколько больше освещены условия жизни одного вида этого рода — *Eulima incurva*, который обитает в Черном море и является характерной формой донного комплекса фазеолинового ила (Зернов, 1913), распространенного примерно от глубины 65 м до глубины 130 м. По материалам, приведенным А. Д. Архангельским (1927, табл. II), видно, что *Eulima* в Черном море распространена начиная от глубин около 5 до 75—80 м. По данным К. О. Миласевича (1916), этот вид встречается также в Атлантическом океане от Норвегии до Азорских островов, в морях Средиземном, Адриатическом и Мраморном. В то же время он отсутствует в Азовском море, где соленость ниже $14^{\circ}_{\text{‰}}$. Это позволяет предположить, что нижним пределом солености для этого вида является $15\text{--}16^{\circ}_{\text{‰}}$. Таким образом, среди современных представителей *Eulima* известен вид, выносящий значительное понижение солености. Однако *Eulima*, населявшие Ферганский залив, жили, по-видимому, при еще более низкой солености. Об этом свидетельствует как частое совместное нахождение *Eulima* и *Unio*, так и то, что обе эти формы имели большое распространение в одном горизонте алайского яруса, когда другие моллюски были весьма малочисленны (Al_2^2 , см. кн. 1, табл. 3, и кн. 2, табл. 3; рис. 70, 71, в кн. 1).

Е. В. Ливеровская (1953) высказала также предположение о том, что массовое развитие *Eulima* в алайское время было связано с богатой донной растительностью, служившей и пищей, и обиталищем для этих мелких гастропод. Это предположение не подтверждается ни имеющимися у нас материалами, ни данными об образе жизни современных *Eulima*. Так, хотя в некоторых слоях алайского яруса вместе с *Eulima* и встречаются остатки сифонниковых водорослей, но в большинстве местонахождений этого сообщества они полностью отсутствуют. Что же касается ныне живущих представителей рода *Eulima*, то известно, что некоторые виды являются паразитами иглокожих, другие же ведут свободный образ жизни; морфологически, паразиты ничем существенно не отличаются от своих свободно живущих родичей (Руководство по зоологии, 1940).

Как указывалось выше, иглокожие, вообще редкие в Ферганском заливе, совсем отсутствовали в середине позднеалайского времени, когда *Eulima* имели максимальное распространение. Таким образом, по-видимому, *Eulima*, обитавшие тогда в заливе, принадлежали к свободно живущим формам. Судя по материалам, приведенным выше (см. кн. 1, часть II, главу 4; часть III, главу 1), они населяли преимущественно зону малых глубин — от нижней границы литорали до немногих десятков метров.

Сообщество *Unio*

Это сообщество обнаружено в 18 местонахождениях, относящихся только к горизонту Al_2^2 — КИМ, Исфара, Шураб, Бужум, Камыш-Баши, Сары-Камыш-Сай (два слоя), Сары-Ток (6 слоев), Кан, Караункур, Танге, Шайдан Аштский, Сатарское плато. Сообщество приурочено к известковым осадкам мелководной зоны — детритическим, оолитовым, ракушечным, тонкозернистым (типы 19, 21, 26, 27), которые иногда бывают доломитизированы (тип 40а).

Остатки *Unio* sp. сохранились в виде отпечатков створок или ядер крупных двустворчатых раковин до 6 см длиной, иногда имеющих частично сохранившуюся раковину (табл. XVII, фиг. 13). Обычно эти остатки многочисленны и располагаются преимущественно на одной

поверхности наслоения (табл. XX). Очень часто такие поверхности с *Unio* наблюдаются среди ракушников и раковинно-детритических известняков, заключающих сообщество *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis* и редкие *Unio* sp. Если эти породы достигают мощности 0,40—1 м, то многочисленные остатки *Unio* могут быть обнаружены на двух-трех поверхностях наслоения. Однако нередко *Unio* находятся в тонкозернистых или оолитовых известняках, не заключающих никаких других остатков фауны (Сары-Камыш-Сай, Танге, Шайдан Аштский, Бужум, КИМ, некоторые слои в Сары-Токе). Очень редко приходилось наблюдать слои в несколько сантиметров мощностью, образованный в основном остатками *Unio* (Сары-Ток, Шураб).

Как хорошо видно на рис. 49 и 51 (в кн. 1), в породах, заключающих *Unio*, отсутствуют грубые зерна или значительная терригенная примесь, что могло бы быть при перемещении остатков *Unio*, обитавших в речных водах. По-видимому, *Unio* селились на участках дна залива, находившихся вблизи впадения рек. Однако и в этой зоне соленость преимущественно была выше той, которую могли переносить *Unio*, поэтому поселения *Unio* существовали недолго и их остатки не образовывали слоев сколько-нибудь значительной мощности.

В отношении верхнего предела солености, при которой могут существовать *Unio*, в литературе высказываются разные мнения: одни авторы указывают, что *Unio* не переносят повышения солености более 3‰ (Коробков, 1950а; Воробьев, 1949), другие считают, что *Unio* могут жить и в слабосоленоватых бассейнах (Давиташвили, 1949). С последним мнением скорее согласуются имеющиеся у нас факты.

При сравнении сообществ моллюсков, населявших Ферганский залив в сузакский и алайский века, видно, что общими у них были только два сообщества — *Panopaea* и *Turritella*, тогда как большинство сообществ сузакского века исчезло (*Pectunculus*, *Cardita* — *Cucullaea*, *Perna*, *Modiola elegans*, *Corbula karaunkurica*, *Potamides ossipowae*, *Lucina* — *Cardium*). Некоторые роды, представленные ранее незначительно или единично (*Meretrix*, *Eulima*, *Diplodonta*; табл. 3, 4) в алайском бассейне были широко распространены и образовали новые сообщества (*Meretrix* — *Cardita*; *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis*; *Diplodonta*). Кроме того, появились и образовали сообщества *Limopsis* и *Unio*, отсутствовавшие в Ферганском заливе в сузакский век.

Е. В. Ливеровская (1953) указала, что место *Pectunculus*, широко населявших мелководную зону Ферганского залива в ранне- и среднесузакское время, в алайском веке заняли *Meretrix* и *Cardita*. Она отметила также, что массовое развитие рода *Meretrix* (= *Cytherea*), наряду с исчезновением индикаторов нормальной солености, в палеогеновых морях Европы характеризует солоноватоводные, а не морские бассейны. С выводами Е. В. Ливеровской хорошо согласуется то, что можно сказать о солевом режиме алайского водоема на основании устриц. Широкое распространение крупных устриц *Turkostrea* в Ферганском заливе лучше всего может быть объяснено некоторым опреснением не только в береговых приустьевых участках рек и в лагунах, но и на всем его протяжении. Выше (кн. 1, часть III) было показано, что алайское море Ферганы всегда в какой-то степени оставалось изолированным от более открытых частей мирового океана; поэтому его солевой режим отклонялся от нормального. Следы значительного понижения солености вод залива мы встречаем в середине позднеалайского времени, когда почти на всей известной нам площади донное население качественно обеднело и большое распространение приобрели сообщества *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis* и *Unio*.

Туркестанский ярус (Trk)

Сборы, произведенные нами в туркестанском ярусе, неравномерны, что связано с очень плохой сохранностью ископаемых в глинистых толщах. Вследствие этого больше всего остатков было собрано из горизонта *m* (Trk_2^1 и Trk_2^3), несколько меньше из глин Trk_1 и очень мало из глин Trk_3 . Эти сборы недостаточны для получения полного представления о фаунистических комплексах туркестанского века, но позволяют охарактеризовать основные сообщества трех горизонтов туркестанского яруса (Trk_1 , Trk_2^1 , Trk_2^3) и выявить особенности состава фауны моллюсков для каждого из этих горизонтов. Как указывалось выше (см. кн. 1, часть I, главу 4), горизонт Trk_2^2 представлен в основном лагунными отложениями и остатки фауны в нем не обнаружены.

Е. В. Ливеровской (1953) в фауне туркестанского яруса были выделены следующие сообщества: 1) *Meretrix — Cardita*, 2) *Turritella*, 3) *Panopaea*, 4) *Modiola — Tellina*, 5) *Tellina surchinensis*, 6) *Eulima — Meretrix tschangirtaschensis*. Дополнительные сборы дали возможность выделить, кроме перечисленных, еще три сообщества — *Crassatella*, *Pectinidae* и *Unio* — и показали, что сообщество *Modiola — Tellina* имеет более богатый состав и может быть названо сообществом *Tellina — Leda*.

Распределение местонахождений перечисленных сообществ по горизонтам туркестанского яруса показано на табл. 5.

Таблица 5

Распределение сообществ туркестанского яруса по горизонтам

Сообщества	Trk_1	Trk_2^1	Trk_2^3	Trk_3	Всего
<i>Meretrix — Cardita</i>	7	5	4	3	19
<i>Turritella</i>	3	1	3	—	7
<i>Panopaea</i>	3	—	—	—	3
<i>Tellina — Leda</i>	6	—	—	—	6
<i>Tellina surchinensis</i>	2	—	1	—	3
<i>Crassatella</i>	3	—	—	—	3
<i>Pectinidae</i>	2	—	—	—	2
<i>Eulima — Meretrix tschangirtaschensis</i>	—	14	1	—	15
<i>Unio</i>	—	1	—	—	1

Сообщества *Meretrix — Cardita*, *Turritella*, *Panopaea*, *Eulima — Meretrix tschangirtaschensis* и *Unio*, населявшие преимущественно мелководную зону, были унаследованы от алайского века; они обнаруживают большое сходство с описанными выше алайскими сообществами по составу основных и второстепенных форм и, по-видимому, обитали в сходных условиях. Остальные четыре сообщества свойственны только туркестанскому веку.

Сообщество *Meretrix — Cardita*

Это сообщество было широко распространено. В горизонте Trk_1 оно обнаружено в Шурабе, Риштане (три слоя), Урта-Кызыле, Чарваке и Дунграме; в горизонте Trk_2^1 — в Исфаре, Шурабе (2 слоя), Шайдане Аштском; в горизонте Trk_2^3 — в Риштане, Кызыл-Арче, Чангырташе, Майли-Сае; в горизонте Trk_3 — в Сулюкте, Риштане, Нарыне. Сохранность и захоронение ископаемых сходны с описанными для алайского века.

В состав этого сообщества, как и в алайском веке, входило несколько видов *Meretrix* — крупные *M. incrassata* Sow., *M. aff. sulcataria* Desh., *M. cf. nitida* (Desh.), *Meretrix* sp., *Cardita* sp. и *Cardita astieri* Orb. Последние достигают здесь более крупных размеров, чем в алайском ярусе (табл. XVIII, фиг. 1, 2). Кроме них характерны, но не всегда присутствуют, крупные, груборебристые *Cardium dungramense* Liwer. (табл. XVIII, фиг. 3). Второстепенные формы редки или единичны и представлены теми же родами, что и в алайском ярусе — *Panopaea*, *Tellina*, *Turritella*, *Mesalia*, *Modiola*, *Nucula*, *Martesia* и другие. Следует отметить, что *Cultellus* присутствуют здесь в большем количестве. В горизонтах Trk₂¹ и Trk₂³ в этом сообществе встречаются редкие *Eulima* sp., которые отсутствуют среди второстепенных форм того же сообщества, существовавшего в ранне- и позднетуркестанское время.

Сообщество *Meretrix* — *Cardita* было приурочено к мелководной зоне, где населяло глинистые илы с примесью алевроита, известково-глинистые илы, а также различные известковые осадки — мелкодетритусовые, тонкозернистые и раковинно-детритусовые (типы 14—16, 19в, 26, 27). Структурные особенности осадков показывают, что подвижность воды в местах поселения этого сообщества была умеренной или слабой, а грунты мягкие, но с примесью алевроита и раковинного детрита.

Сообщество *Turritella*

Остатки сообщества (в виде ядер и отпечатков) в нижнетуркестанских отложениях обнаружены в районе Об-Джувоза, в Шурабе, Риштане, Майли-Саяе, где они захоронены в алевроитовых глинах (тип 14). В других местонахождениях (горизонт Trk₂¹ — Риштан, горизонт Trk₂³ — Чангырташ и два слоя в Сурхи) сообщество *Turritella* находится в детритусовых и ракушечных известняках (типы 19в, 26). Таким образом, сообщество *Turritella* селилось как на плотных детритусово-известковых грунтах, так и на мягких, но со значительным содержанием алевроита.

Это сообщество, унаследованное от алайского века, состояло из нескольких видов *Turritella* (*T. ferganensis* Vial. et Sol., *Turritella* sp.) и *Ispharina erro* Vial. et Sol. Из второстепенных форм в сообществе, существовавшем в раннетуркестанское время, обнаружены *Crassatella* sp. и *Fusus* sp., а в аналогичном сообществе среднетуркестанского времени — *Meretrix aff. sulcataria* Desh., *Meretrix* sp. и *Eulima* sp.

Сообщество *Panopaea*

Обнаружено только в нижнетуркестанских отложениях в глинисто-гравийных и песчаных известняках (типы 4 и 5; Ортотокой, Чарвак) и мергелях (тип 15, Риштан).

В Ортотокое 15 ядер *Panopaea* sp. (табл. XVIII, фиг. 5) и одно ядро *P. aff. woodwardi* Коен. захоронены вместе с остатками крупных *Cardium dungramense* Liwer. и *Meretrix incrassata* Sow. Здесь присутствуют также *Meretrix* sp., *Avicula* sp., *Lucina* sp. и *Calyptrea* sp. В Чарваке в этом сообществе, кроме *Panopaea* sp., обнаружены лишь *Lucina* sp. и *Cardita* sp.; в Риштане ядра *Panopaea* sp. очень многочисленны и крупны — до 10 см в длину; есть также остатки *Meretrix* sp.

Сообщество *Tellina* — *Leda*

Обнаружено в отложениях раннетуркестанского времени в тонких глинах относительно глубоководной зоны (тип 36; Исфара, два слоя в Риштане) и в алевроитисто-глинистых осадках нижней части мелководной зоны (тип 14; район Об-Джувоза, Шураб, Исфара).

Моллюски, обитавшие на этих илистых грунтах, имели небольшие раковины (от 3 до 15 мм в длину, редкие превышали 25 мм). Остатки их сохранились в виде ядер, иногда фосфатизированных, и отпечатков.

Остатки *Tellina* sp., основной формы сообщества, неопределимы до вида, но, по данным Е. В. Ливеровской, морфологически заметно отличаются от *Tellina surchinensis* Liwer., образующей особое сообщество. Вместе с *Tellina* sp. обычно находятся *Leda* sp., количество которых в относительно глубоководной зоне иногда даже превышает количество *Tellina* sp.; здесь встречаются также и *Nucula* sp. В этом случае сообщество следует уже называть *Leda* — *Tellina*. Из второстепенных форм обычны *Corbula* sp., *Crassatella* sp., *Cultellus* sp., *Modiola* sp., реже присутствуют *Cardita* sp., *Avicula* sp., *Meretrix* sp., *Cardium* sp. и *Turritella* sp.

Тонкозернистость осадков, к которым было приурочено сообщество *Tellina* — *Leda*, показывает, что оно обитало в очень тиховодной обстановке, где газовый режим, несомненно, был нарушен. Об этом же говорит присутствие здесь *Leda*, современные представители которых образуют массовые поселения на участках дна с пониженным содержанием кислорода в придонных водах (Мерклин, 1950), а также преобладание в сообществе зарывающихся форм (*Tellina*, *Leda*, *Cultellus* и др.), которые вообще менее чувствительны к отклонению газового режима, чем формы, живущие на поверхности грунта.

Постоянное присутствие в этом сообществе таксодонтных пелеципод, а также *Cultellus*, не выносящих понижения солености ниже 28—29‰ (Мерклин, 1950), свидетельствует об обитании при солености, близкой к нормальной морской.

Сообщество Pectinidae

Обнаружено в нижнетуркестанских отложениях, в двух слоях разреза Риштан. Обломки хрупких раковин *Chlamys* и разобщенные створки их захоронены в глинах мелководной зоны, на уровнях, обогащенных детритом раковин устриц. По мнению Е. В. Ливеровской, остатки пектинид принадлежат к нескольким видам. Особенности захоронения их позволяют предполагать, что пектиниды не принадлежали к сообществу, населявшему илистое дно, а появлялись в этой зоне при усилении подвижности воды. Это хорошо согласуется с данными об условиях существования современных пектинид, которые предпочитают подвижную воду и не переносят пониженного содержания кислорода (Мерклин, 1950; Казакова, 1952).

Сообщество Crassatella

Обнаружено в нижнетуркестанских отложениях, в трех слоях разреза Риштан. Ядра небольших *Crassatella* sp., численность которых в сборах из одного из слоев превышает 11 экземпляров, захоронены в глинах мелководной зоны; они заключают также разрозненные створки небольших устриц и перемежаются с тонкими прослоями устричника, мощностью 5—15 см. Вместе с остатками *Crassatella* в одном слое присутствуют единичные *Turritella* cf. *ferganensis* Vial. et Sol., *Dentalium* sp. и *Pecten* sp.; в другом слое найдены *Corbula* sp. и створки мелких устриц, а в третьем — только створки устриц.

Выше было указано, что *Crassatella* присутствовали в сообществе *Tellina* — *Leda*, но там они являлись второстепенными формами. По-видимому, условия обитания в зоне отложения тонких глинистых илов для *Crassatella* были менее благоприятны, чем существование на илистом грунте, уплотненном раковинным детритом и при лучшей аэрации. Возможно также, что *Crassatella* лучше переносили отклонение солености,

чем формы, входившие в сообщество *Tellina — Leda*. На это косвенно указывает смена сообществ во времени, прослеженная в нижнетуркестанских отложениях разреза Риштан. Подробно на этом вопросе мы остановимся в главе 2.

Сообщество *Tellina surchinensis*

Обнаружено в нижнетуркестанских отложениях Майли-Сая и Риштана и в горизонте Trk_2^3 (Сурхи). В двух первых местонахождениях остатки *Tellina surchinensis* Liwer. немногочисленны и заключены в мелководных глинистых отложениях (тип 14); кроме них, в Майли-Сая обнаружены только *Meretrix incrassata* Sow. В Сурхи из мелкодетритусовых известняков с примесью оолитов было собрано 15 ядер *Tellina surchinensis* (табл. XVIII, фиг. 4).

Следует подчеркнуть, что остатки этого сообщества находятся или в карбонатных отложениях, формировавшихся в условиях обособленного залива (Сурхи), или в слое, непосредственно подстилающем карбонатные отложения, или же в северной части бассейна, где в раннетуркестанское время заметно проявлялось влияние речных вод (Майли-Сай). Можно предположить, что вид *Tellina surchinensis*, в отличие от *Tellina* sp., входившей в состав раннетуркестанского сообщества *Tellina — Leda*, мог обитать при пониженной солености, подобно ныне живущим представителям этого рода, которые выносят понижение солености до 9‰ (Ливеровская, 1953).

Сообщество *Eulima — Meretrix tschangirtaschensis*

Приурочено почти исключительно к началу среднетуркестанского времени (горизонт Trk_2^1) и обнаружено в Шурабе (два слоя), Топчар-Даване (три слоя), близ Камыш-Баши, в Риштане (два слоя), Чангырташе, Ак-Сая, Ортотокое, Шайдане Аштском и, по сборам других исследователей, в районе Куршаба и на Сатарском плато. В горизонте Trk_2^3 сообщество найдено в Сурхи. Второстепенные формы представлены преимущественно *Meretrix* sp., реже *Tellina* sp., *Panopaea* sp. и *Turritella* sp. Это сообщество аналогично ранее описанному одноименному алайскому, хотя в туркестанское время оно обнаруживает тенденцию разделиться на два сообщества: в одних местонахождениях преобладает *Eulima* sp., в других — *Meretrix tschangirtaschensis*. Сообщества, в которых преобладает *Eulima* sp., связаны с оолитовыми, фораминиферовыми, ракушечными, реже мелкодетритусовыми известковыми осадками (типы 19, 21, 22а, 26а) и, по-видимому, населяли несколько более мелководную часть залива, чем те, в которых преобладали *Meretrix tschangirtaschensis*. Остатки последних заключены преимущественно в отложениях с большим количеством пелитоморфного материала (тип 26б).

В целом условия обитания этого сообщества были близки к описанным для алайского сообщества *Eulima — Meretrix tschangirtaschensis*.

Сообщество *Unio*

Обнаружено только в Топчар-Даване, в отложениях горизонта Trk_2^1 , в известковых осадках мелководной зоны (тип 26б). Остатки *Unio* sp. в сборах представлены отпечатками семи крупных створок; в этом слое присутствуют также ядра *Eulima* sp. Подстилающие слои охарактеризованы сообществом *Eulima — Meretrix tschangirtaschensis* Liwer. Таким образом, здесь, как и в алайском веке, эти два сообщества сменяли друг друга во времени.

Е. В. Ливеровская (1953), на основании меньшего разнообразия фауны моллюсков туркестанского яруса, отсутствия таксонотных форм двустворчатых моллюсков, а также более широкого развития сообщества *Meretrix* — *Cardita* пришла к заключению, что в туркестанский век продолжалось понижение солености вод залива, начавшееся уже в алайском веке. Последующие сборы, определенные также Е. В. Ливеровской, существенно изменили представления о сообществах туркестанского яруса. Приведенные выше данные о распределении сообществ по горизонтам туркестанского яруса (табл., 5, стр. 160) свидетельствуют о том, что говорить о значительном опреснении можно лишь для времени образования горизонта Tk_2^1 . Литологические материалы и палеогеографические данные показывают, что в этот момент туркестанского века характер бассейна и его осадки были близки к одному из моментов алайского века — ко времени образования горизонта Al_2^2 , когда сообщества *Eulima* — *Meretrix tshangirtaschensis* и *Unio* впервые получили широкое распространение.

В раннетуркестанское время существовали также разнообразные сообщества, которые в алайском веке в Ферганском заливе не обитали. Состав этих сообществ свидетельствует о том, что соленость вод залива в это время приближалась к нормальной морской. Сведения о сообществах двустворчатых и брюхоногих моллюсков недостаточны для суждения о солености, но, как было показано выше (см. кн. 1, часть III), обобщение литологических и фациальных данных приводит к заключению, что в конце туркестанского века залив имел хорошую связь с открытым морем и по солевому режиму был сходен с раннетуркестанским водоемом.

Риштанский ярус (Rst)

Е. В. Ливеровской (1953) были выделены в моллюсковой фауне риштанского яруса следующие сообщества: 1) *Meretrix*, 2) *Turritella*, 3) *Cardium* aff. *edwardsi* — *Leda*, 4) *Ampullaria* и 5) Pectinidae. Материалы, опубликованные Е. Н. Ивановой (1953), позволяют выделить еще сообщество *Cardita lukovichi* — *Crassatella*.

Сообщество *Meretrix*

Это сообщество наиболее распространено в нижнериштанских отложениях (Rst_1). Оно обнаружено в Амбрагазе, Таш-Равате, Исфаре и Тютак-Сае; в верхнериштанских отложениях (Rst_2) — в Исфаре, Нарыне, Майли-Сае, Караункуре, Ортококее (два слоя), Сурхи (три слоя). Остатки фауны представлены ядрами. Большинство местонахождений приурочено к осадкам мелководной зоны — песчано-известковым, глинисто-известковым или алевроитово-глинистым (типы 14, 15); только три местонахождения обнаружены в известково-песчаных литоральных образованиях (тип 3).

Сообщество *Meretrix* близко к сообществу *Meretrix* — *Cardita* туркестанского века, но отличается от него значительным снижением количества представителей рода *Cardita*, а также уменьшением размеров раковин *Meretrix* (определены *Meretrix* sp., *M.* aff. *sulcataria* Desh., *M.* cf. *incrassata* Sow.; табл. XVIII, фиг. 11). Второстепенные формы в этом сообществе представлены редкими *Panopaea* sp., *Cardium* sp., *Natica* sp., *Turritella* sp., *Calyptraea* sp., *Ampullaria ivanowi* Rom., *Fusus* sp., *Limopsis* sp. и *Chlamys* sp.

Следует отметить, что последние три формы присутствовали в этом сообществе только в позднериштанское время, а *Ampullaria* существо-

вади лишь в раннериштанское. Сообщество *Meretrix*, как и близкие сообщества *Meretrix* — *Cardita* алайского и туркестанского веков, населяло преимущественно мягкие грунты, но несколько уплотненные за счет примеси алевроита и песка; оно обитало в зоне с умеренной подвижностью воды и могло переносить некоторое понижение солености.

Сообщество *Turritella*

Это сообщество обнаружено в шести местонахождениях, пять из которых относятся к позднериштанским отложениям (Исфара — три слоя, Тютак-Сай, Сурхи) и одно к горизонту Rst₁ (Исфара, тип 26в). В позднериштанских отложениях остатки этого сообщества в виде раковин, замещенных кальцитом, и многочисленных ядер, иногда обломанных, слагают вместе с обломками пелеципод и баланусов тонкие раковинно-детритические прослойки; иногда они обогащены пелитоморфным глинисто-известковым материалом (тип 16). По-видимому, *Turritella* селились на мягком дне, уплотненном раковинным детритом, где подвижность воды была значительной.

Основными формами сообщества являются *Turritella* sp. и *Turritella ferganensis* Vial. et Sol. (табл. XVIII, фиг. 10); присутствуют также *Calyptrea* sp. Здесь же захоронены остатки *Chlamys*, преимущественно в виде обломанных створок. Возможно, что пектиниды являлись второстепенными формами этого сообщества и что разрушение их хрупких раковин происходило при захоронении, но возможно также, что обломки раковин *Chlamys* приносились сюда из более мелководных участков.

Сообщество Pectinidae

Обнаружено в нижнериштанских отложениях в Майли-Сае (два слоя), Сурхи и Яркутане. Остатки *Chlamys* заключены в известковых мергелях, содержащих большое количество раковинного детрита, а иногда примесь песка и мелких галек. Остатки *Chlamys* обычно очень многочисленны, нередко целыми сохраняются створки до 2,5 см в высоту; есть обломки и более крупных раковин. Присутствуют ядра *Calyptrea* cf. *squamulata* Ren., *Calyptrea* sp. и редкие *Meretrix* sp.

Из изложенного видно, что условия захоронения Pectinidae близки к описанным ранее для аналогичного сообщества туркестанского века. По-видимому, были сходны и условия обитания этих сообществ (мелководная зона, большая подвижность воды, обилие кислорода).

Сообщество *Cardium* aff. *edwardsi* — *Leda*

В нижнериштанских отложениях обнаружено только в Исфаре, в верхнериштанских — в районе Об-Джувоза, в Исфаре, Самарканде, Риптане (два слоя), Чарваке и Майли-Сае. Остатки этого сообщества сохранились в виде ядер и отпечатков; они заключены в глинистых и глинисто-известковых осадках, иногда содержащих примесь алевроита, а также в конкрециях (типы 14, 15, 36; нижняя часть мелководной зоны и относительно глубоководная зона).

Формы, входившие в это сообщество, имели тонкостенные небольшие раковины (табл. XVIII, фиг. 6, 7). Они представлены главным образом *Cardium* aff. *edwardsi* Desh., различными *Leda* и *Nucula* (*Leda* sp., *L. khanabadensis* Ivan., *L. cf. schurabica* Liwer., *Nucula* sp., *N. ferganensis* Ivan., *N. cf. triangula* Arch.). В качестве второстепенных форм присутствуют *Corbula rischtanica* Ivan., *Corbula* sp., *Meretrix* cf. *incrassata* Sow., *Meretrix* sp. (табл. XVIII, фиг. 8), *Cultellus* sp., *Tellina* sp., *Crassatella* sp., *Cardita* sp., *Lima* sp., *Calyptrea* cf. *squamulata* Ren. (табл. XVIII, фиг. 9), *Fusus* sp. и *Turritella* sp.

Сообщество *Cardium aff. edwardsi* — *Leda* населяло те же тиховодные и относительно глубоководные участки залива с несколько затрудненным газовым режимом, которые в туркестанское время были заняты сообществом *Tellina* — *Leda*. Оба эти сообщества сходны и по родовому составу (*Leda*, *Nucula*, *Corbula*, *Tellina*, *Crassatella*, *Cultellus*), однако в рипшанском сообществе представители *Tellina* являлись уже второстепенными формами, главным же членом сообщества был *Cardium aff. edwardsi*, который проник в Ферганский залив из какого-то другого бассейна.

Сообщество *Cardita lukovichi* — *Crassatella*

Это сообщество выделено нами условно по данным Е. Н. Ивановой (1953), описавшей из верхнерипшанских отложений Юго-Западной Ферганы (Ак-Сарай, Ак-Чичек) остатки следующих двустворчатых моллюсков: *Cardita lukovichi* Ruch. (29 экз.), *Crassatella aksaraiensis* Ivan. (7 экз.), *C. rotundo-angulata* Ivan. (1 экз.), *C. vialovi* Ivan. (2 экз.), *C. cf. duboisi* Mayer, *Corbula rischtanensis* Ivan. и *Modiola zimistanensis* Ivan.

Большое количество представителей рода *Crassatella* в этом комплексе позволяет предположить, что он был близок к сообществу *Crassatella* раннетуркестанского времени, в котором в качестве второстепенных форм также присутствовали *Corbula*. Наличие в этом сообществе *Cardita lukovichi*, распространенной в Приаралье, объясняется тем, что эта форма, мигрировавшая из открытого моря, вблизи пролива могла существовать в условиях, более близких к нормальному морскому, чем в самом заливе. По-видимому, *Cardita lukovichi* не выносила ни значительного отклонения солености, ни пониженного содержания кислорода в придонной воде. Поэтому, вероятно, мы и не встречаем ее в сообществе *Cardium aff. edwardsi* — *Leda*. С формами, входившими в это сообщество, у *Cardita lukovichi* сходны были требования к солености, но они по-разному относились к кислородному режиму.

Сообщество *Ampullaria*

В раннерипшанских отложениях снова появилось сообщество *Ampullaria*, известное ранее из алайского яруса. Оно было распространено в районе Исфара и Шураба, т. е. несколько восточнее, чем в алайском веке, и связано с мелководными известково-глинистыми осадками и ракушниками (типы 15, 26в).

Вместе с *Ampullaria* (?) *ivanowi* Rom. находятся неопределимые остатки гастропод и пелеципод и отдельные створки устриц. Единичные *Ampullaria* (?) *ivanowi* присутствуют также в сообществе *Turritella*, где они имеют явно второстепенное значение, а также в сообществе *Meretrix*.

Причины исчезновения этого сообщества в позднеерипшанском бассейне остаются неясными; можно лишь предположить, что при улучшении солености сообщество *Ampullaria* было вытеснено сообществом *Turritella*.

Е. В. Ливеровская (1953), давая общую характеристику комплекса брюхоногих и двустворчатых моллюсков рипшанского века, писала, что комплекс включает некоторые элементы, перешедшие из туркестанского века, но что большую роль в нем играют также новые стеногалинные морские формы, пришедшие из открытого моря, и формы относительно более глубоководные (сообщество *Cardium aff. edwardsi* — *Leda*). Из туркестанских родов в значительно меньшем количестве встречаются представители рода *Cardita*, резко мельчают меретрикссы, хотя они еще играют значительную роль. Совершенно исчезают *Eulima*, *Meretrix tschangirtschensis*, *Cardium dungramense*, *Tellina surchinensis*; вновь появляются роды, не встреченные в туркестанском ярусе, но известные из алайского

яруса — *Limopsis* и *Ampullaria*. Появляются извне и получают широкое распространение *Leda*, *Nucula*, *Cardium* aff. *edwardsi* и *Pectinidae*.

Как нами указывалось выше, новые данные показали, что представители родов *Leda* и *Nucula*, а также *Pectinidae*, существовали в Ферганском заливе в туркестанский век. Поэтому мы имеем основание в какой-то мере считать их унаследованными от туркестанского века, хотя не исключена возможность, что они вновь проникли в Ферганский залив из открытого моря уже в позднериштанское время, как это можно предполагать для *Cardium* aff. *edwardsi* и *Cardita lukovichi*.

Следует подчеркнуть значительное различие комплексов фауны, существовавших в раннериштанское и позднериштанское время. В начале этого века наибольшее распространение имело сообщество *Meretrix*, затем сообщества *Ampullaria* и *Turritella*. Более глубоководное сообщество *Cardium* aff. *edwardsi* — *Leda* появилось уже на переходе ко второй половине риштанского века и получило затем большое развитие — Входящие в это сообщество стеногалинные морские формы *Leda*, *Nucula* и *Cultellus*, а также одновременно существовавшие *Limopsis*, *Fusus* и *Pectinidae*, — в начале риштанского века отсутствовали. Это свидетельствует о том, что соленость залива во время отложения горизонта *n* заметно уклонялась от нормальной. Однако она не понижалась настолько, чтобы стало возможно существование сообществ *Eulima* — *Meretrix tshangirtaschensis* и *Unio*, отмеченных для определенных моментов алайского и туркестанского времени. Ферганский бассейн в раннериштанское время сильно сократился в размерах, плохо сообщался с открытым морем и был мелководным. В позднериштанское время, когда залив стал более открытым и глубоководным, в нем получили распространение стеногалинные морские формы и сообщества, сходные с существовавшими только в раннетуркестанское время (сообщества *Cardium* aff. *edwardsi* — *Leda*, *Cardita lukovichi* — *Crassatella*, *Pectinidae*).

Исфаринский ярус (Isph)

Е. В. Ливеровская (1953) в фауне исфаринского века выделила три сообщества: 1) сообщество *Turritella*; 2) сообщество крупных форм: *Isocardia* — *Cyprina* и 3) сообщество мелких форм: *Leda* — *Nucula*.

Учитывая приуроченность пелеципод и гастропод к различным типам осадков и полевые данные, неизвестные Е. В. Ливеровской, мы пришли к выводу, что типичное сообщество *Isocardia* — *Cyprina* населяло наиболее плотные алевроитовые грунты и было распространено в основном на севере. На более тонких осадках селились преимущественно *Isocardia*, а *Cyprina* были редки или отсутствовали. Поэтому мы считаем возможным выделить еще сообщество *Isocardia eichwaldiana* Rom. и отнести к нему некоторые местонахождения, ранее причисленные Е. В. Ливеровской к сообществу *Isocardia* — *Cyprina*.

Сообщество *Turritella*

В сообщество *Turritella* входят, кроме перешедшей из риштанского века *Turritella ferganensis* Vial. et Sol., также *T. cf. boussaci* Vial. et Sol., *Turritella* sp. и *Mesalia cf. weberi* Vial. et Sol. Их окременные раковины образуют тонкие (2—3 см) прослой ракушника среди глин в кровле яруса в разрезах Южной Ферганы (Исфара, Сель-Рохо). В основании ракушника находится обычно «подстилка» из мелких обломков раковин пелеципод и гастропод. По-видимому, сообщество *Turritella*, как и в риштанский век, поселялось на дне, уплотненном раковинным детритом, во время замедленного поступления илистого материала и усиления подвижности воды.

Сообщество *Isocardia* — *Cyprina*

Обнаружено в Риштане (два слоя), Чарваке, Нарыне и Сурхи. Остатки фауны в виде ядер с частично сохранившейся раковиной заключены в алевролитах или в конкрециях, представляющих обызвестленные участки алевроитового осадка (типы 13, 18). Исключение представляет риштанское местонахождение, где ископаемые находятся в кремнистых глинах с примесью алевроита (тип 14).

Основные формы представлены очень крупными *Cyprina* sp. (табл. XIX, фиг. 1)¹, более 15 см в длину, и крупными концентрически ребристыми *Isocardia eichwaldiana* Rom. Наибольшее количество *Cyprina* sp. (8 экземпляров) собрано из алевроитового слоя в Сурхи, где вместе с ними найдено 13 экземпляров *Isocardia eichwaldiana*, а также *Panopaea* sp., *Meretrix* sp. и *Turritella* cf. *boussaci* Vial. et Sol. Более тонкие осадки мелководной зоны были, по-видимому, неподходящим биотопом для крупных тяжелых свободно лежащих *Cyprina*: в алевроитовых и тонких кремнистых глинах эти формы встречаются редко и в меньшем количестве (например, Нарын, Риштан), в то время как *Isocardia* на этих грунтах пользуется широким распространением. Второстепенные формы обычно представлены здесь *Turritella* sp. и *T.* cf. *boussaci* Vial. et Sol., реже встречаются *Nucula* sp., *Crassatella* sp. и *Cardita* sp.

Как известно, современные *Cyprina* распространены в северных морях (Коробков, 1950а), поэтому ископаемым представителям этого рода долгое время также приписывали бореальный характер. Однако сейчас это представление опровергается тем, что в палеогене Парижского бассейна вместе с *Cyprina* найдены остатки флоры, свидетельствующей о жарком климате (Жинью, 1952).

Сообщество *Isocardia eichwaldiana*

Обнаружено в Исфаре, Шурабе, Чарваке (два слоя), Майли-Сае и Караункуре, в алевроитистых и кремнистых глинах (типы 14, 37). Крупные остатки *Isocardia* (до 12 см в длину) сохраняются в виде ядер двустворчатых раковин, частично с самой раковиной (табл. XIX, фиг. 14). В кремнистых глинах иногда происходит почти полное растворение карбоната створок раковин, и пустоты от них заполняются волокнистым гипсом, кристаллы которого растут перпендикулярно к поверхности створки. Образуются гипсовые раковины, полностью воспроизводящие детали скульптуры, с ядрами, состоящими из породы.

Из второстепенных форм в этом сообществе присутствуют *Meretrix* sp., *Cardita* sp., единичные *Tellina* sp., *Nucula* sp., *Pholadomya* sp., *Turritella* cf. *ferganensis* Vial. et Sol., *Ispharina erro* Vial. et Sol. и *Mesalia weberi* Vial. et Sol.

Приуроченность сообщества *Isocardia* к тонкозернистым осадкам нижней части мелководной и относительно глубоководной зон показывает, что это сообщество существовало на мягких грунтах и при слабой подвижности воды; сходные условия обитания свойственны современным *Isocardia*. Они живут в полносоленых морях и селятся довольно глубоко (верхний предел около 50 м) на илистых или тонкопесчаных осадках, в которые зарываются на небольшую глубину; избегают мест с сильными течениями (Казакова, 1952).

Сообщество *Leda* — *Nucula*

Обнаружено в Сель-Рохо, Шурабе (два слоя), Чангырташе и Чарваке (два слоя) в тонких кремнистых глинах, реже в глинах с примесью але-

¹ По определению Н. К. Овечкина это *Cyprina alexeievi* Ovetsch.

рита (типы 37, 14; осадки относительно глубоководной зоны и нижней части мелководной зоны).

Основными формами сообщества являются мелкие зарывающиеся *Leda* sp., *L. cf. westendorpii* Nyst, *L. cf. galeottiana* Nyst и *Nucula* sp. (табл. VIII, фиг. 12, 13). Среди второстепенных форм преобладают также зарывающиеся *Cultellus* sp., *Solecurtus* sp., *Tellina* sp., *Lutraria* sp., присутствуют единичные *Meretrix* sp., *Lucina* sp., *Crassatella* sp., *Modiola* sp. и *Turritella* sp.

По условиям обитания сообщество *Leda* — *Nucula* было сходно с риштанским сообществом *Cardium* aff. *edwardsi* — *Leda* и туркестанским сообществом *Tellina* — *Leda*.

Е. В. Ливеровская (1953) отметила своеобразие моллюсковой фауны исфаринского яруса, которое выражается в появлении крупных концентрически ребристых *Isocardia eichwaldiana* Rom., очень крупных *Cyprina* sp. и отсутствии устриц. Ею отмечается также исчезновение ряда сообществ риштанского времени (сообщества *Meretrix*, *Ampullaria*, *Pectinidae*), появление более глубоководных сообществ и большее развитие таксодонтных форм (*Leda*, *Nucula*). Последнее обстоятельство указывает на приближение солености бассейна к нормальной морской.

О. С. Вяловым (1945в) было высказано мнение, будто в исфаринском ярусе нет никаких следов фауны, существовавшей в риштанском бассейне, но Е. В. Ливеровская выявила преемственность фауны исфаринского века: она отметила *Turritella ferganensis* Vial. et Sol., перешедшую из риштанского века, и указала, что сообщество *Leda* — *Nucula* унаследовано от риштанского сообщества *Cardium* aff. *edwardsi* — *Leda*, с той разницей, что *Cardium* исчез, а большее распространение получила *Nucula*.

Анализируя состав фауны исфаринского яруса, Е. В. Ливеровская пришла к выводу, что обновление фауны в Ферганском заливе наступило в результате вновь открывшегося сообщения с полносолёным морским бассейном, хотя, может быть, и не с тем, с которым имелось сообщение в риштанское время, а с более северным. Палеогеографические данные подтверждают это предположение: в исфаринский век сообщение с открытым бассейном стало лучше, чем в риштанский век, о чем свидетельствует нахождение общих форм моллюсков, радиолярий и фораминифер в Фергане, Приташкентском районе, Кызыл-Кумах, Приаралье и Устюрте (Минакова, 1948б; Балахматова, 1949; Яншин, 1953; Ильина, 1953; Овечкин, 1954). Сообщение с кашгарским бассейном, по-видимому, прервалось, так как в Кашгаре известны только красноцветные осадки исфаринского и ханабадского ярусов (Вялов, 1948в).

Ханабадский ярус (Khñ)

Среди фауны ханабадского яруса Е. В. Ливеровская выделила три сообщества: 1) *Meretrix incrassata*, 2) *Turritella* и 3) *Leda* — *Nucula*.

Характеризуя сообщество *Meretrix incrassata*, Е. В. Ливеровская пишет, что *Meretrix* распространены в большом количестве, достигают в среднем 50 мм и встречаются обычно в виде ядер двустворчатых экземпляров (табл. XIX, фиг. 2). В это сообщество входили некоторые другие, уже второстепенные формы; среди них можно назвать единичные *Lutraria*, *Cyprina*, *Lucina*, *Nucula*, *Crassatella*, *Corbula*, *Fusus* и *Turritella*.

Характеристика сообщества *Meretrix incrassata*, данная Е. В. Ливеровской, требует некоторых изменений, так как преобладание *Meretrix* в значительной мере должно быть отнесено за счет сборов. В тех случаях, когда сборы были более полными, к *Meretrix* всегда добавлялось значительное число гастропод, особенно *Turritella*. Поэтому Е. В. Ливеровская в списке фауны ханабадского яруса, составленном ею в 1949 г.,

характеризовала часть фауны как сообщество *Meretrix incrassata* + *Turritella*, но в статье об этом не упомянула.

Дополняя полевыми данными списки фауны, имевшиеся у Е. В. Ливеровской, и устанавливая приуроченность отдельных родов моллюсков к различным грунтам, мы приходим к выводу, что в большинстве случаев нет возможности разделить сообщества *Meretrix incrassata* и *Turritella*, хотя, вероятно, в ханабадском море они образовывали два сообщества, так как экологическая характеристика современных представителей этих родов достаточно различна. Они захоронялись в сходных алевроитово-глинистых осадках (типы 14, 18), и в местонахождениях преобладали то *Meretrix incrassata*, то *Turritella*.

Поэтому вместо сообщества *Meretrix incrassata* мы выделяем группировку *Meretrix incrassata* + *Turritella* и включаем в нее сообщества, ранее отнесенные Е. В. Ливеровской к сообществу *Meretrix incrassata*, и часть местонахождений, отнесенных ею к сообществу *Turritella*.

Группировка *Meretrix incrassata* + *Turritella*

Обнаружена в Исфаре (2 слоя), Риштане (2 слоя), Майли-Сая (2 слоя) и Сурхи в алевроитово-глинистых осадках мелководной зоны.

В эту группировку, кроме основных форм *Meretrix incrassata* Sow., *Turritella ferganensis* Vial. et Sol. и *T. boussaci* Vial. et Sol., как второстепенные формы входят немногочисленные *Cyprina* sp., *Nucula* sp. и редкие *Lutraria* sp., *Crassatella* sp., *Panopaea* sp., *Corbula* sp., *Chlamys* sp., *Fusus* sp., *Natica* sp., *Calyptraea* sp., *Voluta* sp., *Mesalia* sp. и *M. weberi* Vial. et Sol.

Сообщество *Turritella*

В основании ханабадского яруса в Южной Фергане (Сель-Рохо, Исфара) залегают тонкие прослои ракушника, образованного опаловыми ядрами и раковинами *Turritella ferganensis* Vial. et Sol. и *T. boussaci* Vial. et Sol. Условия обитания этого сообщества были близки к описанным для сообщества *Turritella*, существовавшего в исфаринском веке.

В верхней части ханабадского яруса прослои ракушника отсутствуют. Здесь, как указывалось выше, *Turritella* находятся в алевроитово-глинистых осадках вместе с сообществом *Meretrix*. Однако в двух случаях (Исфара, Риштан) удалось подметить, что остатки гастропод наиболее многочисленны в алевроитовых глинах, содержащих значительное количество раковинного детрита. Кроме *Turritella boussaci* и *T. ferganensis* Vial. et Sol. (табл. XIX, фиг. 6), здесь обнаружены другие гастроподы — *Fusus* sp. и *Natica* sp. Эти данные, в совокупности с наблюдениями за приуроченностью массовых поселений *Turritella* к менее мягким грунтам, чем те, на которых селились *Meretrix* (см. описание сообществ алайского — исфаринского веков), наводят на мысль, что в ханабадский век в зоне отложения глинисто-алевритовых осадков *Turritella* поселялись там, где грунт был несколько уплотнен примесью алевроита или раковинным детритом. Участки же с более мягким грунтом, располагавшиеся в непосредственной близости от поселений *Turritella*, были заняты пелециподами. По-видимому, в таких условиях и обитала описанная выше группировка *Meretrix incrassata* + *Turritella*.

Сообщество *Leda* — *Nucula*

Обнаружено в Шурабе (три слоя), Риштане, Караункуре (два слоя) и Чарваке в тонких глинах относительно глубоководной зоны и в алевроитово-глинистых осадках нижней части мелководной зоны (типы 38, 14). Пелециподы сохранились в виде отпечатков и ядер, иногда со следами наружной

скульптуры. Основные формы представлены мелкими *Leda* sp., *L. khana-badensis* Ivan. var., *L. schurabica* Liwer. и *Nucula* sp. (табл. XIX, фиг. 3—5). В месторождениях, приуроченных к тонким глинам, сопровождающие формы единичны — *Lutraria* sp., *Corbula* sp., *Meretrix incrassata* Sow., *Pecten* sp. и *Turritella* sp. В алевроитовых глинах, отлагавшихся в лучше аэрированной зоне с более подвижной водой, состав второстепенных форм более разнообразен. Здесь обитали зарывающиеся формы *Solecurtus* sp., *Solemya* sp., *Solen* sp., *Tellina* sp., *Psammobia* sp., но присутствовали и представители подвижного бентоса — *Pecten*, *Cardita*, *Meretrix*, *Crassatella* cf. *intermedia* Nyst, *Corbis* cf. *volderiana* Nyst, *Turritella* и др. Здесь же поселялись немногочисленные *Cyprina* sp. и *Isocardia eichwaldiana* Rom., которые в предшествующий исфаринский век пользовались большим распространением.

Как указала Е. В. Ливеровская (1953), это сообщество было в экологическом отношении близким к исфаринскому сообществу *Leda* — *Nucula*, но отличалось от него появлением новых видов *Leda*, большим разнообразием зарывающихся форм и присутствием пектинид. В отношении последних можно предположить, что они, подобно раннетуркестанским пектинидам, не принадлежали к сообществу, населявшему относительно глубоководную зону с затрудненным газообменом, а лишь захоронены там.

Характеризуя фауну ханабадского яруса, Е. В. Ливеровская (1953, стр. 177) отмечает следующие основные изменения в ее составе по сравнению с нижележащим ярусом: «В ханабадском ярусе по сравнению с исфаринским совершенно теряют свое значение *Isocardia* и *Cyprina*, появляются крупные *Meretrix incrassata* Sow. Исчезают виды *Leda*, встречающиеся в исфаринском ярусе, и появляются новые ханабадские виды этого рода». Следует отметить также появление устриц *Ostrea plicata* Sol. и *O. tianschanensis* Rom. Первая встречается очень редко, вторая же приурочена к верхней половине ханабадского яруса, где отложения более мелководны и довольно богаты фауной. По сравнению с исфаринским ярусом увеличилось разнообразие пектинид, появились гастроподы *Fusus*, *Natica*, *Voluta* и морские ежи, панцири которых были найдены лишь в Шурабе, но иглы обнаружены (в шлифах) и в других разрезах Южной и Северной Ферганы (Майли-Сай, Сурхи, Чарвак, Риштан и др.).

Е. В. Ливеровская считает, что фауна ханабадского яруса является наиболее нормальной морской из всей палеогеновой фауны Ферганы, так как в ней, кроме стеногалинных форм моллюсков (*Nucula* и *Leda*), встречаются морские ежи. Однако нужно учитывать, что остатки ежей встречены лишь в мелководных отложениях верхней части яруса. Подобные осадки, всегда наиболее богатые фауной, для исфаринского яруса нам не известны, хотя и не исключена возможность их нахождения и присутствия в них остатков морских ежей. При сравнении же состава основных групп фауны исфаринского и ханабадского ярусов видно их большое сходство, особенно в отношении стеногалинных форм *Leda*, *Nucula* и др. Однако значительно большее распространение *Meretrix*, переносящих понижение солености, наряду с сокращением численности *Isocardia* и *Cyprina*, наводят на мысль о том, что соленость вод Ферганского залива в ханабадский век несколько понизилась. Данные Н. Е. Минаковой (1948а) по фораминиферам подтверждают это предположение (см. кн. 1, часть III).

Сумсарский ярус (Sms)

Макрофауна в отложениях сумсарского яруса немногочисленна и сохранность ее, за исключением устриц, плохая. Поэтому выделение сообществ в этой фауне не представляется возможным. Имеющаяся коллекция в основном собрана из самого основания сумсарского яруса

(горизонт *p* К. П. Калицкого), осадки которого являются литоральными образованиями. Большая часть ископаемых, собранных в Исфаре, Шурабе, Чарваке, Майли-Сая, Сурхи, Караункуре и Кызыл-Ата, находится в виде фосфоритовых ядер и представляет типичный танатоценоз, но все же дает представление о населении, существовавшем в начале сумсарского века.

Е. В. Ливеровская (1953) установила, что в этом танатоценозе преобладают мелкие *Voluta* sp. (табл. XIX, фиг. 7), а также *Turritella* sp., есть *T. cf. boussaci* Vial. et Sol. Среди пелеципод много представителей нескольких видов *Meretrix*, из которых точнее определен лишь *M. cf. incrassata* Sow. Встречаются *Cardium*, *Panopaea*, *Pecten*, *Solen*, *Lithophaga*, *Cryptodon* и гастроподы *Calyptrea* и *Fusus*. Из устриц постоянно присутствует *Gryphaea (Ferganea) sewerzowi* Rom., характерная для основания сумсарского яруса. Встречаются еще зубы акул, фосфатизированные клешни *Callinassa* и панцири краба *Pinnixa heckeri* Birst.

Е. В. Ливеровская, оценивая состав ископаемых из горизонта *p*, отмечает полное исчезновение таксонотных форм (*Leda*, *Nucula*), столь распространенных в ханабадский век, и пишет, что это может указывать или на отклонение солености вод залива, или на значительное его обмеление. В пользу последнего говорит появление и массовое развитие мелких форм рода *Voluta*, которые сейчас живут в мелководной зоне полисоленых морей, а также фациальные и палеогеографические данные (см. кн. 1, часть III). О солености, близкой к нормальной, свидетельствует и нахождение рода *Cryptodon (Thyasira)*, современные представители которого живут в водах с соленостью не ниже 28—29‰ (Мерклин, 1950). Е. В. Ливеровская (1953) обращает также внимание на значительное снижение роли рода *Meretrix* и измельчение его представителей и полагает, что это указывает на наличие каких-то неблагоприятных условий, возможно, на появление конкурентов.

В лежащей выше толще малиновых глин в разрезах Риштана, Абшир-Сая, Чарвака, Нарына, Караункура и Кызыл-Ата обнаружены представители тех же родов, что и в самом основании: *Turritella* [*T. sumsarica* Vial. et Sol. и *T. aff. ferganensis* Vial et Sol. (табл. XIX, фиг. 8, 9)], *Ispharina erro* Vial et Sol., *Meretrix cf. incrassata* Sow., *Cardium* sp., *Panopaea* sp., *Pecten* sp., *Lithophaga* sp., *Calyptrea* sp., *Fusus* sp., а также пелециподы *Nucula* sp., *Corbula* sp., *Crassatella* sp. и гастропода *Actaeon* sp. Некоторые формы, присутствующие в основании яруса (*Voluta*, *Solen*, *Cryptodon*), выше не были встречены. В малиновых глинах находятся также устрицы, характерные для сумсарского яруса: *Amphidonta ferganensis* (Rom.), *Ostrea (Cymbulostrea) pygmaea* Vial.

Представление о сообществах, существовавших в мелководной зоне сумсарского моря, дают устричники в разрезе Риштана, находящиеся в верхней половине сумсарского яруса, в толще малиновых глин. Подробно они описаны выше (стр. 68). Здесь на раковинах экзогир можно видеть трубки серпул и колонии инкрустирующих мшанок; изредка встречаются баланусы и шестилучевые кораллы. Тут же захоронены обломки *Pecten* sp., фосфатизированные ядра *Nucula* sp., обломки ядер *Turritella*, *Actaeon* и *Calyptrea*; встречаются зубы акул.

Примерно на том же уровне в Северной Фергане (Кызыл-Ата) в литоральных отложениях вместе с *Pecten*, *Panopaea* и *Turritella* встречен панцирь неправильного морского ежа.

Нахождение кораллов, ранее ни в одном из ярусов ферганского палеогена не обнаруженных, и морского ежа, а также состав другой фауны указывают, что и во второй половине сумсарского века соленость Ферганского залива была близка к нормальной, что было возможно только при достаточно хорошей связи с открытым морем.

В самом конце сумсарского века (горизонт r К. П. Калицкого) произошло сильное обмеление и тонкие глинистые илы сменились песчано-алевритовыми осадками с примесью гравия и гальки. В них довольно часто встречаются норы роющих раков *Callianassa*, обитателей литорали, другая же фауна очень редка: обнаружены остатки неопределимых пелеципод (Сурхи), зубы акул (Нарын) и, по данным О. С. Вялова и И. А. Коробкова (1939), *Pecten mancus* Korob. (Шураб). В Майли-Сая в песчанике горизонта r были найдены линзы ракушечного наката, состоящие, согласно определению Е. В. Ливеровской, из мелких гастропод *Eulima* sp. Последняя находка особенно интересна, так как появление *Eulima* sp. в Ферганском заливе отмечало моменты значительного опреснения (Al_2^2 , Trk_3^3), и тогда *Eulima* длительно существовала в Северной Фергане, где сильнее сказывалось опресняющее действие рек. Поэтому новое нахождение *Eulima* в Северной Фергане в горизонте r , венчающем морские осадки ферганского палеогена, вполне закономерно.

Вероятно, именно в этот относительно короткий момент сумсарского века произошло отшнуровывание залива и расчленение его на водоемы с разной соленостью (см. часть III).

МОЛЛЮСКИ-КАМНЕТОЧЦЫ

Заканчивая рассмотрение моллюсков, необходимо остановиться на деятельности моллюсков-каменоточцев. К таковым в фауне Ферганского залива относилась *Lithophaga* и *Martesia* (найдена в одном пункте в Trk_1).

Устьевые отверстия нор *Lithophaga* Volten (морской финик; его синонимом является название *Lithodomus* Cuvier) очень малы по сравнению с поперечником и длиной полости, в которой сидел моллюск: глядя на эти устьевые отверстия на поверхности раковин устрицы, трудно себе представить, насколько сильно она изрешечена камнеточцами. Только при удалении поверхностных слоев раковины устрицы и в ее изломах можно видеть ту разрушительную работу, которую производили в ней литофаги (табл. XXVII, фиг. 1 и 2).

Всверливаясь в раковину устрицы снаружи, литофаги никогда не просверливают ее насквозь (рис. 35). Это и понятно: раковина устрицы служит для литофаг местом обитания, жилищем, которое должно быть цельным, без отверстий, кроме устьевого, через которые животное было бы уязвимо. Нами была найдена только одна, насквозь прободенная литофагами створка *Turkostrea* (нижняя) в алайских устричниках с песчаным цементом (Майдан-Тай). Створка несет следы шести норок литофаг, сосредоточенных на ней в одном месте. Этот редкий случай может быть объяснен только таким образом, что створка принадлежала уже мертвой устрице и что полость раковины была заполнена затвердевшим осадком: литофаги, просверлив створку устрицы, далее несколько углубились в породу. Особняком стоит также случай, изображенный на табл. XXVII, фиг. 3а. Здесь *Lithophaga* (возможно, что это другой моллюск, но вряд ли совсем другое животное), всверливаясь в левую массивную створку *Amphidonta ferganensis* (Rom.) и достигнув больших размеров, по-видимому углубилась в полость раковины устрицы. Болезненно реагируя на действия нежеланного гостя, последняя выделила вокруг выступавшего в полость конца раковины литофаги известковые слойки, таким образом ее инкапсулировав. Случай этот для литофаг явно ненормальный. Необычен также вид отверстия норы на наружной поверхности раковины устрицы (табл. XXVII, фиг. 3б): оно очень крупное для литофаг, несколько пережатое посредине, что может находиться в связи с сифонами, и выстлано известковыми слойками. В то

же время необходимо иметь в виду, что наружный слой раковины устрицы в настоящее время сильно разрушен и что на неповрежденной поверхности выходное отверстие норы могло быть обычным для литофаг, совсем небольшим. Как было уже сказано, не исключена возможность, что это образование представляет результат деятельности не литофаги, а какого-то другого, ближе не определимого животного. Ему могут быть также приписаны крупные, открытые наружу одиночные каналы, напоминающие норы *Lithophaga*, наблюдавшиеся на створках *Amphidonta ferganensis* (Rom.) в том же местонахождении.

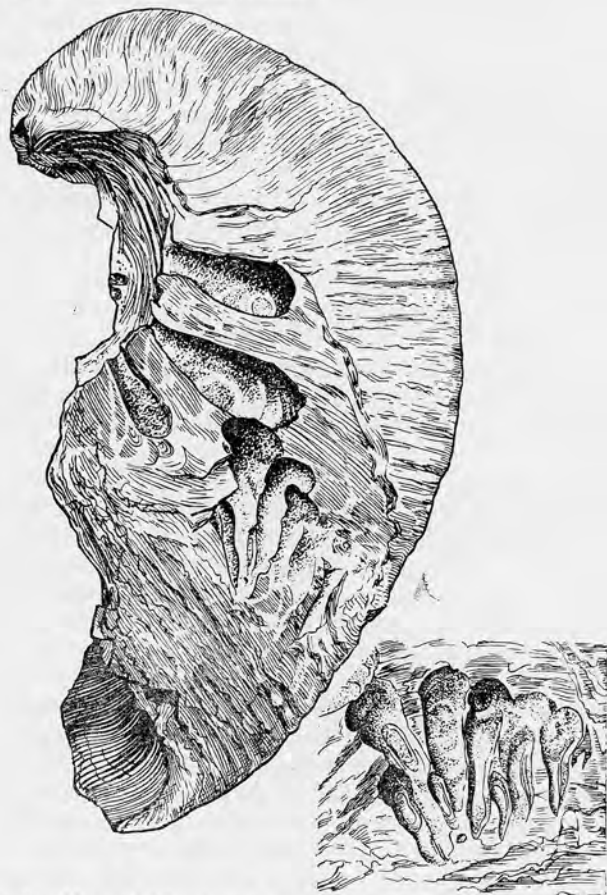


Рис. 35. Норы *Lithophaga* в раковине *Fatina esterhazyi* (Páv.).
Риштан, туркестанский ярус (Trk₃), $\frac{3}{5}$ нат. вел. (№ 736—70)

Как известно, акт сверления литофаг представляет процесс не механический, а химический (Коробков, 1950а; Seibold, 1955)¹. Это вытекает также из характера стенок нор литофаг, наблюдаемого в раковинах устриц: их стенки не гладкие, а представляют чередование выступающих и вдающихся колец (рис. 35). Такой вид стенок нор литофаг связан с тем, что раковина устрицы многослойна и различные ее слои обладают различной растворимостью.

Lithophaga сверлила раковины *Turkostrea* и в особенности раковины *Fatina*; в раковинах *Platygona*, обычно обладающих меньшей толщиной, норы этого камнеточца встречаются редко; каналы *Lithophaga* были обнару-

¹ Раковинку литофаги защищал от растворения кислотой устойчивый конхиолиновый слой.

жены также в раковинах сузакских *Ostrea (Solidostrea) hemiglobosa* Rom. var. *kafiriganica* Burač. и сумсарских *Amphidonta ferganensis* (Rom.) и *Gryphaea (Ferganea) sewerzowi* Rom.

Рассмотрев сверления литофаг в раковинах устриц, необходимо дать описание поселений этих моллюсков в скалистом дне и в других твердых объектах на морском дне.

Норы моллюсков-камнеточцев нам неоднократно приходилось наблюдать в слоях палеогенового известняка, а также в двух случаях в основании палеогена — в подстилающих его палеозойских известняках. Во всех этих случаях иссверленными оказывались сглаженные поверхности слоев.

Такие норы известны на поверхности палеозойских известняков на юго-западной окраине Ферганы: 1) в основании алайского яруса в окрестностях г. Ура-Тюбе (табл. III и IV; см. кн. 1, рис. 32) и 2) в основании, вероятно, более древних, чем алайский ярус, отложенный палеогена — в Андараке, в Юго-Западной Фергане (см. кн. 1, табл. I, фиг. 2). В самом палеогене норы наблюдались: 1) в основании алайского яруса на поверхности сузакского доломитизированного известняка в Шайдане Аштском (Северо-Западная Фергана); 2) на верхней поверхности алайских известняков в Бужуме, Абшир-Сае (Наукатская котловина) и в Чангырташе (Геккер, 1948б); 3) на поверхности известняков горизонта *m* во многих местах по северной и северо-западной окраинам Ферганской депрессии — в Шайдане Аштском, Танге, Варзыке (Сурхи), Караункуре, а также в Ортотокое и Куйгумене (Нанайская впадина).

Особенности сглаженных и иссверленных поверхностей, а также крайнее положение перечисленных разрезов в Ферганской депрессии по сравнению с другими изученными разрезами морских отложений, в которых такие поверхности не наблюдались, со всей очевидностью говорят о том, что мы имеем перед собой участки абрадированного дна в краевых, береговых частях Ферганского залива (Геккер, 1960). Абразии подвергался палеозой (Андарак, Ура-Тюбе) при наступлении палеогенового моря; абразии же подвергались после временного осушения уже успевшие превратиться в твердый известняк известковые осадки алайского и туркестанского возраста.

Во всех перечисленных случаях, как во время абразии, так и сразу после ее прекращения, твердое дно палеогенового моря заселялось моллюсками-камнеточцами. В Ура-Тюбе мы видим также приросшие к известняковым глыбам раковины *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. (табл. III, фиг. 2; рис. 10, стр. 51).

Сглаженное палеозойское дно представляет сейчас в обоих местах великолепное зрелище¹.

В Андараке (см. кн. 1, табл. I, фиг. 2) оно имеет вид ровной покатой поверхности, покрытой норами *Lithophaga* обычного вида. Особенно обильны норы там, где абрадированная поверхность имеет хотя бы незначительные возвышения: эти выдававшиеся участки дна особенно усиленно сверлили камнеточцы. Устриц в Андараке на скалистом дне нет по той причине, что это было дно, по-видимому, не алайского, а более древнего, сузакского моря, в котором устрицы по южной окраине Ферганской депрессии были вообще мало распространены.

Из Ура-Тюбе норы камнеточцев на скалистом дне пока никем не отмечались (из Андарака — тоже), но они представляют не меньшую достопримечательность этого разреза, чем приросшие к палеозойским скалам раковины *Turkostrea*, которые обратили на себя внимание прежних ис-

¹ Такие случаи в практике геологов и палеонтологов встречаются очень редко. Поэтому им должно быть уделено в поле особое внимание. Аналогичный случай был описан С. А. Кушнарем (1937) из Кызыл-Кумов.

следователей. В отличие от Андарака, в Ура-Тюбе абрадированный и иссверленный палеозой не представляет ровной поверхности. Здесь можно наблюдать сложенные палеозойскими известняками скалы, составляющие берег алайского моря, сглаженные и источенные камнеточками на определенную высоту¹. У подножья скал лежат глыбы с приросшими к ним устрицами и с норами литофаг, а сами отложения алайского яруса представляют известняковый конгломерат с песчано-известковым цементом и с гальками, источенными литофагами (см. кн. 1, табл. VIII, фиг. 1) и с раковинами *Turkostrea*. В Ура-Тюбе, так же как и в Андараке, наблюдались очень крупные норы *Lithophaga* с идеально круглым сечением в 2—2,25 см и длиной до 9 см (рис. 36). Возможно, что они принадлежат особому, более крупному виду *Lithophaga*.



Рис. 36. Крупная нора *Lithophaga*² в палеозойском известняке, покрытом галечниками и устричками алайского яруса. Юго-Западная Фергана, Ура-Тюбе. ³/₄ пат. вел.

Гладкие поверхности известняков палеогена, на которых наблюдались норы *Lithophaga*, представляют внутриформационные размывы на границе двух ярусов (алайского и туркестанского) или на границе горизонтов внутри одного яруса (туркестанского). На таких поверхностях норы моллюсков располагаются то очень густо, то более редко.

Следует отметить, что не все поверхности размыва, наблюдавшиеся на известняковых слоях и имеющие вид идеально сглаженных поверхностей, сопровождаются норами *Lithophaga*. Так, например, гладкая поверхность известняка внутри алайского яруса в разрезах КИМа (см. кн. 1, табл. II, фиг. 2; рис. 46, 47, стр. 216) и Исфары лишена таких нор потому, что выше нее лежат слои, отложившиеся в ненормальных морских условиях, при которых *Lithophaga* не могла жить.

Морская абразия, естественно, не работала абсолютно точно параллельно поверхностям напластования слоев. Следя за сглаженной иссверленной поверхностью горизонта *m* в Сурхи, можно видеть, что она проходит не строго по одному и тому же уровню горизонта, а срезая его под очень острым углом.

Сглаженные поверхности известняков сейчас обычно окрашены окислами железа в ржавый цвет потому, что они представляют водоупорные уровни: выше их обычно залегают глинистые отложения.

Помимо скалистого морского дна, норы литофаг наблюдались в Ура-Тюбе в глыбах и гальках известняка (см. кн. 1, табл. VIII, фиг. 1; рис. 32, стр. 148, кн. 2 рис. 10, стр. 51) и в нижнетуркестанских отложениях Ортотокая, также в известняковых гальках.

Все, что мы сообщили выше об экологии камнеточца *Lithophaga*, основывалось на наблюдениях над его норами. Чрезвычайно редко удается наблюдать раковины *Lithophaga*. Такие находки были сделаны в риптанском ярусе (табл. XXVII, фиг. 1) в раковине *Ostrea (Platygena) asiatica* и в сумсарском ярусе — в известняковой гальке. Риптанская раковина описана Р. Л. Мерклиным (1961) под новым видовым названием *Lithophaga isfarensis*.

Норы камнеточцев, в рассмотренном случае — норы литофаг, представляют «следы жизни», изучать которые, как мы неоднократно об этом писали, палеонтологу и геологу надлежит с не меньшим вниманием, чем «телесные окаменелости». Такие следы жизни могут служить великолепными показателями береговой линии, перерывов в отложении осадков, и они, как это было указано на стр. 106, первыми разъяснили нам причину ненахождения прежними исследователями в разрезах ферганского

палеогена *in situ* переходных форм между устрицами родов *Turkostrea* и *Fatina* (Геккер, 1948б).

Случаи описания и использования для аналогичных целей нор *Lithophaga* у нас крайне редки. Только в самое последнее время им посвятил краткую статью С. Н. Колядный (1955), а В. М. Цейслер (1958), после ознакомления с нашим изображением уратюбинского местонахождения нор литофаг, описал наблюдавшийся им случай псверливания этими моллюсками поверхности кимеридж-титона в Крыму¹.

3. РАКООБРАЗНЫЕ

ВЫСШИЕ РАКООБРАЗНЫЕ

(остракоды, усоногие)

Толчком к изучению остракод ферганского палеогена послужило детальное изучение его стратиграфии О. С. Вяловым в 1934 г. Изучением остракод занялся М. И. Мандельштам, написавший значительно позднее, в 1955 г., работу «Остракоды из отложений палеогена Средней Азии», которая была опубликована в 1959 г. Работа включает описание остракод из семи разрезов в пределах Ферганской депрессии, а также из других районов Средней Азии, и выводы относительно стратиграфического распределения остракод и их руководящих стратиграфических комплексов. В работе, судя по указанию в предисловии, учтены и наши ферганские коллекции; однако точных указаний в описательной части на местонахождения и стратиграфическое положение отдельных форм не имеется. До этого список из 16 родов и 39 видов остракод из Ферганы, в большинстве новых, установленных М. И. Мандельштамом, был опубликован в статье О. С. Вялова (1945в).

При отмывке фораминифер из собранных нами и Н. К. Быковой образцов пород, обрабатывавшихся последним автором, было извлечено огромное множество раковин остракод. Обработка всего этого материала по остракодам, составлявшим очень важную часть ферганской фауны, а именно детальный учет их послыного распределения и анализ их экологических комплексов, привели бы к таким же интересным и ясным выводам по вопросу условий жизни отдельных форм, их фацальной приуроченности, смены в пространстве и во времени отдельных форм и целых комплексов, зависившей от изменений режима Ферганского залива, как и аналогичная работа, сделанная с моллюсками, фораминиферами и высшими ракообразными. Однако такая работа еще не проведена. Мы единственно располагаем составленным М. И. Мандельштамом длинным послыным списком остракод из алайского, туркестанского и рихтанского ярусов только исфаринского разреза. Этот список определений показывает, что остракодовые фауны перечисленных ярусов состоят в этом районе Ферганской депрессии примерно из 15 родов и 50 видов; все виды являются новыми, установленными М. И. Мандельштамом.

Одного этого списка для указанных выше целей экологического изучения остракод недостаточно. Остается надеяться, что всесторонний экологический анализ ферганских палеогеновых остракод будет выполнен в дальнейшем.

¹ Попутно необходимо указать на ошибку, допущенную В. М. Цейслером при истолковании нор *Lithophaga*. Он принял описываемые им «полусферические норы» за норы, моллюском еще не законченные. На самом же деле такие «полусферические норы» представляют остатки от нормальных нор, первоначально имевших очень небольшое устьевое отверстие, а в дальнейшем широко вскрытых при абразии каменного морского дна. Такие «зияющие» норы обычны для абразионных поверхностей, так как на них одновременно появляются новые норы и уничтожаются старые.

Из усонюгих раков палеогеновая фауна Ферганы содержит баланусов. Эти рачки появились в Ферганском заливе сперва в риштанском веке, а затем, вторично, в ханабадском и сумсарском. Их присутствие в фауне свидетельствует о солевом режиме Ферганского залива, близком к нормальному. Ферганские баланусы еще не описаны.

В риштанском ярусе баланусы (их молодь) были найдены в горизонте *n* исфаринского разреза на крупной раковине *Ampullaria* (?) *ivanowi* Rom., а их остатки также обнаружены во многих местах в породе. Выше же, в горизонте с *Ostrea* (*Platygena*) *asiatica* Rom. (Rst₂), баланусы представляют обычную, очень характерную окаменелость: они часто и притом в большом количестве покрывают раковины этой устрицы (табл. XXIII, фиг. 1 и 2), иногда образуя сомкнутые поселения. Это, несомненно, указывает на то, что в это время для существования баланусов в Ферганском заливе имела более благоприятная обстановка. Обычно баланусы одинаковой величины — то крупные, то средних размеров, что свидетельствует об их одновременном поселении на устрицах; наблюдалась также баланусовая молодь. Сидят баланусы как на правой, так и на левой створках платиген, иногда и на внутренней поверхности раскрытых раковин. В прослоях битой ракушки, перемежающихся с устричными слоями, иногда можно видеть много распавшихся на части ракушек *Balanus*: видимо, при волнении они срывались с раковин устриц¹.

Обилие баланусов в платигеновом горизонте характерно для исфаринского разреза и далее на восток — до Камыш-Баши, однако и в других местонахождениях остатки баланусов встречаются настолько часто, что позволяют по шлифам определять принадлежность пород к риштанскому ярусу.

В отложениях ханабадского и сумсарского ярусов баланусы очень редки. Они встречены в верхах ханабадского яруса и в основании сумсарского яруса в Шурабе, а кроме того, в Риштани — в сумсарском ярусе в устричнике, образованном раковинами амфидонт.

На баланусе, выросшем на раковину *Chlamys sokhiensis* Kogob., «проявилась» скульптура последнего: пластинки раковины балануса нарастают в основном снизу, в деталях повторяя неровности субстрата (табл. XXIII, фиг. 3; ср. Геккер, 1935а).

ВЫСШНЕ РАКООБРАЗНЫЕ (ДЕСЯТИНОГИЕ) И СЛЕДЫ ИХ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Находки остатков десятиногих ракообразных и их нор

В ферганском палеогене нами было обнаружено большое количество остатков десятиногих ракообразных; иногда они здесь являются даже породообразующими. Кроме того, в нем наблюдались очень часто, иногда массами, норы роющих животных, которые оказались принадлежащими этим же ракообразным.

Ни скелетные остатки, ни норы десятиногих ракообразных до наших работ из ферганского палеогена никем описаны не были. Поэтому мы остановимся на них подробно, тем более, что эти находки представляют большой экологический и фаунальный интерес (Геккер, 1956; Бирштейн, 1956).

Большинство скелетных остатков десятиногих ракообразных в Фергане прежде либо оставалось незамеченным, либо, скорее всего, их принимали за поломанные раковины пелеципод. Только в одной из работ К. П. Калицкого (1936а) имеется упоминание о находке крабов в горизонте *p*

¹ Эти скопления обломков баланусов в некоторой степени напоминают накат из обломков их панцирей, наблюдавшийся Рихтером (Richter, 1929) на берегу Северного моря.

(т. е. в основании сумсарского яруса) в Южной Фергане, в Камыш-Баши, и позже из того же горизонта палеогена Ферганы остатки крабов отмечались в сводной работе коллектива авторов (Вялов, Габрильян, Зубов и др., 1947).

Из палеогена смежных районов Средней Азии имеются очень скудные указания на аналогичные находки: так, З. Ф. Гориздро (1915) упомянула об одном остатке краба в туркестанском ярусе Приташкентского района, а О. С. Вялов (1939) отметил остатки крабов в отложениях сузакского яруса Таджикской депрессии.

Таким образом, из палеогена Средней Азии изредка указывались остатки крабов. На основании же того, что мы видели в Фергане, мы с уверенностью можем сказать, что в палеогене других районов Средней Азии не должны представлять редкости остатки наружных покровов также и других десятиногих ракообразных и что здесь должны также присутствовать горизонты с их норами.

Что касается нор и других «следов жизни» ископаемых беспозвоночных вообще, то такие образования до сих пор незаслуженно редко привлекают к себе внимание наших геологов и палеонтологов. Не заметить такие окаменелости в поле нельзя, истолковать же их природу часто бывает трудно. Так было и со следами деятельности обитателей Ферганского палеогенового моря, которые являются здесь очень характерными окаменелостями, а иногда переполняют целые слои.

В работах К. П. Калицкого отсутствуют упоминания об этих образованиях. Стараясь доказать существование зарослей zostеры на дне палеогенового моря Ферганы и строя свои предположения на присутствии устричников, К. П. Калицкий прошел мимо горизонтов с норами роющих животных, не подозревая, что они способны пролить значительный свет на состав его населения и на характер Ферганского бассейна, на условия накопления осадков. В статьях О. С. Вялова, за исключением двух, мы также не находим данных об этих образованиях. В статье, посвященной новым данным по бухарскому (сейчас сузакскому) ярусу в исфаринском разрезе, в пачке так называемых сулюктинских песчаников О. С. Вялов отметил слой с «фигурной нижней поверхностью (барельефные сплетения сучковатых песчанистых стяжений разнообразной формы)» и в следующей сверху пачке слоев, в песчаниках — многочисленные «песчаные стяжения разнообразной формы» (Вялов, 1944в). Относительно природы, органической или неорганической, «сучковатых стяжений» в первом слое О. С. Вялов ничего не говорит, относительно же природы стяжений во втором слое высказывает предположение, что это следы ползания червей.

В ферганских разрезах можно наблюдать несколько типов нор роющих животных; из них один распространен очень широко.

Проведенное нами в поле исследование различных нор роющих животных и изучение Я. А. Бирштейном собранных нами скелетных остатков десятиногих ракообразных позволило понять природу наиболее распространенного типа нор и связать их с частью скелетных остатков. Остатки ракообразных были нами встречены в палеогене Ферганы в отложениях всех ярусов, за исключением бухарского, что почти полностью отвечает находкам их нор (их норы не наблюдались в отложениях бухарского, исфаринского и ханабадского ярусов). Сохранность скелетных остатков хорошая: сохранялась известковая часть их головогрудного щита и конечностей, иногда они были фосфатизированы; только в глинах тонкие панцири мелких крабов были растворены. Совсем иной тип сохранности, в иных условиях консервирующей среды, а именно растворение известкового скелета и сохранение хитинового, характерен, например, для майкопских глинистых сланцев (Смирнов, 1929; Геккер и Мерклин, 1946).

Я. А. Бирштейном (1956) были изучены и описаны семь видов десятиногих ракообразных и две ближе неопределимые формы, принадлежащие к одному и тому же семейству: из них два вида крабов и пять различных видов среднехвостых раков (Anomura) (Макаров, 1938). Ближе неопределимые формы также относятся к крабам.

Из крабов в Ферганском заливе жили лишь небольшие формы (табл. XXII, фиг. 5—7). Из ханабадского яруса Бирштейн описал *Branchioplax* (?) *bidentata* Birst. и представителя сем. Leucosiidae (материал происходит из разреза Шураба в Южной Фергане), а из сумсарского яруса — своеобразного крабика *Pinnixa heckeri* Birst. (из исфаринского разреза в Южной Фергане и Кызыл-Ата в Северной Фергане) и другого представителя сем. Leucosiidae (Кызыл-Ата). Эти крабы сохранились в виде остатков головогрудного щита. Одна клешня из ханабадского яруса, из исфаринского разреза, была определена как принадлежащая раку-отшельнику *Dardanus* sp. (табл. XXII, фиг. 8)¹. Все остальные находки скелетных остатков, сделанные в отложениях некоторых ярусов, притом в алайском и туркестанском ярусах в огромных количествах, были определены Я. А. Бирштейном как принадлежащие роду *Callianassa* из группы среднехвостых раков.

Род *Callianassa* принадлежит к сем. Callianassidae, относимому к трибе Thalassinidae; все представители этой группы ведут роющий образ жизни. От наружных покровов каллианасс сохранились только клешни и смежные с клешнями членики ног. Это находит свое объяснение в т. м., что в связи с их образом жизни головогрудный щит у *Callianassa* не обызвестневал, а оставался мягким, и обызвестневали только передние переходы, обладавшие клешнями.

Норы роющих животных, столь характерные для ферганского палеогена, принадлежали именно представителям рода *Callianassa*, как это будет показано ниже. Правда, в настоящее время известны очень многие группы десятиногих ракообразных, роющих норы; однако их скелетных остатков в палеогене Ферганы найдено не было.

Представители рода *Callianassa* были описаны Я. А. Бирштейном под новыми видовыми названиями: *Callianassa alaiica* Birst. (алайский ярус), *C. turkestanica* Birst. (туркестанский ярус) и *C. chanabadica* Birst. (ханабадский ярус) (табл. XXII, фиг. 9—12); клешни *Callianassa* неважной сохранности, притом, несомненно, принадлежащие различным другим видам, были обнаружены также в сузакском, риптанском и сумсарском ярусах. Таким образом выяснилось, что в Ферганском заливе жило в разное время не менее шести различных видов рода *Callianassa*.

Местонахождения скелетных остатков *Callianassa* в палеогене Ферганы

Клешни каллианасс особенно обильны на некоторых стратиграфических уровнях алайского и туркестанского ярусов. Это не остатки ракообразных, живших в точности на месте захоронения клешней, а вторичное обогащение клешнями слоев, созданное подвижной водой. Мы имеем здесь «концентраты» из прочных частей скелетов, принадлежавших животным, которые обитали где-то невдалеке. Возможно также, что это полностью или частично клешни, сброшенные каллианассами во время линьки, сгруженные здесь волнами и занесенные осадком. Такие клешневые известняки встречены в Южной Фергане (Шураб) среди мелководных глинисто-карбонатных отложений алайского и туркестанского ярусов.

¹ Раки-отшельники также входят в группу среднехвостых раков.

Слой глинистого известняка, 0,8 м мощности (см. кн. 1, стр. 208—209, тип 28), переполненный широкими клешнями раков *Callianassa alatica* Birst. (табл. XXII, фиг. 13) и заключающий, кроме того, остатки равномускульных пелеципод (*Meretrix* sp., *Cardita* aff. *astieri* Orb.) и гастропод (*Turritella*, *Natica*), а в основании слоя — немногочисленные раковины *Turkostrea*, выступает в разрезе алайского яруса на окраине поселка Шураб. Показательно, что в 1 км к западу от этой точки тот же слой известняка имеет уже другой вид: он распадается на две части. Нижняя его половина, 0,30 м мощности, сложена устричником, образованным различно ориентированными отдельными створками *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom. и их обломками; изредка наблюдаются раковины с двумя створками, встречена одна гроздь раковин; мелких каналов в раковинах много. В верхней половине слоя, 0,8 м мощности, устрицы редки, встречаются ядра тех же равномускульных пелеципод, которые были найдены выше, зубы рыб и лишь немногочисленные остатки *Callianassa*. В обоих обнажениях верхняя поверхность подстилающего слоя несет на себе отчетливые следы размыва: она очень неровна, местами разбита, с трещинами, забитыми раковинами устриц и с лежащими здесь же обломками породы самого слоя.

Эти особенности строения верхней поверхности подстилающего слоя свидетельствуют о том, что устричник в одной точке этого участка и слой с клешнями *Callianassa* — в другой, были отложены после сильного размыва, в прибойной полосе (вероятно, после кратковременного осушения) во время наступившего затем ослабления разрушительной работы волн.

В отложениях средней части туркестанского яруса (горизонт *m*) в Шурабе клешнями *Callianassa turkestanica* Birst. (табл. XXII, фиг. 12) переполнен верхний слой известняка, также образовавшегося в мелководной зоне.

Во всех остальных случаях, когда наблюдались клешни каллианасс, они не образовывали заметных скоплений; однако клешни неизменно встречались в слоях мелководного происхождения и отсутствовали в более глубоководных образованиях.

Проследим находки скелетных остатков десятиногих ракообразных по ярусам, начиная с сузакского яруса.

На юге Ферганской депрессии, в исфаринском разрезе, один из наиболее хорошо (во всей Фергане) выраженных горизонтов нор *Callianassa* sp. располагается в нижнесузакских отложениях (см. кн. 1, стр. 35, слой 4), но скелетные остатки *Callianassa* здесь очень редки (табл. XXI, фиг. 1). Это, несомненно, результат диагенетических изменений песчано-карбонатных осадков данной части разреза: происходило растворение клешней десятиногих ракообразных и раковин моллюсков, в том числе и толстых, обычно хорошо сохраняющихся раковин устриц; растворение сопровождалось доломитизацией и перераспределением карбонатов (см. кн. 1, стр. 252).

В Северной Фергане близ кишлака Варзык (урочище Сурхи) клешни каллианасс вместе с норами были найдены в нижнесузакских отложениях в слое красной глины с морской фауной (*Pectunculus* и *Solecurtus*), покрывающей самый нижний песчано-галечный морской горизонт Северной Ферганы (см. кн. 1, стр. 73, слой 2). В нескольких километрах восточнее этого местонахождения норы и клешни встречены в песчано-алевритовом известняке, на границе ниже- и среднесузакских отложений.

На том же стратиграфическом уровне клешни *Callianassa* в большом количестве были обнаружены в гряде палеогена, тянущейся к северу от кишлака Варзык. Здесь в основании среднесузакской карбонатной пачки, образующей карниз, имеется слой известкового песчаника, заключающего клешни раков и ядра крупных равномускульных пелеципод и

гастропод. В нижней части этого слоя находятся многочисленные норы каллианасс, пронизывающие также и подстилающий слой алевроита.

Остатки каллианасс найдены также в псевдооолитовом известняке Szk₂, в одном из разрезов Северо-Восточной Ферганы (Кой-Таш).

В отложениях соленых лагун, заключающих пластовые залежи гипса (бухарский ярус и верхи сузакского яруса), остатки *Callianassa* не обнаружены.

В отложениях алайского яруса, помимо уже указанного слоя в Шурабе, изобилующего широкими клешнями *Callianassa alaiica* Birst., последние в значительно меньших количествах или в одиночку были обнаружены еще в 13 местонахождениях, расположенных в разных частях Ферганской депрессии. Большинство находок приурочено к верхней половине алайского яруса (Al₂), где клешни встречаются в глинистых, глинисто-детритусовых и детритусовых известняках и в мергелях, вместе с остатками другой фауны — различными равномускульными пелециподами, устрицами¹, гастроподами и иногда меандрическими мшанками. В нижней части алайского яруса клешни найдены в мергелях и известковых песчаниках.

В сходных осадках найдены клешни *Callianassa turkestanica* Birst. в отложениях средней части туркестанского яруса (горизонт *m*). Кроме очень богатого ими слоя известняка в Шурабе, они были обнаружены еще в трех пунктах Южной Ферганы: близ урочища Камыш-Баши (в песчаном известняке и алевролите) и в самом верхнем слое горизонта *m* в Риштанских складках (Тютак-Сай) — в тонкозернистом известняке вместе с ядрами гастропод, массой остракод, редкими раковинами *Fatima* и зубами скатов.

В отложениях нижней части туркестанского яруса (Trk₁) клешни *Callianassa* были найдены в прибрежных осадках северной части залива (Ортокой, Шайдан-Сай, Чарвак), представленных своеобразными гравино-глинистыми известняками с разнообразной фауной и норами ракообразных (тип 5). В более глубоководных глинистых и слабокарбонатных отложениях того же времени остатки этих животных встречаются чрезвычайно редко (Риштанские складки), причем найденные в них клешни очень тонки и ломки. Хорошо сохранившаяся клешня найдена в ишфаринском разрезе в слое глинисто-алевритовых осадков; она обязана своей сохранностью тому, что заключена в известковую конкрецию.

В риштанском ярусе клешни *Callianassa* были найдены лишь в четырех местонахождениях, причем три из них (в Южной Фергане — Сулюкта, Шураб и окрестности Камыш-Баши) относятся к нижней части этого яруса (горизонт *n*) и приурочены к терригенно-карбонатным породам. В Сулюкте клешни раков найдены в слое песчаного известняка с гальками, в основании которого имеется много нор раков. Близ Камыш-Баши в глинистом известняке вместе с многочисленными раковинами *Liostrea simplex* (Desh.), частично сохранившимися в виде небольших банок из выросших друг на друга раковин (рис. 17), нередко наблюдаются клешни *Callianassa* двух типов — широкие и узкие.

В верхнериштанских отложениях, представленных преимущественно алевроитово-глинистыми осадками, клешни обнаружены только в Таш-Равате, в известковой конкреции, залегающей в алевроите.

В отложениях ишфаринского яруса в кремнистых глинах Шураба на двух уровнях найдены только отпечатки клешней каллианасс.

¹ Интересно отметить, что Стензел (1945, 1949), установивший генетический ряд устриц *Cubitostrea* в мексиканском палеогене (стр. 115—116) и больше других иностранных авторов интересовавшийся причинами эволюции устриц и всем комплексом фауны, отмечает в двух горизонтах вместе с устрицами также и находки клешней каллианасс (новые описанные им виды *Callianassa brazoensis* и *C. wechesensis*) и крабов; указания на присутствие нор каллианасс у него отсутствуют.

Выше было сказано о находках крабов в алевроитах верхов ханабадского яруса около Шураба. Здесь же были обнаружены клешни *Callianassa chanabadica* Birst. Остатки каллианасс попадались изредка в ханабадских глинах в Северной Фергане (керны скважин).

Наконец, в сумсарском ярусе небольшое число клешней каллианасс и несколько панцирей крабика *Pinnixa heckeri* Birst. было найдено в литоральных отложениях в основании яруса (в горизонте р. К. П. Калицкого) как на юге, так и на севере Ферганской депрессии (Кызыл-Ата, Нарын, Караункур, Чарвак, Исфара, Шураб)¹. На этом стратиграфическом уровне постоянно наблюдается фосфатизация остатков пелеципод и гастропод, сохраняющихся в виде ядер, а также и остатков ракообразных (клешней *Callianassa* и головогрудных щитов крабов). Здесь же обыкновенно находятся желвачки фосфорита (см. кн. 1, стр. 146 и 170).

Частота нахождения на этом уровне остатков ракообразных, безусловно, связана с их фосфатизацией. Иной является сохранность остатков ракообразных выше, в сумсарских глинах. Находки клешней здесь редки (Караункур и Чарвак). Лишь там, где отложения сумсарского моря становятся более мелководными, в связи с чем малиновые глины замещаются красными алевроитами, в большом числе присутствуют норы каллианасс (Кызыл-Ата) и значительно чаще встречаются их клешни; много реже попадаются остатки головогрудных щитов крабов. Как те, так и другие сохраняются в алевроитах в виде ядер с тонким известковым налетом на месте почти полностью растворенных скелетов.

Приведенный материал показывает, что остатки ракообразных наиболее хорошо сохранялись в известковых отложениях, а также при фосфатизации; в алевроитово-глинистых, глинистых и кремнисто-глинистых осадках клешни раков сохраняются преимущественно в виде ядер с известковым налетом и в виде отпечатков. Поэтому можно допустить, что, вследствие неблагоприятных условий fossilization, в слабо карбонатных глинистых и алевроитовых осадках бесследно исчезло множество скелетов раков.

Местонахождения нор *Callianassa* в мелу и палеогене Ферганы

Ископаемые норы и ходы животных в обнажениях и на образцах пород не всегда выступают отчетливо: очень многое зависит от состава породы и от разницы в составе пород, вмещающей и заполняющей норы и ходы, а также от характера их выветривания. Очень важно также, чтобы следы обладали какими-нибудь характерными особенностями, которые облегчали бы разгадку способа их образования и систематической принадлежности животных, которыми они были созданы. Известно, например, что простые каналы цилиндрической формы, пронизывающие слои, или простые желобки на поверхности слоев могут представлять следы ползания самых различных животных. Большое значение имеет также знание характера следов, оставляемых ныне живущими животными, но наши сведения о следах современных морских беспозвоночных находятся еще на очень низком уровне: изучены, да и то в очень слабой степени, и описаны лишь следы обитателей литорали, доступные для непосредственных наблюдений во время отлива. Известны, почти без исключений, поверхностные следы, в то время как большинство ископаемых следов беспозвоночных представляет внутренние следы, образованные в толще осадка. Изучение таких следов в настоящее время только начинается; при этом используются разработанные в последние годы методы закрепления рыхлых осадков.

¹ Именно из этого горизонта происходят единственные указывавшиеся ранее остатки крабов из Ферганы (см. стр. 178—179).

При истолковании ископаемых следов животных необходимо принимать во внимание как строение оставивших их организмов и их экологические особенности, так и физическое состояние осадка. Частота нахождения следов также имеет большое значение. Обычно, если в ископаемом рыхлом осадке, в твердом ископаемом морском дне или в раковинах имеются следы деятельности беспозвоночных, искавших в них убежище, или же сверления водорослей, они встречаются в большом количестве и часто испещряют раковины. Следы деятельности подвижных животных, извлекающих из рыхлого осадка пищу путем прокапывания ходов, также обычно встречаются в массовых количествах: большая их густота бывает связана со стремлением животных максимально использовать пищевые ресурсы слоя.

Следы животных, сохранившиеся в толще ферганского палеогена, удовлетворяют отмеченным выше требованиям. Часто они рельефно выступают на поверхности слоев; на некоторых уровнях разреза они встречаются в массовых количествах; многие из них обладают характерными особенностями. Частично такие следы имеют современных, хорошо изученных аналогов. Кроме того, благодаря исключительной обнаженности, в Фергане нередко такие образования можно проследивать в одном и том же слое на большом протяжении.

Изучение следов вымерших животных начинается обычно с тех мест, где они, образуя скопления, особенно бросаются в глаза.

Массовое развитие подобных образований, представляющих, как мы теперь знаем, норы *Callianassa*, в основном («эталонном») разрезе палеогена Южной Ферганы по правому берегу р. Исфары (около кишлака Ханабад, к югу от Нефтеабада) может наблюдаться на двух стратиграфических уровнях: в сузакском и сумсарском ярусах. Для первого стратиграфического уровня они были отмечены в этом разрезе О. С. Вяловым (см. стр. 179) и впервые изучены нами.

Изучение палеогена по всей Ферганской депрессии показало нам, что норы роющих ракообразных представляют одну из его характерных особенностей — они встречены в большей части его ярусов и, с другой стороны, в редком разрезе их нет в отложениях хотя бы одного яруса.

Такие же норы были нами встречены в Фергане также и в мелу. Верхнемеловые отложения Ферганы представлены мелководными образованиями, в фациальном отношении близкими к некоторым типам отложений палеогена. При осмотре некоторых разрезов верхнего мела мы нашли следы роющих организмов (ракообразных и, быть может, каких-нибудь других) в слоях вместе с морской или лагунной фауной, или же в слоях, лишенных других окаменелостей.

Так, в исфаринском разрезе верхнего мела более или менее отчетливо выраженные норы ракообразных можно видеть в верхней части пестроцветной свиты О. С. Вялова, относимой сейчас к радиолитовому горизонту и залегающей между пестроцветными песчаниками и толщей гипсов датского-палеогенового возраста (Вялов, 1945б; Осипова, 1954). Норы встречены в слоях песка и алевроита, общей мощностью 3,5 м, окрашенных в серовато-зеленый цвет. Особенно много нор в нижней половине этой толщи; здесь они окрашены в красный и оранжевый цвета, благодаря чему порода становится пестрой, узорчатой. В некоторых слоях здесь иногда можно встретить отдельные норы ракообразных, рельефно выделяющиеся благодаря тому, что они были прорыты в глинистом грунте и заполнены песчаным материалом (Геккер, 1956, рис. 1). Некоторые из этих ходов дают развилки, другие пересекаются, что создает впечатление ветвления.

Многочисленные, более или менее горизонтально ориентированные норы ракообразных были здесь найдены и в одной из пачек ракушника,

изобилиующих мелкими брюхоногими и двустворчатыми моллюсками, своим явно угнетенным видом говорящими о ненормальных условиях жизни.

Осмотр разреза мела на противоположном берегу Исфары показал, что маломощный слой известняка серого цвета, залегающий в самом верху красноцветной кизыл-пияльской свиты О. С. Вялова (1945в), включает частые, более или менее вертикально расположенные ходы, неотличимые от тех, что мы в толще палеогена принимали за норы десятиногих ракообразных. В экзогировой свите, здесь очень плохо развитой, помимо многочисленных мелких пелеципод, была встречена одна нора. В разрезах мела, осмотренных в Северо-Восточной Фергане (Чангырташ и Кызыляр), норы ракообразных наблюдались на различных уровнях в радиолитовом горизонте и в экзогировой свите. Норы наблюдались также в меловых песках и алевроитах Шайдана Аштского, на 25—30 м ниже основания палеогена, в слоях, отвечающих, по-видимому, пестроцветной свите.

Эти наблюдения показывают, что находки, хотя бы единичные, нор ракообразных в слоях, лишенных остатков других морских животных, могут служить надежным показателем морского происхождения пород. А это всегда необходимо бывает доказать в случае пестроцветных и красноцветных толщ, как это и наблюдалось в некоторых из упомянутых случаев.

Обратимся к норам, наблюдавшимся нами в палеогене, дадим их обзор и дополним сведения, приведенные о порых выше.

В отложениях бухарского яруса норы десятиногих ракообразных полностью отсутствуют, зато в сузакском ярусе они встречаются очень часто, особенно в Южной и Юго-Западной Фергане, где широко распространены песчаные и алевроитовые осадки. В нижнесузакских глауконитовых песках около пос. Шураб можно видеть много ядер нор этих ракообразных вместе со следами жизни каких-то других организмов (табл. XXI, фиг. 2, рис. 55; см. стр. 218). Несколько выше по разрезу норы *Callianassa* еще более многочисленны. Так, в разрезе правого берега Исфары имеется слой, чрезвычайно богатый переплетающимися заполнениями нор (см. кн. 1, стр. 35, слой 4; табл. XXI, фиг. 1)¹.

Выветриваясь и освобождаясь от более тонкозернистого и рыхлого глинистого алевроита, в который ракообразные внедрялись при рытье нор, этот горизонт с норами прекрасно выступает в основании пачки терригенно-карбонатных пород. Горизонт хорошо прослеживается и в разрезах антиклинали Калача-Мазар на левом берегу Исфары, а также значительно южнее, в окрестностях Шураба (см. кн. 1, стр. 275, рис. 63, пункты II—IV).

На границе ниже- и среднесузакских отложений в исфаринском разрезе имеется слой известкового песчаника с хорошо выраженными норами, причем из него отдельные норы проникают на глубину более 1 м в нижележащий листоватый доломитовый мергель, заключающий остатки рыб (рис. 37).

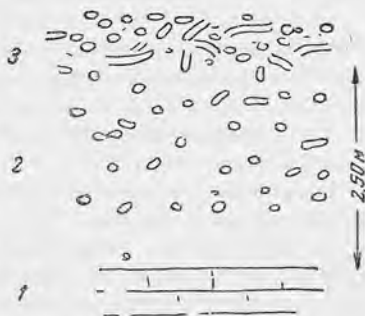


Рис. 37. Скопление нор *Callianassa* в известковом песчанике (3); отдельные норы проникают в нижележащий слой листоватого доломитового мергеля (2). Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада, среднесузакский подъярус

¹ Этот горизонт с норами *Callianassa* в исфаринском разрезе настолько красочен и поучителен, что его изображение было использовано в различных методических руководствах (Геккер, 1955, 1957 и др.).

Как отмечалось выше, норы вместе с клешнями каллианасс на этом стратиграфическом уровне имеются также и в Северной Фергане в ряде разрезов близ кишлака Варзык, на горе Айляма, в урочище Сурхи и на р. Караункур (см. кн. 1, стр. 72, рис. 15). Такое широкое распространение поселений роющих десятиногих ракообразных было связано с кратковременным обмелением, охватившим значительную периферическую полосу дна Ферганского залива.

Выше, в среднесузакских отложениях, норы *Callianassa* также встречаются часто, но они уже не приурочены так ясно к одному уровню. В небольшом количестве норы можно видеть в Юго-Западной Фергане (Майдан-Тау) в слое песчаного, слабоизвестковистого алевролита; здесь же встречаются сложные U-образные постройки других роющих беспозвоночных (см. стр. 217).

На севере Ферганской депрессии норы в среднесузакских отложениях наблюдались в Ак-Сае, Нарыне, Шайдан-Сае, Чарваке и в двух разрезах по р. Арсланбоб. В первом разрезе на этой реке, находящемся ниже лесхоза, сузакские отложения образуют карниз, верхние две трети которого сложены песчаником с известковым цементом и гравийно-галечными прослоями, заключающими окатанные обломки раковин *Gryphaea errata* Vial.; редкие ядра нор содержатся здесь только в слоях песчаника. У кишлака Арсланбоб, где развиты еще более мелководные осадки, редкие норы ракообразных вместе с обломками створок устриц присутствуют также и в слоях гравия с галькой.

Выше карниза сузакского яруса по р. Арсланбоб следует мощная толща прибрежных песков и гравийников с редкими гальками и галечными прослоями. В ней норы прослеживаются на большую высоту в виде густой сети малиново-красных полос на розовом фоне, обладающих вертикальной или близкой к ней ориентировкой.

В отложениях алайского яруса норы *Callianassa* встречаются в нижнеалайских отложениях, представленных преимущественно терригенными и терригенно-карбонатными породами. Норы приурочены главным образом к песчано-алевритовым осадкам (в Юго-Западной Фергане — Амбаргаз, Ляйляк, Сулюкта; в Южной Фергане — Шураб), реже они встречаются в мергелях (Кара-Чагат, Шураб).

На примере разреза, находящегося восточнее кишлака Сулюкта, видно, что норы сохраняются значительно лучше при некоторой известковистости осадка. Здесь имеется трехраздельный слой устричника, общей мощностью 4 м, из разрозненных и различно ориентированных створок *Ostrea (Turk-ostrea) turkestanensis* Rom. с песчано-алевритовым цементом (см. рис. 11, слои 5—9). Этот слой подстилается слоем песка (1,40 м) с рассеянными мелкими раковинками устриц, их обломками и с большим количеством нор *Callianassa*. Ниже следует слой известковистого песчаника (1,20 м) с немногочисленными битыми раковинами устриц, ядрами гастропод и равноускульных пелеципод, а также галечками кварца и разрозненными ядрами нор ракообразных. Этот слой переходит книзу в глинистый алевролит серо-зеленого цвета, заключающий в верхних 0,35 м огромное множество переплетающихся нор, заполненных более грубым известково-песчаным материалом вышележащего слоя, тонкими раковинами устриц и их обломками. В этом слое норы ракообразных выступают в стене обнажения более четко, чем в слое 4, так как они заполнены более стойким против выветривания материалом.

В верхней половине алайского яруса часто встречаются одиночные норы ракообразных и их скопления; они находятся главным образом в осадках, в состав которых входит как известковый, так и терригенный материал — это известковые песчаники, песчанистые известняки, гравийники с обильным карбонатным цементом. Норы встречаются и в детритусовых известняках (частицы которых по размерности близки к песку), содержащих

примесь песка, гравия и галек, а также в глинисто-алевритовых осадках.

Все эти осадки обычно бедны другими окаменелостями — в них присутствуют только редкие створки устриц. В слоях, где имеется много другой фауны — раковин устриц, ядер равномускульных двустворчатых и брюхоногих моллюсков и где иногда встречаются также меандрические мшанки, — скопления нор никогда не бывает; нет их также в тонкозернистых известняках и доломитах.

Норы особенно часты на месте перехода слоя одного литологического состава в другой. Материал, заполняющий норы, обычно иной, чем вмещающая их порода, — нередко более грубый и почти всегда более известковый, а потому лучше сопротивляющийся выветриванию. Так, например, в основании горизонта l_1 в разрезе Ак-Сая норы ракообразных большого диаметра (до 4 см) пронизывают слой тонкозернистого рыхлого песка с рассеянными гальками, выше которого следует слой песчаного известняка, заключающего в своем основании гальки разнообразных палеозойских пород и обломки створок устриц. Материал, затекший в норы сверху, значительно более известковист и грубозернист, чем вмещающая их порода, и содержит много галечек (до 1,5 см); благодаря этому заполнения нор при выветривании выступают рельефно.

Перекрытие и заполнение нор более сильно карбонатными осадками обычно совпадало с ослаблением подвижности воды. Если же после заложения нор *Callianassa* слой с ними попадал в зону более сильно подвижной и мелкой воды, следы их поселений уничтожались.

Выше (см. стр. 182) было отмечено большое количество нор вместе с клешнями *Callianassa turkestanica* Birst. в прибрежных отложениях нижней части туркестанского яруса в Северной Фергане (Шайдай-Сай, Ортотокой). Многочисленные заполнения нор, рельефно выступающие на фоне породы иного состава или иной окраски и образующие три уровня «силетений», наблюдаются также в основании морских отложений туркестанского яруса, перемежающихся с дельтовыми красноцветами в другом пункте Северной Ферганы, а именно на правом берегу р. Кара-Унгур, около кишлака Чарвак (см. кн. 1, рис. 22, стр. 123). Заполнения нор, опускающихся из основания слоя 2, отличаются от песка, в который они проникают, большей грубостью материала (кроме гравия, содержат также гальки) и более светлой окраской; норы прослеживаются в этом слое до глубины 1,20 м.

В основании среднетуркестанских отложений (горизонт m) норы *Callianassa* наблюдались в Юго-Западной и Южной Фергане (Сулюкта, Курганча, Шураб). Они были вырыты в алевритово-глинистых осадках и заполнены более известковистым и грубозернистым материалом из вышележащего слоя (песчаный алевролит или песчаник).

В отложениях риштанского яруса норы роющих раков обнаружены преимущественно в нижней части (горизонт n). Густая переплетающаяся сеть нор имеется в некоторых разрезах Юго-Западной Ферганы (Сулюкта, Амбаргаз) на самой границе туркестанского и риштанского ярусов и отмечает момент сильного обмеления Ферганского залива (см. кн. 1, рис. 18, II). Норы внедряются в верхнетуркестанскую серовато-зеленую глину с налетами ярозита на глубину до 0,80 м и заполнены известковым алевролитом или песчаным известняком, содержащим гальки (рис. 38).

Менее четко на этом уровне выражены норы в разрезах Риштанских складок (Южная Фергана), где они также были вырыты в глине и заполнены известково-песчаным материалом.

Несколько выше, уже в толще нижнериштанских отложений, норы раков, заполненные мергелем, были найдены в Сулюкте, в слое песчаного известняка с гальками, а также в разрезах Риштанских складок, где норы

встречены в трех слоях известковистого песчаника, в том числе в двух мелкозернистых и хорошо сортированных и в одном среднезернистом с гальками палеозойских пород и косой слоистостью (см. кн. 1, стр. 58, сл. 27, рис. 8, II).

В верхнериштанских отложениях отдельные норы обнаружены только в Амбаргазе, где они были вырыты в песке и заполнены лежащим выше известковым песчаником.

В отложениях исфаринского и ханабадского ярусов норы *Callianassa* не найдены. Это объясняется тем, что нам почти не известны прибрежные осадки бассейнов этих двух веков.

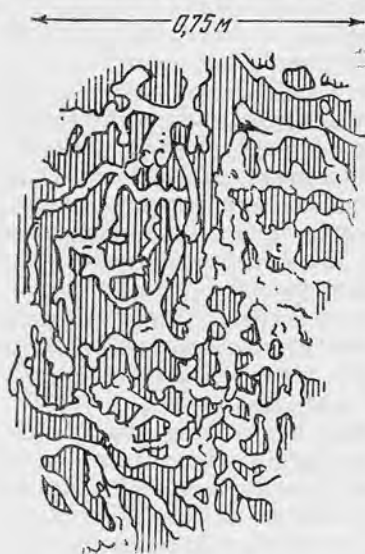


Рис. 38. Сеть нор *Callianassa* в основании горизонта и риштанского яруса. Юго-Западная Фергана, кишлак Сулюкта (восточный разрез)

В отложениях следующего, сумсарского, яруса норы раков обнаружены во многих пунктах. Лучший горизонт с норами *Callianassa* наблюдался в основании сумсарского яруса в исфаринском разрезе (рис. 42, стр. 192). Многочисленные норы раков исщепляют слой известкового мергеля и опускаются в подстилающую глину ханабадского яруса до глубины 0,70 м. Горизонт с норами не является здесь таким выдержанным, как один из описанных в сузакском ярусе. Кроме исфаринского разреза, норы раков были встречены еще только в двух разрезах Северной Ферганы — в Кызыл-Ата и Караункуре, хотя начало сумсарского века характеризуется значительным обмелением Ферганского залива (см. кн. 1, стр. 310).

В лежащей выше толще малиновых глин сумсарского яруса норы наблюдаются очень редко и, если они встречаются среди глин, то бывают заполнены алевроитом. Такие ядра нор наблюдались в Майли-Сае, Нарыне и в верхах сумсарского яруса в Риштанских складках. Иную картину мы видим, когда в этом ярусе преобладают алевроиты — тогда порода бывает переполнена норами (Кызыл-Ата; кн. 1, часть 1, стр. 95).

В Майли-Сае норы этих ракообразных наблюдались также в основании горизонта *r* (верхи сумсарского яруса), лежащего на малиновой глине. Здесь в глину заходят норы, заполненные песчаником; диаметр их до 3 см, видимая длина 30 см. На 2,5 м ниже этого уровня, в красной песчаной глине, также имеются многочисленные норы, заполненные несколько более грубой зеленовато-серой песчаной глиной с гальками.

Сделанный нами обзор стратиграфического распространения и находок скелетных остатков и нор каллианасс показывает, что роющие ракообразные принадлежали к постоянным обитателям Ферганского залива в течение всего или почти всего времени его существования.

Из рассмотрения приуроченности находок клешней и нор каллианасс к различным типам осадков видно, что клешни сравнительно редко захоронялись на месте поселений животных. Обычно они перемещались подвижной водой в более удаленные от берега, более затишные участки, где и образовывали иногда значительные скопления («клешневые концентраты»). Клешни, находимые в норах, не обязательно принадлежали обитателям именно этих нор: они могли случайно попасть сверху в норы других особей, еще не занесенные осадком.

Норы каллианасс представлены ядрами и никогда не встречаются в виде пустот. Это объясняется тем, что они сохранялись лишь при благоприятных условиях, когда рыхлый грунт, в котором они были вырыты, сравнительно быстро покрывался слоем более известковистого осадка, сразу же заполнявшим норы.

Огромное количество нор, вырытых каллианассами, было уничтожено прибойной волной и во время штормов, до того как были покрыты осадками и сохранились неразрушенными те слои с норами, которые мы сейчас наблюдаем в разрезе. Если мы так часто, нередко массами, встречаем норы *Callianassa*, то это свидетельствует о том, что роющие ракообразные населяли Ферганский залив в огромных количествах.

Норы *Callianassa* приурочены к типичным прибрежным осадкам, преимущественно к песчаным, алевритовым и гравийным, в той или иной степени обогащенным известью, иногда содержащим гальку. Реже они встречаются в алевритово-глинистых, глинисто-известковых и детритических осадках. Таким образом, большинство *Callianassa*, существовавших в Ферганском заливе палеогенового моря, селились на таких же грунтах, как и ныне живущие виды, и занимали те же участки морского дна — прибрежную полосу и отмели (см. стр. 197).

Известно, что современные каллианассиды обитают на литорали (т. е. в полосе прилива и отлива) и сублиторали. Ответить с полной определенностью на вопрос, населяли ли каллианассы в Ферганском заливе обе эти зоны, на основании имеющихся данных трудно, однако важно отметить, что в отложениях ферганского палеогена норы *Callianassa* встречаются всегда в первых членах ряда морских осадков, которые по литологическим особенностям близки к литоральным образованиям.

В заключение отметим, что роющие среднехвостые раки и крабы морских побережий производили и производят значительную «геологическую» работу: они переотлагают осадок, при этом в какой-то степени его измельчают; разрыхляя осадок, они способствуют его аэрации, очищают его и тем самым способствуют уменьшению количества заключенной в нем органики.

Описание нор *Callianassa*

Остановимся на особенностях наблюдавшихся нами нор, вернее их ядер.

Наблюдались норы различных направлений — от более или менее вертикальных и косых до сильно пологих и горизонтальных, приподнимающихся лишь в сторону устья. Как правило, близко к вертикальному направлению отдельных нор и, наоборот, при сплетениях многие норы книзу выполаживаются. Поперечник ядер нор у нашего материала различный, в среднем он равен 25—30 мм. Диаметр норы на ее протяжении может меняться. Иногда наблюдаются местные вздутия, обусловленные тем, что рак во время вырывания норы менял ее направление; иногда в таких местах отчетливо виден конец прежнего направления норы. Изгибы нор более плавны в тех случаях, когда норы закладывались на достаточном расстоянии одна от другой, но норы имеют более неправильную, иногда коленчатую форму в случаях большой частоты расположения, когда ранее вырытые норы мешали проходке новых. В густых сплетениях ядер нор (например, в сузакском ярусе в исфаринском разрезе) видно, что имеются норы различного диаметра — от мелкого до весьма крупного — и что иногда норы тесно соприкасаются, теснят друг друга. Одна нора надрезала другую, к тому времени уже заполненную осадком, иногда одна нора пересекала другую. Эти особенности закладки нор среднехвостыми раками, вырывающими себе у б е ж и щ а, вполне понятны, и они не

наблюдаются у животных, которые роются в грунте ради извлечения из него пищи. Сечение норы обычно круглое, но нередко наблюдаются и овальные сечения, а также более неправильные. Неправильная форма сечения явно является вторичной, чего, из-за недостаточности наблюдений, нельзя с полной уверенностью сказать о ядрах нор с овальным сечением, хотя совершенно ясно, что полые вначале норы могли подвергаться деформации, в особенности их горизонтальные или косо направленные отрезки.

Довольно часто удается наблюдать и слепые концы нор: они округлены и иногда с маленьким выступом на конце.

В коллекции имеются два ядра слепых концов нор со значительным поперечником из верхов сумсарского яруса в Майли-Сае и из радиолитовой свиты верхнего мела в Чангырташе; они сплюснуты (длинная ось сечения 2,75 и 3,5 см, короткая 1,75 и 2 см; рис. 39). Сплюснутость (вторичная) именно концов нор понятна: в горизонтах нор, хорошо выступавших в обнажениях, видно, что норы, углублявшиеся в осадок под каким-нибудь косым углом, в своем нижнем конце выполаживались: это благоприятствовало сплюсыванию их концов под давлением вышележащих слоев.

Нередко в слоях с норами можно наблюдать части их ядер в форме развилок («тройники»), когда в одном центре сходятся три хода под неодинаковыми углами, из которых один меньше двух остальных (рис. 40). Такие «тройники» хорошо сохраняются в ископаемом состоянии, исходящие же из них ветви обыкновенно обломаны на небольшом расстоянии от места слияния.

Ядра нор в форме развилок встречены в основании горизонта *l* алайского яруса в Майли-Сае и Ак-Сае, в основании горизонта *m* туркестанского яруса в Кара-Арте и в сумсарском ярусе в Кызыл-Ата.

Природа развилок с полной ясностью вскрывается в статье Стивенса о ныне живущих *Callianassidae* (Stevens, 1929) и в статьях других зоологов: развилки представляют место отхода от U- или Y-образной норы хода, направляющегося вниз и оканчивавшегося слепо, или же места отхода других ветвлений нор.

Рис. 39. Заполнение слепого конца норы *Callianassa* sp. Северная Фергана, Чангырташ, верхний мел, радиолитовый горизонт, $\frac{4}{5}$ нат. вел. (№ 736—73)

Нам лишь однажды удалось наблюдать в обнажении ядро вертикальной норы с двумя ветвями в верхней части, показавшее положение в норе «тройника». Это ядро было заключено в песчано-известковом слое в основании горизонта *l* алайского яруса, на правом берегу Исфары (рис. 41); этот слой содержит мелких морских ежей *Eoscutum alexati* (Cottr.).

Иногда на ядрах нор можно наблюдать расширения, не переходящие в боковые отвершки нор.

Изредка в ферганском материале на поверхности ядер нор можно наблюдать тонкую скульптуру, «морщины», представляющие слепки царапин, оставленных концами ног раков на стенках нор во время их вырывания. Материал, в котором раки рыли свои норы, должен был быть тонкозернистым и вязким, иначе на ядрах нор не получились бы резкие морщины. Лучше всего морщины сохранились на мергелистых ядрах нор в основании сумсарского горизонта в исфаринском разрезе (рис. 42; табл. XXI,

фиг. 1). В то же время на ядрах, образованных более грубозернистой породой, например песчаником, поверхностные морщины выражены хуже и легко выветриваются. Таковы ядра нор в песчаниках сузакского яруса по

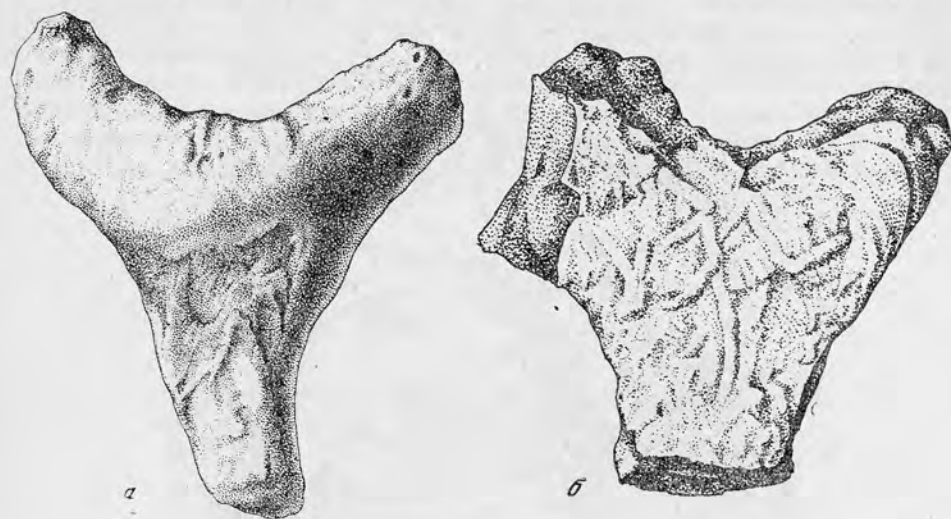


Рис. 40. Разветвления нор *Callianassa* sp.

a — Северная Фергана, Кара-Арт, горизонт *m*, $\frac{1}{5}$ нат. вел. (№ 736—74); *б* — ядро норы *Callianassa*, пронизанное ходами червей (?). Северная Фергана, Кызыл-Ата, сумсарский ярус, $\frac{1}{5}$ нат. вел. (№ 736—75)

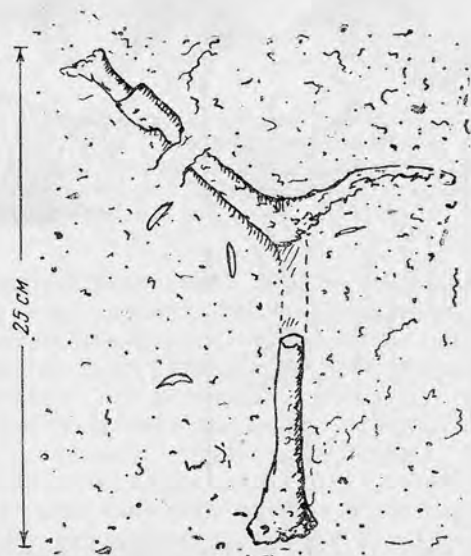


Рис. 41. Ядро норы *Callianassa alaica* Birst. в известковом песчанике в основании верхнеалайского подъяруса. Р. Исфара около Ханабада

обоим берегам Исфары (рис. 43). Морщины на ядрах нор большой правильностью не обладают, — они вытянуты параллельно длинной оси норы, срезают друг друга под косыми углами, часто слабо извилисты. Иногда морщины имеют чешуйчатый вид, так как ноги раков при вырывании норы производили срезающую, скалывающую работу.

Помимо ядер с такими морщинами, в одном из местонахождений, наиболее богатых порами каллианасс (сумсарский ярус, Кызыл-Ата), на ядрах наблюдается неправильная сетка, в которой преобладают морщинки, вытянутые поперек длинной оси пор (табл. XXII, фиг. 2 и 3). Происхождение этих поперечных морщинок неясно.

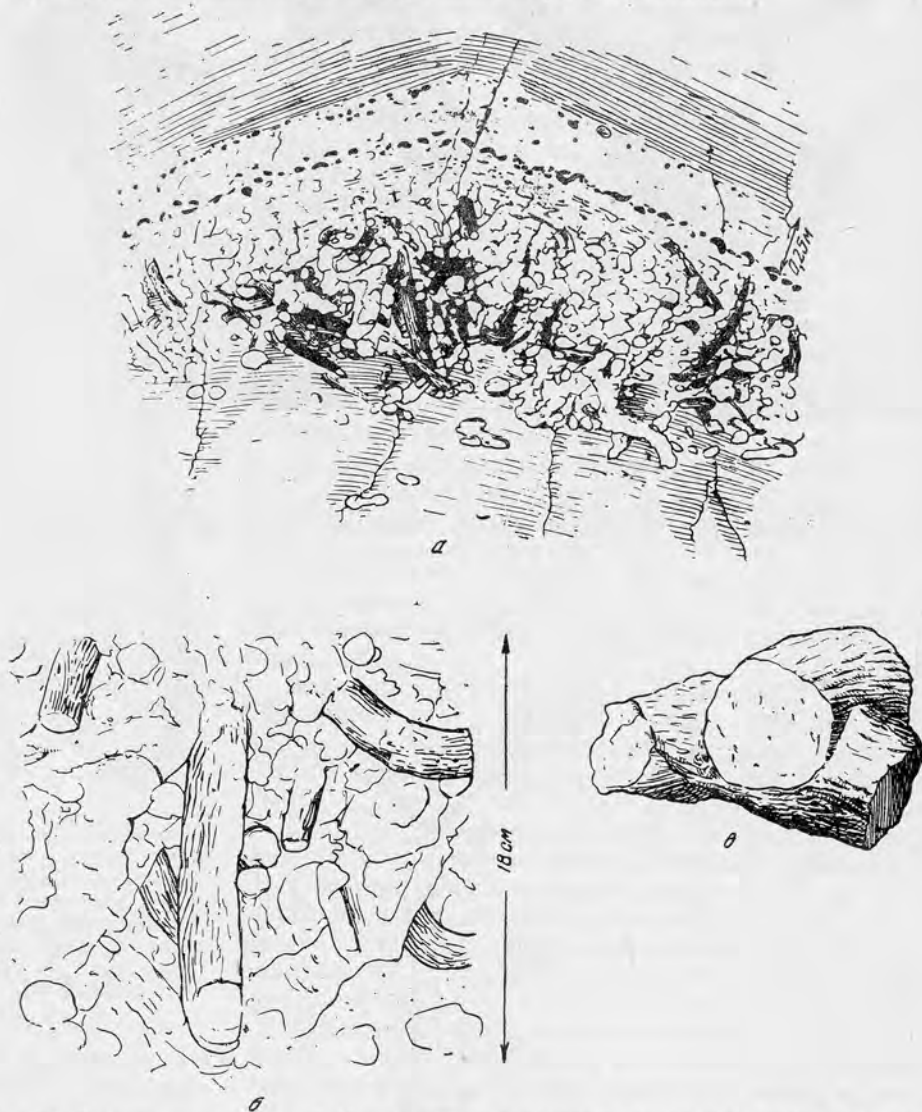


Рис. 42. Скопление ядер нор *Callianassa* sp. в основании сумсарского яруса, вырытых в глине ханабадского яруса.

а — общий вид; слои падают от наблюдателя; б — несколько нор со скульптурой; в — ядра двух пересекающихся нор со скульптурой. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада, $\frac{1}{5}$ нат. вел. (№ 736—90)

В различных местах Ферганы были встречены в отложениях различных ярусов палеогена, а также в верхнем мелу ядра нор, отличающиеся от обычных тем, что они на своей поверхности несут борозды («насечки»), косо направленные по отношению к длинной оси ядра. Такие ядра обнаружены в исфаринском разрезе на трех уровнях: в самом основании горизонта 1 алайского яруса, сложенном известковистым песчаником (рис. 44),

в нижней части ринтанского яруса (горизонт *n*), а также в верхах верхнего мела.

Эти ядра происходят из слоев песчаника или алевроита и образованы таким же материалом. Изучение выхода нижней части горизонта *l* в разрезе правого берега Исфары, где ядра с «насечками» наблюдались *in situ*, показало, что пески, слагающие эту толщу, косослоисты, и что насечки на ядрах имеют одинаковый с ними наклон. На основании этого наблюдения косая расчлененность ядра норы объясняется просто. По-видимому, она образовалась как результат проявления на стенке ядра норы косой слоистости

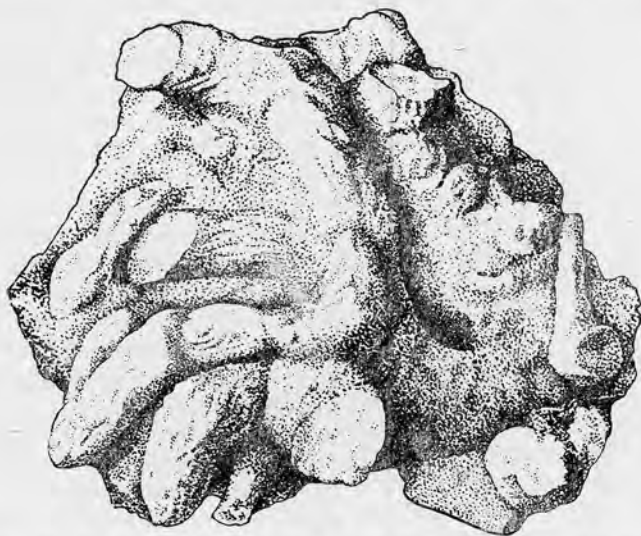


Рис. 43. Ядра переплетающихся нор *Callianassa* sp. со следами скульптуры, в известково-доломитовом песчанике; в левом нижнем углу рисунка видны слепые концы двух нор. Южная Фергана, р. Исфара, Калача-Мазар, сузакский ярус, $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№ 736—76)

окружающей породы и расслоения ядра — скорее всего благодаря циркуляции воды на этих уровнях. Песчаные ядра нор в глинистом песчанике, наблюдавшиеся в исфаринском разрезе в радиолитовом горизонте верхнего мела, также повторяли косую слоистость вмещающей породы. Наблюдения показали, что в породах, в которых заключены ядра нор с насечками, косая слоистость выступает нерезко и что показателем ее присутствия могут служить именно такие ядра¹.

Иногда на выветривающихся ядрах нор ракообразных из палеогена Ферганы можно видеть жилочки, идущие в различных направлениях и обычно обладающие небольшим диаметром (2—3 мм). По-видимому, это заполнения ходов червей, которые рылись в осадке, заполнившем нору. Такие образцы имеются из сумсарского яруса в Кызыл-Ата (рис. 40, б).

В палеогене Ферганы пользуются незначительным распространением норы еще другого типа, получившие в литературе название *Ophiomorpha*. По-видимому, они также принадлежат к представителям сем. *Callianassidae*. Мы их рассмотрим несколько дальше (см. стр. 202).

Таковы данные, полученные нами относительно населявших Ферганский залив представителей сем. *Callianassidae* и их деятельности.

¹ То, что на ядрах нор может запечатлеваться слоистость осадков, в которых они вырыты, хорошо видно на табл. 1, фиг. 3 (центральной) в работе Хаясака (Hayasaka, 1935). У нас это изображение воспроизведено на рис. 52, а на стр. 213.

К сообщенным сведениям необходимо еще добавить следующее. *Callianassa* входила, несомненно, в комплекс эвригалинных форм, к которому, как мы видели, относились многие моллюски, включая устриц. Этим объясняется, почему они почти постоянно были богато представлены в Ферганском заливе, соленость вод которого, как мы знаем, обычно в той или иной степени отклонялась от нормальной в сторону понижения. Имеющиеся в нашем распоряжении данные показывают также, что повышения солёности ферганские *Callianassa* не терпели — они полностью отсутствуют в отложениях соленых лагун (бухарский ярус). Скелетные остатки и норы *Callianassa* очень редки и в отложениях середины верхнеалайского яруса (Al_2^2), когда солёность вод залива понижалась наиболее сильно; это позволяет предполагать, что значительное понижение солёности действовало на *Callianassa* угнетающе.

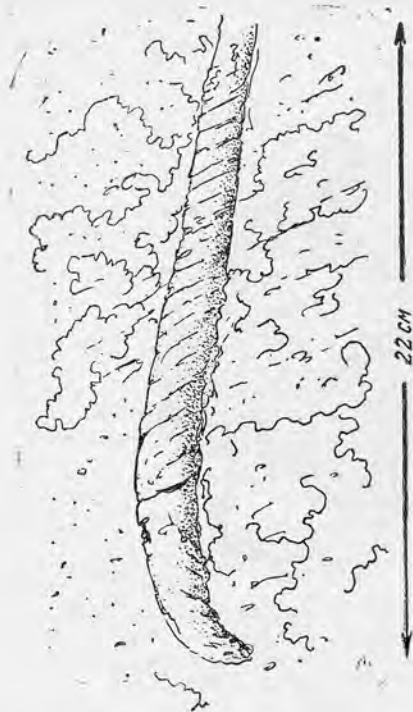


Рис. 44. Ядро норы *Callianassa* sp. с косыми бороздами (насечками) в косослойном известковом песчанике в основании верхнеалайского подъяруса. Южная Фергана, р. Исфара, около Ханабада

Редкие находки остатков каллианасс в отложениях ханабадского яруса и почти полное отсутствие их в исфаринском ярусе связано в известной степени, видимо, также с тем, что их отложения мы знаем преимущественно в виде очень тонкозернистых пород не прибрежного типа; с этим согласуется также и то, что немногочисленные крабы, найденные в ханабадском ярусе (Шураб), принадлежат к не прибрежным, не зарывающимся формам. Таким образом, необходимо помнить, что условия окаменения в слабо карбонатных осадках были неблагоприятны, и скелетные остатки ракообразных в таких осадках растворялись. В какой-то степени приходится также считаться с легкостью разрушения тонких панцирей в мягких глинистых породах на дневной поверхности.

Широкое распространение, которое норы представителей сем. *Callianassidae* имеют в палеогене Ферганы, и их нахождение также в ферганском мелу указывают на то, что эти окаменелости бесспорно пользуются значительным распространением и будут встречены в соответствующих фациях отложений того же возраста в местах, откуда они еще не были описаны. Эти находки говорят также о том, что такие норы будут найдены в отложениях юрского и неогенового возраста в Средней Азии и других районах СССР. Норы этих ракообразных до сего времени отсюда отмечены не были потому, что на них не обращали должного внимания, а если их и замечали, то неправильно объясняли (Геккер, 1956).

Литературные данные о норах ископаемых десятиногих ракообразных и о норах и экологии современных *Callianassidae*

Несмотря на чрезвычайную бедность русской литературы статьями и изображениями проблематических образований, представляющих следы ползания по поверхности, следы зарывания или сверления вымерших беспозвоночных, две статьи имеют к нашему материалу весьма близкое отно-

шение. Это статьи В. В. Богачева (1909, 1913). В них описаны жгутообразные и петлевидные (с внутренней перемычкой) образования с тонкой морщинистостью на поверхности, наподобие той, которая наблюдается на хорошо сохранившихся ядрах нор *Callianassa* в палеогене Ферганы. Находясь под влиянием господствовавшего в то время мнения на природу подобных «проблематик», В. В. Богачев признал в первой статье свои образцы за остатки водорослей, в статье же 1913 г. он стал на сторону авторов, усматривавших в таких образованиях результат деятельности беспозвоночных, а именно червей. Этот взгляд требует сейчас пересмотра в свете данных, приводимых в указанных ниже работах.

За период с 1929 по 1938 г. в западноевропейской литературе появилось несколько статей палеонтологов о норах и поверхностных следах вымерших и ныне живущих раков и крабов. Первой из них была статья палеонтолога И. Вейгельта (Weigelt, 1929) об ископаемых норах крабов и о «проблеме *Rhizocorallium*».

Познакомившись с деятельностью современных крабов и сочтя за заполнения их нор окаменелости из мела Финкельвальда, Вейгельт поставил в своей статье вопрос о необходимости пересмотра точки зрения Р. Рихтера (Richter, 1927) на природу *Rhizocorallium*. Рихтер принимал *Rhizocorallium* — образования с карманообразной норой, построенной по принципу «У» в «У» — за норы, вырытые червями. Вейгельт же, найдя среди своих окаменелостей также и образования, тождественные с *Rhizocorallium*, объяснял их деятельностью роющих крабов. В своих выводах Вейгельт пошел еще дальше и заявил, что, несомненно, и другие норы и прочие аналогичные образования обычно ошибочно приписывают червям и что на самом деле многие из этих образований принадлежат ракообразным, в особенности десятиногим ракам. При анализе меловых окаменелостей из Финкельвальда Вейгельт пользовался личными наблюдениями над поверхностными постройками и следами, оставляемыми крабами на берегу Мексиканского залива, но не располагал еще материалом по их норах.

В 1938 г. Эренберг (Ehrenberg) описал скопления нор десятиногих раков из миоценовых песков Австрии. Эти норы были вырыты в грубозернистых песках. Эренберг наблюдал длинные изгибающиеся отрезки нор, под различными углами опускающиеся в толщу нижележащих осадков, горизонтально расположенные норы, а также слепые концы нор, иногда с несколько более крупным диаметром, чем диаметр самой норы, а также «тройники», то есть части нор, представляющие место раздвоения простых нор. На поверхности некоторых ядер нор Эренбергом наблюдались морщины, характерные для ядер нор ископаемых ракообразных, описанных перед тем Вейгельтом. Эренберг принял изученные им миоценовые норы за норы десятиногих среднехвостовых раков из рода *Callianassa* и имел на то достаточное основание, так как в ядре слепого конца одной норы им была найдена клешня представителя этого рода. При истолковании нор миоценового возраста и при установлении того факта, что они были вырыты в приливо-отливной полосе моря, Эренберг использовал также статью Стивенс (Stevens, 1929) об экологии и норах ныне живущего рака *Callianassa* и другого рода среднехвостых раков — *Upogebia* в заливе Пюджет-Саунд на тихоокеанском побережье США.

В дополнительной статье 1944 г., посвященной тем же вопросам, Эренберг подводит некоторый итог находкам ископаемых нор среднехвостых раков, крабов и, возможно, и других высших раков и предлагает для них «родовое название» *Thalassinoides* gen. nov. (описанные в 1938 г. норы он называет *Thalassinoides callianassae* sp. nov.). Он отмечает, что такие норы стали известны из Европы и Японии, из отложений триаса, юры, мела, эоцена, олигоцена, миоцена и, быть может, плиоцена.

В те же и последующие годы зоологами и гидробиологами было опубликовано довольно много работ о *Callianassa* и *Upogebia* и было уделено

большое внимание также деталям строения их нор. Приведем ниже обзор этих данных, так как они помогут нам понять экологию ферганских палеогеновых каллианасс и их фаціальную приуроченность.

Одновременно с изучением нор каллианассид началось изучение нор современных роющих крабов. Ниже мы остановимся и на этих работах, потому что в ископаемом состоянии должны сохраняться также норы крабов; они очень похожи на норы каллианассид, и никто еще не пытался

установить различия между норами представителей обеих этих групп высших ракообразных. Между тем встает вопрос, не могут ли ядра нор крабов отличаться от ядер нор среднехвостых раков в деталях расположения морщин — слепков царапин от ног на стенках норы, — потому что крабы двигаются в норе (и выкапывают ее) боком, а среднехвостые раки — передвигаясь параллельно оси норы.

Некоторые данные об экологии каллианассид сведены в сводке В. В. Макарова (1938), который почерпнул их из работ Стивенс (Stevens, 1929) и Мак-Джинти (MacGinitie, 1930). Более новыми являются исследования Мак-Джинти (MacGinitie, 1934 и 1935), Пирса, Гумма и Уортона (Pearse, Humm a. Wharton, 1942), Пирса (Pearse, 1945), Пола (Pohl, 1946) и Мак-Джинти и Мак-Джинти (MacGinitie a. MacGinitie, 1949).

Объектами исследований этих авторов явились: *Callianassa major*

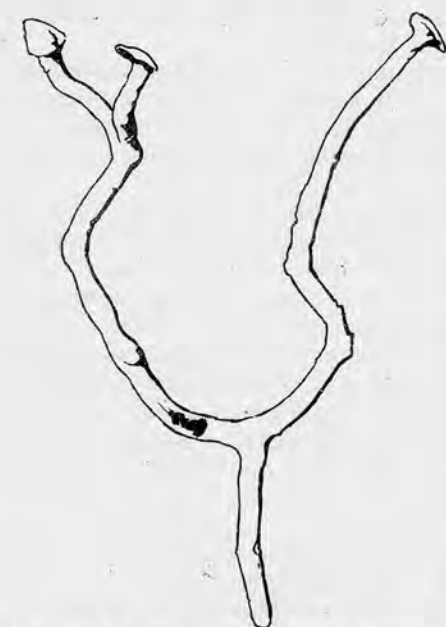


Рис. 45. Гипсовый отлив норы *Upogebia pugettensis* (Dana) с заключенным в нем раком. (По Stevens, 1929)

Say, *C. californiensis* Dana, *Upogebia affinis* (Say) и *Upogebia pugettensis* (Dana), живущие на литорали и поэтому легко доступные для наблюдений.

Норы *Callianassa* и *Upogebia* в общем сходны. Их изучение несложно: норы можно изучать, раскапывая их или заливая жидким гипсом¹. Первое изображение гипсового отлива (слепка) норы *Upogebia* помещено в работе Стивенс (1929) (рис. 45). Такие слепки очень удобны для сравнения их с заполнениями породой (ядрами) нор ископаемых роющих ракообразных. Необходимо только быть осторожным при сравнении характера поверхности гипсовых слепков, с одной стороны, и ядер ископаемых нор, с другой (см. стр. 202). Необходимо также уметь отличать норы каллианассид от нор крабов — обитателей морской литорали, которые в некоторых случаях, например у краба *Ocyroda*, очень сходны с норами каллианассид. Поэтому ниже мы приведем краткие сведения о норах ныне живущих роющих крабов.

Грунт, в котором роют каллианассы свои норы, должен быть вязким, дабы не обрушались стенки норы; поэтому эти ракообразные не роют в чистом песке или в мягком иле.

Стивенс (1929) отметила, что в Пюджет-Саунд упогебии живут на участках дна, сложенных грубозернистым и более или менее плотным осадком, но что они способны также рыть норы в твердой глине; каллианассы, со-

¹ Глубина очень длинных нор устанавливается опусканием резиновой трубки.

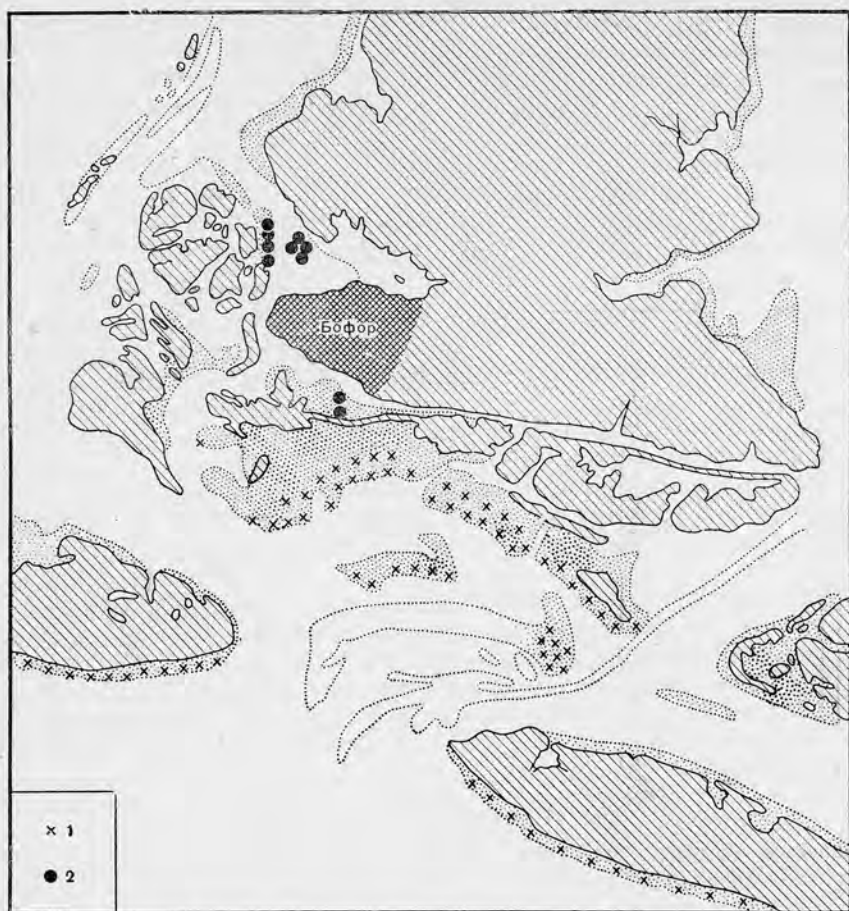


Рис. 46. Карта окрестностей г. Бофор в Северной Каролине. 1 — места поселения *Callianassa*, 2 — поселения *Upogebia*. (По Pearse, 1945 и Pohl, 1946)

гласно наблюдениям того же автора, роют норы в илу и песке и могут их закладывать также в гравии и среди галек, однако они предпочитают дно, богатое песком.

Согласно данным Мак-Джинти (MacGinitie, 1930, 1935), *Upogebia pugettensis* обитает на калифорнийском берегу на илистых и песчано-илистых участках и предпочитает места со значительным содержанием ила.

Пирс (Pearse, 1945), производивший исследования на берегу Северной Каролины у г. Бофор, так же как и Стивенс, указывает на разницу, существующую между местами поселений *Callianassa* и *Upogebia*, и иллюстрирует свои наблюдения картой (рис. 46). *Callianassa* селится на отложениях песчаных береговых полосах, более или менее открытых к морю и действию волн, в то время как *Upogebia* предпочитает илистые места в заливах и эстуариях. В других местах (калифорнийский берег) *Callianassa* наблюдалась на илистых участках.

Пол (Pohl, 1946), изучавшая норы *Callianassa* в тех же местах, что и Пирс, и притом более подробно, указывает, что наибольшее число нор этого ракообразного она наблюдала на $\frac{3}{4}$ расстояния вверх по литорали, считая от линии отлива. На калифорнийском берегу *C. californiensis* особенно обильна в приливо-отливной полосе на уровне от 0,0 до 0,3 м.

Наиболее тщательно норы каллианасс (*Callianassa major* Say) изучала Пол на атлантическом берегу Америки у г. Бофор. Она установила следующее. Входное отверстие в нору, около 5 мм в поперечнике, лежит на уровне морского дна в небольшом понижении или же окружено валиком в 4 мм (иногда до 20—25 мм) высоты (рис. 47, а). Сама нора может быть разделена на три отдела: 1) верхний отдел, 5—20 см длины и 5—8 мм ширины, располагающийся перпендикулярно к поверхности дна; 2) второй отдел, 10—15 см длины, расширяющийся к концу до 20 мм и расположенный косо или под прямым углом к поверхности дна, и 3) третий отдел,

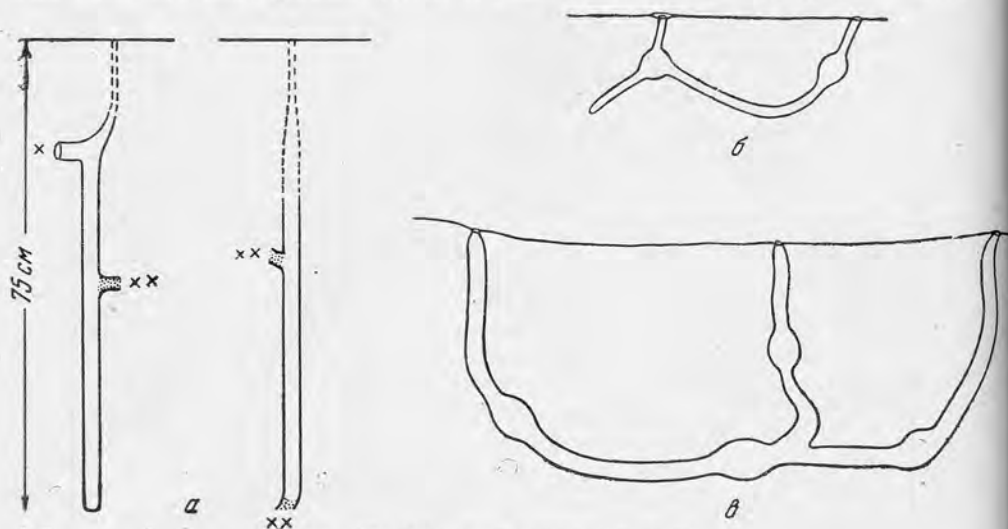


Рис. 47. Схемы нор каллианассид:

а — *Callianassa major* Say; × — открытое ответвление, ×× — ответвление, закупоренное песком; б — *Callianassa californiensis* Dana; в — *Upogebia pugettensis* (Dana). (По Pohl, 1946 и MacGinitie, 1930, 1934)

расположенный перпендикулярно или косо к поверхности и достигающий максимальной наблюдавшейся длины в 215 см (средняя глубина около 150 см) и ширины от 7 до 22 мм (средняя величина 19 мм), в зависимости от размеров животного. На уровне второго и в особенности третьего отрезка норы наблюдаются отходящие от нее ответвления; они либо открываются на поверхности морского дна, либо не имеют такого выхода, а также ведут вглубь; иногда наблюдаются ответвления, закупоренные осадком. Автор отмечает, что форма нор была всегда цилиндрической, но что они обладали различной длиной, шириной, углами отхода одних отрезков норы от других; такие ответвления у нор то наблюдались, то их не было, и они были то свободны, то заполнены осадком.

В случае встречи бокового ответвления норы с норой соседа, место стыка сейчас же замуровывается осадком и ответвление проводится в обход соседней норы (MacGinitie, 1934). На рисунке 47, б дается изображение норы *Callianassa californiensis* Dana по этому автору.

Работая в тех же местах, что и Пол, Пирс (1945) установил, что глубина нор *Upogebia affinis* равна 30—50 см, что они часто ветвятся, открываются на поверхности морского дна от одного до восьми небольшими отверстиями и что эти отверстия расположены на 30 см выше линии отлива.

Для создания тока воды для дыхания каллианассидам необходимо иметь по меньшей мере два выхода из норы на поверхность морского дна.

До Пирса норы *Upogebia* изучали Стивенс (1929) и Мак-Джинити (MacGinitie, 1930, 1935). Согласно наблюдениям первого из этих авторов, в Пуджет-Саунд норы *Upogebia* цилиндрической формы, глубиной от несколь-

ких дюймов до трех футов, Y- или U-образной формы, с двумя или более ветвями, открывающимися на поверхности морского дна, с одним, иногда с большим числом коротких слепых ходов, отходящих вниз или вбок. На определенных расстояниях норы дают расширения, что связано с необходимостью для животного поворачиваться в норе.

Мак-Джинти (MacGinitie, 1935), изучавший норы *Upogebia* на калифорнийском берегу, указывает, что они опускаются на глубину 45—60 см, затем метр и больше тянутся горизонтально, после чего опять выходят на поверхность; от горизонтального отрезка норы отходят две или более ветвей и, возможно, открываются на поверхности (рис. 47, е). Таким образом, нора имеет от трех до четырех выходов на поверхность, с попечником около 1 см. На глубине 3 см от поверхности нора расширяется. В различных местах, и в особенности в местах отхода боковых ветвей, в норе имеются расширения полусферической формы, в которых животное может поворачиваться.

Из приведенных данных видно, что деятельность каллианассид по перерыванию грунта очень значительна. По подсчетам Мак-Джинти и Мак-Джинти (MacGinitie a. MacGinitie, 1949) *Callianassa californiensis* перерывает грунт на глубину 75 см в течение восьми месяцев. Наиболее быстро перерываются верхние 18—20 см грунта, потому что они более богаты питательным детритом.

Авторами, изучавшими норы *Callianassa* и *Upogebia*, отмечается гладкость стенок нор. Стивенс, первая изучавшая норы (главным образом *Upogebia*), объясняет такой вид поверхности норы постоянным передвижением по ней животного и пишет, что ее «стенки сглажены, будто покрыты штукатуркой» (1929, стр. 404). Последующие исследователи нор, Мак-Джинти (MacGinitie, 1930, 1935) и Пол (Pohl, 1946), обратили внимание на то, что гладкость стенок нор *Upogebia* происходит не только от шлифовки их телом животного, но связана также (Мак-Джинти) с выделением железами при постройке норы слизистого секрета. Пол пишет о «подкладке» (lining) ржаво-коричневого цвета, выстилающей и укрепляющей стенку и предупреждающей ее обрушение. Толщина выстилающего слоя в верхнем отделе норы тонка, но по направлению вниз увеличивается и достигает 3—7 мм; этот слой более плотен, чем окружающий его песок. Состав и способ образования выстилающего слоя еще не вполне ясны; Пол также предполагает, что он образуется выделениями особых желез, скрепляющими частицы песка и ила.

Процесс рытья *Callianassidae* был изучен в специально сконструированных стеклянных сосудах. У *Upogebia* рытье производится двумя первыми парами перепопод¹, а вырытый материал выносится на поверхность с помощью тех же ног. Хождение по норе совершается с помощью третьих и пятых пар перепопод, тогда как четвертые, упираясь в стенки норы, поддерживают животное. Тельсон, будучи расправлен, плотно загромождавает вход в нору и служит надежной защитой; однако, если потревожить животное сзади, то оно доходит до ближайшего расширения норы, поворачивается там и возвращается так, чтобы быть обращенным клешневыми ногами в сторону опасности.

Твердые клешни каллианасс служат орудием для вырывания норы, оружием для нападения и защиты, а также щитом для их головогрудного щита; они служат им в стычках с соседями в случае скученных поселений и в брачный период. Одна клешня у них крупнее другой. Аэрация

¹ Согласно наблюдениям Мак-Джинти, *Callianassa* ходит на третьей, четвертой и пятой парах перепопод, роет второй и третьей парами перепопод, причем 4-я пара служит ей для упора в нору; каллианассы могут быстро двигаться назад. Волосками на концах 4-й и 5-й пар перепопод они чистят различные части тела, а самки также и яйца.

поддерживается движениями плеопод. В одной норе обычно находится пара животных — самец и самка.

Пол (Pohl, 1946) и Мак-Джинти и Мак-Джинти (MacGinitie a. MacGinitie, 1949) пишут, что *Callianassa* не покидают вырытых ими нор, а постоянно сидят в них, создавая ток воды, необходимый для питания, дыхания и для выбрасывания частиц песка и обломков раковин, вымываемых в нору приливами и волнами. Если нора будет разрушена, они поспешно роют себе новую; разветвления же норы они роют неспеша. Вне норы каллианассы неуклюжи и беспомощны. Очень редко удавалось наблюдать каллианасс плавающими. Мак-Джинти (MacGinitie, 1934) пишет, что *Callianassa* вне норы пытается плавать только в случае необходимости и плавают только на короткие расстояния. При опытах в аквариумах *Callianassa*, вырыв нору длиной в свое тело и расширив ее до таких размеров, чтобы иметь возможность в ней повернуться, нору больше не покидает.

Мак-Джинти (MacGinitie, 1934) пишет, что *Callianassa californiensis* постоянно заняты удлинением своей норы или рытьем боковых ходов, так как они извлекают пищу из грунта, просеивая его.

Каллианассиды являются детритоядными (растительный детрит) животными. В их кишечнике находили аморфную массу, представляющую переработанный растительный детрит, диатомей, другие водоросли, очень много бактерий и зерна песка; предполагают, что бактерии составляют существенную часть их пищи. Растительный детрит поставляется главным образом *Zostera*. Некоторые *Callianassa* извлекают пищу из осадка, а *Upogebia* берет ее из воды. По некоторым данным, *Upogebia* питается также мелкими частями двустворчатых моллюсков, предварительно раскрывая их раковины.

Способ питания *Upogebia pugettensis* следующий (MacGinitie, 1930). Животное подползает к выходу из норы, растягивает первые и вторые переоподы, волоски которых образуют большую фильтрационную камеру («корзину»); энергичные движения плеопод вызывают усиленный ток воды, направляющийся через волоски переоподов, где и задерживаются взвешенные пищевые частицы; карапакс плотно прижимается к верхней стенке норы, так что весь поток направляется через фильтрующий аппарат; промежутки между боками рострума и корпусами клешнеобразных ног заполняются волосатыми кончиками третьих ногощелюстей, чем достигается наибольшее удерживание пищевых частиц. Через определенные промежутки времени третьи ногощелюсти сметают собранный пищевой материал, который затем вторыми ногощелюстями переносится к первым ногощелюстям, максиллам, а этими последними препровождается в рот. Так же питается и *Callianassa affinis*, создавая ток воды через нору и процеживая заключенный в ней детрит.

Изучение современной морской фауны показывает, что *Callianassa* и *Upogebia* имеют различных комменсалов, живущих в их норах, по соседству с ними и на них самих. Действительно, эти раки создают для комменсалов очень благоприятные условия. В одной норе удавалось наблюдать до пяти различных комменсалов. К ним относятся рыбки *Clevelandia* и *Gillichthys mirabilis*, а также слепой *Typhlogobius californiensis*, крабы из сем. Pinnotheridae: *Pinnixa franciscana*, *P. schmitti*, *P. cristata* и *Scleroplax granulata*, креветки *Betaeus longidactylus*, *B. ensenadensis*, изопода *Phyllodurus abdominalis*, копепода *Hemicyclops callianassae*, *H. thysanotus* и *Clausidium dissimile*, двустворчатые моллюски *Cryptomya californica*¹, *Pseudopythina rudifera* и *P. compressa*, мшанка *Acanthodesia tenuis* и полихета *Hesperonoe complanata* (MacGinitie, 1935; Pearse, Humm a. Wharton, 1942; Pohl, 1946; MacGinitie a. MacGinitie, 1949).

¹ Этот моллюск живет в грунте вблизи норы ракообразного и опускает в нее свой короткий сифон. Некоторых из этих животных, являющихся также комменсалами червя *Urechis caupo*, можно видеть на рис. 58 в книге MacGinitie a. MacGinitie, 1949.

Callianassa и *Upogebia*, не являясь хищниками, косвенно приносят большой вред другим животным. Стивенс (1929) считает их за наихудших врагов — за «чуму» — устрицы *Ostrea lurida*. Эти ракообразные губят икру и молодь устриц, забрасывая их песком и илом, извлекаемым при рытье нор. С другой стороны, вырывая Y-образные норы, они спускают воду из отгороженных дамбами участков бухт, в которых искусственно разводят устриц, в том случае, когда одна из открывающихся на поверхность ветвей их норы оказывается по одну, а другая по другую сторону дамбы.

Таким образом эти ракообразные приносят большой вред устричному хозяйству.

Геологическая деятельность *Callianassidae* сводится к тому, что они аэрируют и сортируют осадок, в котором роются. Эта деятельность очень значительна, так как там, где живут эти ракообразные, они принадлежат к числу наиболее обильно представленных животных. Аэрация грунта каллианассидами имеет большое значение для остальных обитателей сообщества.

Отметим еще (Бирштейн, 1956), что каллианассиды являются обитателями тропических и субтропических морей всего земного шара, что подавляющее их большинство принадлежит к числу типичных морских животных, но некоторые виды живут также в морях с пониженной соленостью и сейчас известна только одна пресноводная форма (в реках Камеруна).

Несколько иными являются условия и район обитания современных раков-отшельников из рода *Dardanus*, к которому Я. А. Бирштейном была отнесена клешня, найденная в ханабадском ярусе на правом берегу Исфары. Они обитают преимущественно в тропической зоне Тихого океана в водах нормальной океанической солености на небольших глубинах.

Сравнение данных о норах ферганских *Callianassa* с современными

Данные, полученные нами относительно населявших Ферганский залив представителей сем. *Callianassidae* и их экологии, очень хорошо согласуются с тем, что за последние 25 лет стало известно о современных каллианассидах. Выяснилась приуроченность тех и других к прибрежной части морских бассейнов с беспокойным гидродинамическим режимом и к определенным типам грунтов, их соседство с устричниками, а также большое сходство в форме и глубине нор. Единственное значительное различие, которое выявилось при сравнении нор палеогеновых и меловых ферганских *Callianassa* с современными, это разница в характере поверхности их стенок.

Эти данные, послужившие для сравнения экологии ископаемых и современных каллианасс, получены нами непосредственно при изучении слоев, заключающих скелетные остатки и норы *Callianassa*. В то же время данные, изложенные в других главах настоящей работы, а именно результаты сравнительного анализа типов осадков Ферганского залива и закономерности их смены в пространстве и во времени, изучение состава и закономерностей смены фауны и ее комплексов в пространстве во все время существования Ферганского залива, а также учет данных по постоянно менявшимся контурам и глубинам Ферганского залива, — позволили решить также вопрос о степени солености вод, в которых обитали палеогеновые каллианассы, и об их требованиях к температурному режиму. Удалось установить, что в Ферганском заливе они не жили в соленых лагунах и что массового развития они достигали при солености воды, близкой к нормальной морской или несколько пониженной. Однако при значительном понижении солености численность этих ракообразных сильно сокращалась.

Температура вод залива в мелководье была неизменно высокой, так как он находился в зоне сухого и жаркого климата.

Все эти данные хорошо согласуются с тем, что известно об экологии ныне живущих каллианассид.

Остается еще раз рассмотреть выявившиеся различия в характере поверхности нор ныне живущих *Callianassidae* (гладкой; см. стр. 199) и поверхности ядер нор у ископаемых *Callianassidae* (с валиками-морщинками; см. стр. 190).

Это противоречие исчезает, если принять во внимание указания Мак-Джинти (MacGinitie, 1935) и Пол (Pohl, 1946) (см. стр. 199) относительно существования в норах ныне живущих видов *Callianassa* внутреннего чехла («подкладка»). Концы ног каллианассид при рытье нор в более или менее плотном и вязком грунте должны были оставлять на их стенках царапины, однако выделения желез, выстилавшие изнутри стенки, заполняли и сравнивали царапины. Чехол норы делает, таким образом, царапины изнутри незаметными, почему гипсовые отливы нор современных раков получаются с поверхности гладкими. В то же время чехол сохранял тонкие царапины от разрушения — защищал их от сглаживания водой, от обсыпания стенок норы и главное от уничтожения постоянно передвижавшимся по норе животным.

Если бы такого внутреннего чехла в норах каллианассид не было, не сохранились бы морщины на ядрах ископаемых нор. Но так как морщины на ядрах присутствуют и в тонкозернистом материале выражены хорошо, то даже если бы чехлы в норах современных каллианассид описаны не были, мы должны были бы предположить существование какого-то предохранительного слоя в норах этих ракообразных (и, видимо, не только этих, а принадлежащих к отложениям всех геологических возрастов).

Естественно, что после того, как нора была покинута раком и забита осадком, чехол («подкладка»), состоявший в значительной степени из слизи (выделений желез), разлагался, а затекший в нору незатвердевший осадок фиксировал поверхность первоначальной стенки норы с сохранившимися на ней царапинами. Они отпечатывались на поверхности ядра норы в виде узких продольных валиков (или «морщин»).

Норы *Ophiomorpha*

К описанным выше норам рода *Callianassa* примыкают образования, встреченные нами в ферганском палеогене только в четырех местах: в разрезах сумсарского яруса в Северной Фергане по левому и правому берегам Нарына (близ Таш-Кумыра) и в Кызыл-Ата — и в верху верхней известняковой пачки алайского яруса (Al_2^3) разреза Карадарьинской складки в районе Чангырташа.

Эти образования представляли загадку, пока не пришлось познакомиться со статьей Генцшеля (Häntzschel, 1952), заключающей расшифровку «проблематики» *Ophiomorpha* Lundgren, и с литературой о норах ныне живущих *Callianassidae*, заключающей наблюдения относительно внутренних «чехлов» или «подкладок» в них.

Первое описание и изображение найденных на нашей территории образований, которые сейчас должны быть названы *Ophiomorpha*, принадлежат Э. Эйхвальду (Eichwald, 1865, стр. 8; табл. IV, фиг. 13 и табл. V, фиг. 1). Эйхвальд описал их из зеленых меловых песчаников Поволжья (из района г. Сызрани), определил как водоросли и назвал *Cylindrites tuberosus*. Вторая находка *C. tuberosus* Eichw. стала известна из Северного Приаралья. Отсюда из песчаников, заключающих *Ostrea*, *Exogyra*, *Cardium*, *Protocardium*, *Pectunculus*, *Solecurtus*, *Siliqua*, *Glycimeris*, *Nucula*, развитых между г. Казалинском и горами Айгыр-Байтол, ее описал и изобразил Г. Романовский (1890), и отсюда же, из района возвышенности

Терменбес, *Cylindrites tuberosus* Eichw. описал и изобразил А. К. Алексеев (1945). Песчаники с фауной морских моллюсков и *Cylindrites* Алексеев отнес к среднему эоцену¹. В отличие от первых авторов он видел, без достаточного основания, в этих образованиях «трубки, просверленные моллюсками в песке».

На р. Нарын эти образования были нами обнаружены в красных и розовато-серых песчаниках верхней части сумсарского яруса (рис. 48).

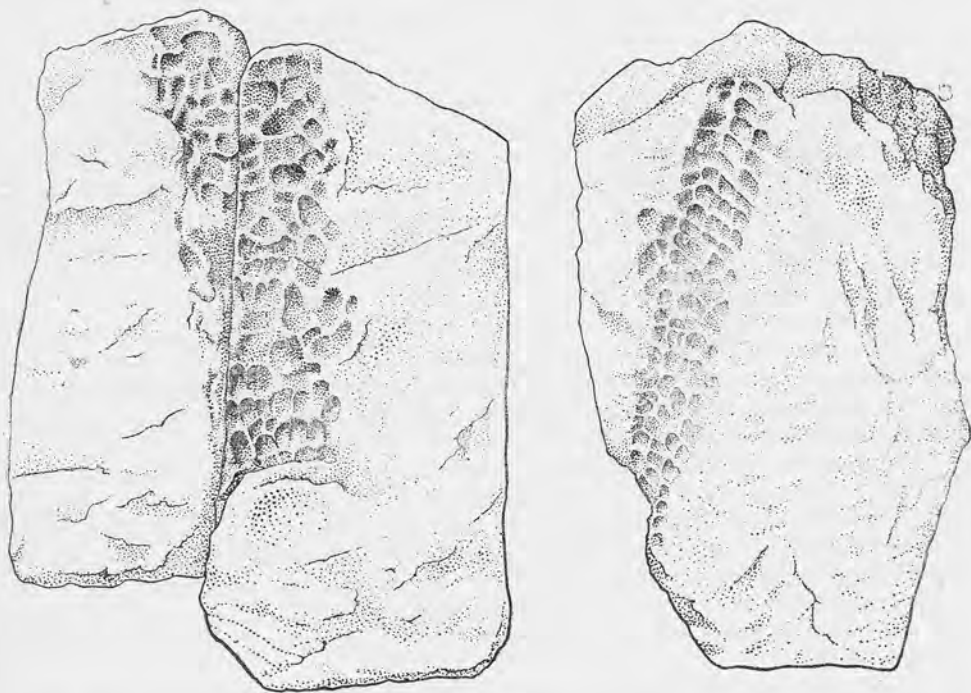


Рис. 48. Отпечатки нор *Ophiomorpha* sp. в песчанике верхней части сумсарского яруса. Северная Фергана, левый берег р. Нарын. $\frac{4}{5}$ nat. вел. (№ 736—81 и 82)

Они встречаются не часто и пронизывают песчаник в вертикальном, косом и горизонтальном направлениях. На расколах слоя наблюдаются горизонтальные ветвления с отходящими от них вертикальными ветвями. Эти образования имеют ядро с гладкой поверхностью и «оболочку», оставившую на породе грубые вытянутые ямки, закономерно ориентированные длинной осью перпендикулярно к оси ветвей. «Оболочки» у описываемых образований соответствуют внутренним «подкладкам» или чехлам нор, которые наблюдались у современных *Callianassidae* (см. стр. 199). Ширина этих образований равна 2—3 см, длина ямок по длинной оси 5—7 мм.

В чангырташском разрезе по соседству с устричниками и вместе с порами *Callianassa* обычного вида наблюдался только один полый, горизонтально ориентированный канал с ямками на его поверхности, несомненно относящийся к таким же образованиям, которые были встречены на Нарыне.

В своей статье Генцшель, на основании сводки всего содержащегося в иностранной литературе материала по этим проблематическим образованиям, установил, что они пользуются широким распространением в

¹ Эти слои, по А. Л. Яншину (1953), относятся к его саксаульской свите верхнего эоцена, сопоставляемой им с риптанским ярусом палеогена Средней Азии.

меловых и третичных отложениях: они стали известны из Швеции, Дании, Германии, Бельгии, Франции, США и Японии и были описаны под самыми различными названиями: *Ophiomorpha*, *Astrophora*, *Cylindrites*, *Spon-gites*, *Halymenites*, *Halymenidium*, *Phymatoderma*.

Эти образования принимали за водоросли, роговые или кремневые губки, за трубки червей из семейства теребеллид. Генцшель высказал правильное предположение, что образование, за которым он на основании правил приоритета установил название *Ophiomorpha*, представляют норы роющих десятиногих раков, стенки которых были выстланы комочками, скатанными из осадка. Генцшель не решил вопроса о том, представители какой группы десятиногих раков рыли эти норы, но он привел в своей статье письменное сообщение Мак-Джинти, согласно которому некоторые десятиногие ракообразные в Калифорнии выстилают свои норы комочками ила, причем внутренняя поверхность норы остается гладкой, так что убедиться в том, что в строении стенок норы принимали участие комочки, можно только рассматривая ее снаружи. Генцшель привел также цитату из работы Фрейзе (Freise, 1938), согласно которой манящие крабы по берегам Бразилии выстилают свои норы обломками раковин, костями рыб и другим материалом.

Нам думается, что на основании наблюдений Мак-Джинти можно уверенно считать, что норы, выстланные комочками, так же как и описанные нами выше норы без такого чехла (на ядрах которых можно видеть слепки царапин, оставленных ногами рака на стенках норы), — принадлежат среднехвостым ракам.

Норы из палеогена Ферганы с комочками в стенках, как и ранее описанные Э. Эйхвальдом, Г. Романовским и А. К. Алексеевым аналогичные или очень сходные образования, мы должны отнести к роду *Ophiomorpha* Lundgren. Таким образом, этими находками мы можем умножить число многочисленных находок *Ophiomorpha*, известных из других стран.

Наши образования с р. Нарын по всем признакам подходят к тому, что об *Ophiomorpha* пишет Генцшель и о «*Cylindrites tuberosus*» пишут наши авторы.

Дать ферганским *Ophiomorpha* видовые названия не представляется возможным, так как для этого надо было бы сравнительно изучить ранее известные находки; наибольшее сходство ферганские образования имеют с *Ophiomorpha nodosa* Lundgren из верхнего мела Северной Дакоты и из отложений неизвестного возраста в Скандинавии.

Об *Ophiomorpha* из миоцена Гамбурга Генцшель пишет, что внутренняя стенка у них гладкая, а наружная сильно скульптурирована маленькими возвышениями в форме бугорков и бородавок, размеры которых пропорциональны ширине норы. Внутренний просвет норы равен в среднем 1,5 см. В песках ядра нор ориентированы вертикально или косо, чаще всего они дугообразны. Нередко наблюдаются ветвления, а места ветвлений иногда пузыреобразно или грушевидно расширены, как у ныне живущих каллианассид. А. К. Алексеев также пишет о значительном расширении нор в местах изменения их общего направления и о том, что на стенке норы имеется значительное количество продолговатых ячеек, располагающихся длинной осью перпендикулярно к длинной оси норы.

Норы *Xenohelix*

Остановимся еще на одном типе нор своеобразной формы, который также можно приписать высшим ракообразным.

В сумсарском ярусе Северной Ферганы, в Кызыл-Ата, в связи с несколько более крупнозернистым (алеувитовым), чем обычно, составом пород, было собрано много ядер нор рака *Callianassa*. Здесь были также найдены два неполных оборота ядра, изогнутые по винтовой линии (рис. 49). Се-

чение этих ядер овальное, поверхность неровная, местами с такими же морщинами и «жилками», которые наблюдаются на других обломках ядер нор в этом же местонахождении (см. стр. 192). Эти обломки ядер, за исключением сильной изогнутости, очень похожи на ядра нор каллианасс, почему мы предположили, что они могут принадлежать каким-то ракообразным, которые рыли не прямые, изогнутые или вильчатые норы, а углублялись в грунт по винтовой линии. Это мнение как бы подкрепляло указание Вейгельта (Weigelt, 1929, стр. 26) на то, что современный прибрежно-морской краб *Mictyris* роет ходы штопоровидной формы.

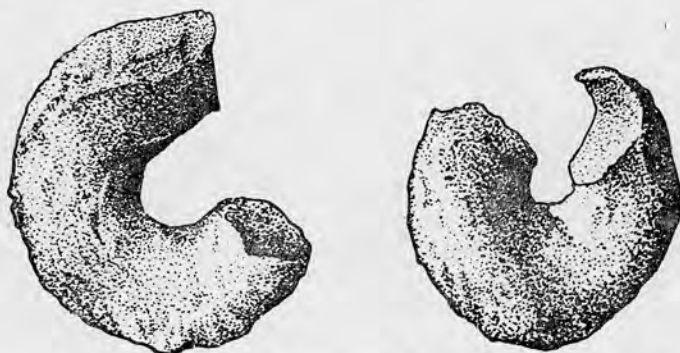


Рис. 49. Обломки ядер винтообразно изогнутых нор *Xenohelix babkovi* Неск. Северная Фергана, Кызыл-Ата, сумсарский ярус, нат. вел. (№ 736—77 и 78)

В ферганском палеогене больше подобных ядер нор мы не нашли, но вскоре получили от геолога треста „Термезнефть“ К. В. Бабкова сделанную им в Таджикской депрессии интересную находку ядра спиральной формы (табл. XXII, фиг. 4). Стало ясно, что образцы из Кызыл-Ата являются частями ядер таких же спиральных нор и должны быть приписаны тем же самым роющим животным; и это тем более, что южно-таджикская находка происходит из того же сумсарского яруса и той же фациальной обстановки. Местом этой находки является Кызыл-Мазар в Кулябской области, на восточной окраине Таджикской депрессии.

Образец из Кызыл-Мазара представляет спираль, вытянутую по конусу, обломанную на обоих концах, с уменьшающимся книзу диаметром оборотов (вверху диаметр равен 3,8 см, внизу 2,7 см). Спираль завита по часовой стрелке; ее высота равна 8 см. Поперечное сечение ядра плоско-овальное, на верхнем конце равно $1,5-2 \times 1$ см, на нижнем — $1 \times 0,5$ см. Это спиральное ядро имеет очень правильно завитую форму, с параллельными друг другу и при этом отстоящими друг от друга (растянутыми) оборотами. Некоторые из приведенных размеров сечений, в особенности для верхней части ядра, объясняются последующей деформацией. Ось спирали прямая; в толще осадков она, несомненно, занимала вертикальное положение¹. Общая длина сохранившихся оборотов развернутой спирали равна 45 см. Поверхность ядра гладкая. Этому образованию мы дали название *Xenohelix babkovi* n. sp.

Какие же животные рыли такие спиральные норы?

В палеонтологической литературе известны описания вытянутых, а также лежащих в одной плоскости спиральных ядер нор из различных мест и отложений, они получили название *Xenohelix*, но не получили вполне ясного истолкования.

¹ Мэнсфилд (Mansfield, 1927) и Драйден (Dryden, 1933) наблюдали винтообразные норы в полевой обстановке именно в таком положении.

Особенно нас интересуют винтообразно вытянутые спиральные норы. Остановимся сперва на отношении таких ископаемых нор к норам *Mictyris*. Их сравнил с норами современных тропических крабов *Mictyris* Абель (Abel, 1935), пришедший к выводу, что ископаемые вытянутые спиральные ядра, по-видимому, представляют норы, вырытые крабами типа *Mictyris*. Однако это утверждение не имело под собой достаточных оснований и было следствием незнания того, как глубоко зарываются крабы *Mictyris*. В своем выводе Абель основывался на сообщении Г. Геберера (Heberger, 1930) о том, что маленький, величиной с лесной орех, крабик

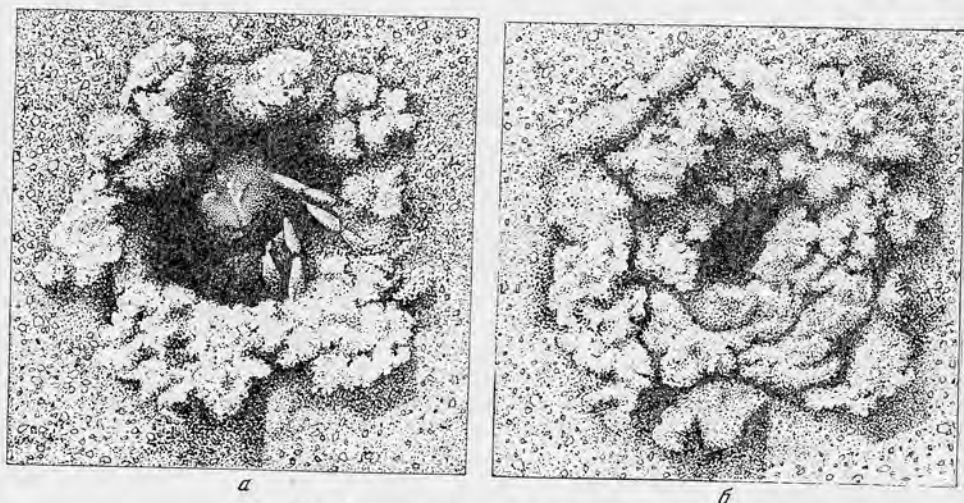


Рис. 50. Способ зарывания краба *Mictyris*.

а — краб частично покрыт песком; б — краб зарылся, спиральное скопление песка над ним.
(По Cowles, 1915)

Mictyris longicarpus Latr., живущий на илистом дне в зоне произрастания мангров, будучи вспугнут, ложится на бок и очень быстро (в несколько секунд) зарывается по спирали в мягкий ил. Геберер ничего не написал о глубине спиральных нор *Mictyris*, но в статье Коулса (Cowles), появившейся в 1915 г. и оставшейся Абелю неизвестной, имеется серия фотографий нор *Mictyris*, которые показывают, что эти крабики, двигаясь по спирали, взрывают только самый поверхностный слой грунта и образуют здесь плоский спиральный валик из комочков песка (рис. 50)¹. Одна из фотографий Коулса показывает также, что нора *Mictyris*, сферической формы, находится несколько глубже и не видно, чтобы она была соединена с поверхностью спиральным ходом. Поэтому совершенно правильно поступил Генцшель (Häntzschel, 1934, 1935), когда он в поисках современных аналогов ископаемых винтообразно вытянутых спиральных нор *Xenohelix* усомнился в том, что они имеют что-либо общее с норами *Mictyris*. В своих выводах Генцшель основывался не только на упомянутой работе Коулса, но и на письменном сообщении Г. Геберера. Основываясь на данных Коулса и Геберера, Генцшель писал (1935), что *Xenohelix* никак не может являться образованием типа «норы спасения» (Fluchtröhre) краба *Mictyris*: этот краб зарывается с огромной быстротой, притом неглубоко, и не имеет ни времени, ни возмож-

¹ Необходимо отметить, что в статье Такахаси (Takahashi, 1935) о современных роющих крабах о-ва Тайвань был дан без объяснения мелкий схематический рисунок норы *Mictyris*. Он становится понятным только по прочтении статьи Коулса. Согласно данным, сообщаемым в сводной работе Балса (Balss, 1956), глубина нор *Mictyris* все же достигает 25—30 см.

ности для образования глубокой и правильно изгибающейся норы; способ образования нор *Mictyris* отличен от способа образования нор типа *Xenohelix*, *Callianassa* и других; спасаясь, *Mictyris* вскапывает поверхностный слой грунта и перемещает его, а не образует нору, как это свойственно зарывающимся крабам *Ocypoda*, тем более нору винтообразной формы. Отсюда Генцшель сделал вывод, что все ископаемые винтообразные норы не имеют аналогов среди современных нор раков и не могут поэтому быть приписаны этим животным. Такой вывод нам кажется слишком категоричным (см. стр. 209).

Ископаемые ядра спиральной формы были описаны в работах Мэнсфилда (Mansfield, 1927, 1930), Л. Драйдена (Dryden, 1933), В. Генцшеля (Häntzschel, 1934, 1935) и О. Абеля (Abel, 1935) из отложений мелового и третичного возраста США, Мексики, Германии и Австрии. Такие образования, обозначавшиеся под общими названиями «гиролитов», «каменных винтов» или «винтовых камней», стали также известны из миоцена Швейцарии, откуда их в 1865 г. описал О. Геер (Heer), и из мела Бельгии. Геер принимал их за норы сверлящих пелеципод, Мэнсфилд — скорее всего за морские растения (фукоиды), а Абель — за норы крабов¹.

Спиральные норы, описанные названными авторами, допускают сравнение с норами из палеогена Средней Азии. При этом Мэнсфилд и Драйден наблюдали такие норы *in situ*. Второй автор — Драйден — изображает на фотографии и на схематическом рисунке норы, начинающиеся на поверхности с резко выраженным размывом, вертикально опускающимся в плотную глину; норы заполнены песком из слоя, лежащего выше глины и заключающего раковины устриц.

Мэнсфилдом для спиральных винтообразных ядер нор было введено в литературу родовое название *Xenohelix*. Завивания нор наблюдались в обоих направлениях — как вправо, так и влево.

В описанных случаях ядра нор *Xenohelix* сохранились не полностью. При удовлетворительной сохранности они обладают выдерживающимся поперечником, следовательно, общим цилиндрическим контуром (см., например, *Xenohelix? marylandica* Mansf. в работе Mansfield, 1927, табл. III, фиг. 2, а также *X.? clarki* Mansf. и *X. mexicana* Mansf. в работе Mansfield, 1930, табл. I, фиг. 1 и 3; наши рис. 51, а и б). В других случаях поперечник оборотов меняется и показывает различные неправильности (см., например, изображения в работе Häntzschel, 1934 и Abel, 1935). Несомненно, что частично эти неправильности в ходе и очертаниях норы, а также наблюдавшаяся в некоторых случаях косая ось спиральной норы вызваны последующим сжатием осадка.

У *Xenohelix* наблюдались как плоско-эллиптические, так и круглые сечения оборотов ядер нор, но в литературе не имеется указаний на то, чтобы в пределах сохранившихся отрезков таких ядер диаметр ядра существенно и закономерно изменялся.

Поверхность большинства ядер нор, изображенных и описываемых названными тремя авторами, гладкая или слабо шероховатая, тогда как поверхность голотипа *Xenohelix marylandica* Mansf. (1927, табл. II; наш рис. 51, б) покрыта, как пишет автор, «округлыми или удлиненными возвышениями». Видимо, они того же происхождения, что возвышения (комочки осадка), выстилавшие норы *Ophiomorpha* (см. стр. 206). Следы таких же возвышений видны и на экземпляре *X. marylandica* Mansf., изображенном на табл. III, фиг. 1 работы Мэнсфилда. По-видимому, и Генцшель наблюдал на одном из своих образцов следы того же

¹ А. Зейлахер указал в своем письме (см. стр. 209), что *Xenohelix* были встречены также в юрских отложениях и что о них еще в 1919 г. писал А. Гейм, считавший их ходами сверлящих червей.

явления (Häntzschel, 1934, рис. 4), а именно скульптуру на ядре и на породе (в области ядра) в виде мелких ямок.

В связи с этими наблюдениями стоит упоминание этим автором (1934), с ссылкой на А. Фукса (Fuchs, 1895), присутствия у некоторых нор особой внутренней оболочки (Hüllschicht), которая, надо думать, была богата

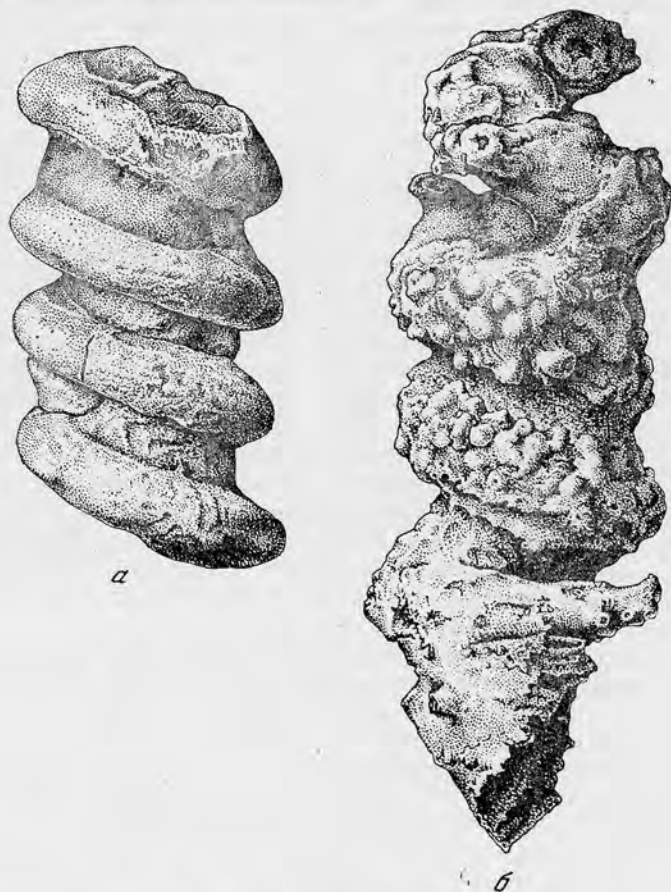


Рис. 51. Ядра нор *Xenohelix*.

a — *Xenohelix*? *clarki* Mansf., миоцен Калифорнии. (По Mansfield, 1930);
b — *Xenohelix marylandica* Mansf. с бугорками на поверхности, миоцен (?) штата Мэриленд в США, $\frac{1}{4}$ nat. вел. (По Mansfield, 1927)

питательными органическими веществами, так как часто бывает пронизана тонким плетением мелких хондритов, т. е. ходами червей-илоедов. Эти оболочки или выстилки нор, по-видимому, того же происхождения, как и в норах *Callianassa* (см. стр. 199). Важно отметить, что Генцшель наблюдал также (Häntzschel, 1934, рис. 3) ядро *Xenohelix* с боковым ответвлением, как это свойственно норам современных и ископаемых раков (см. стр. 198).

Небольшой рисунок *Xenohelix* sp. помещен также в работе О. Шиндевольфа и А. Зейлахера (Schindewolf u. Seilacher, 1955, рис. 5, № 97); местом его происхождения указаны миоценовые молассы Швейцарии. Мы обратились к А. Зейлахеру с просьбой сообщить некоторые подробности относительно известных ему находок *Xenohelix*, в частности относительно того, не меняются ли на протяжении норы поперечник спирали и поперечник норы. Нас интересовал также вопрос о том, нельзя ли допустить обра-

зование норы путем ее наращивания снизу вверх, на что могло указывать ее постепенно увеличивавшееся в этом направлении сечение. В письме от 16 января 1957 г. А. Зейлахер любезно сообщил нам, что и у обоих находящихся у него экземпляров *Xenohelix* из моласс Швейцарии поперечник спиральных оборотов книзу уменьшается, т. е. они описывают конические винтовые линии, как и у нашего образца из палеогена Таджикской депрессии. Так, у одного экземпляра Зейлахера поперечник равен сверху 45,5 мм, а внизу — 34,5 мм. Просвет норы, как и у нашего экземпляра, книзу уменьшается: поперечник ядра норы имеет наверху 15,5 мм в высоту и 16,2 мм в ширину, внизу соответственно — 12,4 и 15,2 мм. По мнению Зейлахера, против предположения о возможном наращивании норы снизу вверх свидетельствует то, что: 1) ядра спиральных винтообразных нор обычно заключены в мергели, т. е. в медленно отлагавшиеся осадки; 2) иногда они начинаются (опускаются) с поверхности, отмечающей перерыв в отложении осадков, или с поверхности размыва и 3) иногда они отходят вниз от горизонтальной норы. Более крупный диаметр спиральной норы сверху Зейлахер считает возможным объяснить тем, что здесь нора была раком сильнее расширена в связи с ее более частым использованием.

Эти приведенные Зейлахером доводы очень существенны и с его объяснением направления движения роющего животного сверху вниз при образовании им норы можно согласиться. Для нас существенно, что норы *Xenohelix* в коллекции Зейлахера, так же как и на нашем образце, обладают общим коническим (а не цилиндрическим) контуром, т. е. они описывают коническую винтовую линию, и их просвет сужается по направлению к вершине конуса, а обе эти особенности не наблюдались на образцах, описанных другими авторами. Это сужение, вместе с редко встречающейся у нор спиральной винтообразной формой, дали повод к моему предположению о возможности наращивания норы снизу вверх по мере быстрого накопления осадка и перемещения постепенно увеличивавшегося в толщину животного в более высоко расположенную часть норы. Предположение о довольно быстром перемещении животного снизу вверх как бы подкреплялось тем обстоятельством, что они были обнаружены на окраинах депрессий, где отложение осадков происходило быстро.

Рассматривая вопрос о систематической принадлежности нор *Xenohelix* и о возможности объяснить их деятельностью двустворчатых моллюсков, кольчатых червей и десятиногих ракообразных, В. Генцшель считал наиболее вероятным допущение, что они образованы червями или червеобразными животными, хотя подобные норы у современных представителей этих групп не наблюдались. Нам думается, что Генцшель был не прав, когда он отклонил возможность отнесения нор *Xenohelix* к норам десятиногих раков. По-видимому, Генцшеля оттолкнула от мысли о раках, как о возможных создателях нор *Xenohelix*, неудача с отождествлением этих нор со спиральными поверхностными ходами *Mictyris*, постигшая Абеля. Но отсутствие у *Mictyris* и других ныне живущих¹ десятиногих ракообразных (будь то крабы или другие раки) глубоких спиральных нор не может опровергать возможности существования закапывавшихся таким образом в грунт высших ракообразных в геологическом прошлом. Поэтому нам представляется, что не может быть выдвинуто серьезных возражений против принадлежности нор *Xenohelix* вымершим высшим ракообразным. И это тем более, что поверхность некоторых спиральных винтообразных ядер «комковатая», несущая комочки осадка, выстилавшего нору, а на других ядрах установлено присутствие «чехла» и на одном образце

¹ Нельзя, конечно, положиться, что известны формы нор всех современных роющих раков.

наблюдался след от крупного ответвления, — все это признаки, свойственные именно норам ракообразных (см. стр. 199). На две последние особенности указал сам Генцшель (Häntschel, 1934, стр. 316—318), однако он не придал им большого значения.

В упомянутом выше письме Зейлахер пишет, что он также склонен приписывать норы *Xenohelix* высшим ракам. Свое мнение он подкрепляет тем, что иногда у нор *Xenohelix* наблюдаются ответвления, образующие в точности такие же расширения, как у нор *Callianassa*. (Такое расширение с отходом боковой ветви изображено Зейлахером на упомянутом рисунке в работе 1955 г.). К этому Зейлахер добавляет, что, как и у нас, *Xenohelix* наблюдается вместе с норами *Callianassa*, причем такое совместное нахождение встречается часто.

Если учесть мнение, убедительно изложенное В. Генцшелем (Häntschel, 1955а и б), что одно и то же роющее животное могло оставить следы весьма различного вида, нельзя полностью отрицать возможности создания одними и теми же животными, а именно *Callianassa*, с одной стороны, простых, слабо изогнутых нор, а, с другой, спиральных винтообразных. Последующие находки и наблюдения, в частности над современными высшими раками, которые пока еще очень немногочисленны, должны помочь в освещении этого вопроса.

Для полноты сведений о литературных данных по *Xenohelix* можно добавить, что недавно под таким названием со знаком вопроса была описана окаменелость из плиоцена штата Юта в США (Gilliland a. La Rocque, 1952). Однако принадлежность этой окаменелости к *Xenohelix* очень сомнительна, и она не помогает выяснению систематической принадлежности рода.

Известными стали также спиральные ходы, ориентированные горизонтально. Так, Аспейта (Azpeita, 1932) описал такие очень мелкие ходы из итальянского и испанского флиша под новым родовым названием *Helicolithus*, а Бергер (Berger, 1957) — ходы более крупного диаметра из моласс Баварии также под новым названием *Helicodromites*. Самая последняя статья по этому вопросу принадлежит Авья (Avias, 1957), который часть спиральных нор, в том числе *Xenohelix*, принимает за каналы, выточенные древоточцами в стволах деревьев, а затем погруженные в ил болот (по аналогии с тем, что он наблюдал в мангровых болотах Новой Каледонии). Такое толкование происхождения известных находок *Xenohelix* явно неправильно. Упомянем еще статью Ланге (Lange, 1932), в которой из лейаса Германии описываются более сложные, сильно отличные от наших, спиральные ходы, предположительно принадлежащие червям — *Labi-spira bispirealis*. Они состоят из двух спиральных ходов, завитых в одном и том же направлении и соединяющихся внизу.

Расшифровка природы и систематической принадлежности следов жизни подчас представляет большие трудности. Для тех, кто займется изучением окаменелостей такого рода, полезно иметь в виду, что представителям различных систематических групп беспозвоночных могут быть свойственны очень сходные или даже тождественные следы жизни, представляющие одни и те же «механико-биологические» типы (по выражению О. Рейса).

Для палеонтолога это очень выгодно, так как, выяснив происхождение какой-нибудь формы следов жизни, оставленных представителями одной, например сейчас еще существующей систематической группы организмов, он получает возможность использовать эти данные для истолкования следов жизни, оставленных другими организмами, в систематическом отношении, быть может, очень далекими.

Об остатках крабов

Как уже было отмечено, в ферганском палеогене было найдено очень мало скелетных остатков крабов (см. стр. 180). Несомненно, в Ферганском заливе жило больше различных видов крабов, чем их удалось обнаружить в ископаемом состоянии, но в количественном отношении их было несравненно меньше, чем каллианасс. В частности, здесь, видимо, не жили роющие крабы, родственные ныне живущим, столь характерным для литорали современных теплых морей¹. Ни скелетных остатков таких крабов, ни нор, которые заведомо могли бы быть им приписаны, в Фергане встречено не было.

Мелкие крабы рода *Pinnixa* (сем. Pinnotheridae), из сем. Goneplacidae, к которому относится род *Branchioplax*, и из сем. Leucosiidae, к которым принадлежат встреченные в Фергане остатки крабов (табл. XXII, фиг. 5—7), живут сейчас в водах нормальной океанической солености в тропиках и субтропиках (Бирштейн, 1956). Рассматривая распределение этих находок по разрезу, можно сказать, что они не случайно приходятся на ханабадский и сумсарский ярусы: соленость вод Ферганского залива именно в эти отрезки его истории (а также в раннесузакское, ранне- и поздне-туркестанское, в позднериштанское время и в исфаринский век) была наиболее нормальной.

Наиболее интересным является крабик *Pinnixa heckeri* Birst. с своеобразным, очень сильно поперечно вытянутым телом, найденный в количестве трех экземпляров в основании сумсарского яруса на севере (Кызыл-Ата) и на юге (р. Исфара) Ферганы.

Все современные представители сем. Pinnotheridae, к которому, согласно определению Я. А. Бирштейна (1956), принадлежит этот крабик, являются комменсалами. Так, они встречаются в мантийной полости двустворчатых моллюсков *Pinna*, *Cardium*, *Macra*, *Pecten*, *Schizothaerus*, устриц, мидий и многих других. Мантийная полость моллюсков, через которую непрерывно проходит ток воды, представляет идеальное место для жизни этих крабиков — они находят здесь убежище и получают пищу и кислород. Для одного вида было также замечено, что он питается некоторыми органами моллюска. Далее представители сем. Pinnotheridae очень часто встречаются в узких трубках сидячих полихет *Pectinaria* и *Pista*, реже — в голотуриях и асцидиях. Они обнаружены еще в норах, вырытых и обитаемых *Callianassa*, другим родом каллианассид — *Upogebia*, в норах червей *Urechis*, *Chaetopterus*² и *Clymenella*. Известны, наконец, случаи комменсализма с морскими ежами *Mellita* и *Encope* (см. работы Pohl, 1946; MacGinitie, 1935 и MacGinitie a. MacGinitie, 1949). С таким специфическим образом жизни находится в связи своеобразная, вытянутая в боковом направлении форма панциря представителей рода *Pinnixa* и близкого к нему рода *Parapinnixa*, которые особенно хорошо приспособлены к жизни в небольших полостях³.

У этих крабов редуцированы также в своих размерах три пары ног (за исключением средней), что также связано с жизнью в большой тесноте. Для нас особенно ценно было узнать, что ныне живущие виды рода *Pinnixa*

¹ Норы некоторых современных видов крабов из группы Osypodidae близки по своей форме с норами Callianassidae. С ними, а также с норами других крабов из той же группы, можно познакомиться по богатым изображениям статьям Такахаси (Takahashi, 1935) и Хаясака (Hayasaka, 1935).

² На западном побережье Северной Америки крабиков-комменсалов находили много в 90% нор червя *Chaetopterus* (MacGinitie a. MacGinitie, 1949).

³ У других представителей сем. Pinnotheridae панцири имеют округлую форму, но они также неизменно малы.

бывают связаны узами комменсализма с раками из сем. *Callinassidae* и живут в их норах¹.

Найдя все три остатка *Pinnixa heckeri* Birst. в слоях сумсарского яруса, изобилующих на этом уровне норами *Callinassa*, мы связали мысленно поперечно вытянутую форму панциря крабика с этими норами. Для нас оставался только неясным характер этой связи.

Наблюдения зоологов Мак-Джинти и Пол разъясняют этот вопрос. Что же касается общей обстановки жизни современных *Pinnixa*, то они обитают в тропических и субтропических морях нормальной океанической солености и только на небольших глубинах (Бирштейн, 1956). Температурные условия, соленость и глубина, на которой жила ферганская *Pinnixa heckeri* Birst., отвечают требованиям ныне живущих видов рода *Pinnixa*.

О норах современных крабов

Роющие крабы селятся в прибрежной полосе тропических морей, обычно в полосе прилива и отлива (на литорали). Ниже уровня моря при максимальных отливах норы крабов в морском дне также наблюдались. Роющие крабы являются обязательными составляющими населения песчаных и илистых берегов прибрежных участков таких морей, а их поселения могут обладать большой густотой: все зависит от количества пищи, поступающей на поверхность дна населенного крабами участка, а также от размеров и активности того или другого вида.

Согласно свидетельству Крейчи-Графа (Krejci-Graf, 1935), норы и следы крабов представляют наиболее частые и наиболее бросающиеся в глаза «следы жизни» на тропическом побережье. Поэтому находки ископаемых нор крабов в древних морских отложениях соответствующих фаций также не должны представлять редкости.

В последнее время был дан толчок изучению следов жизни крабов на морском берегу, и в этом деле большая роль принадлежит геологам и палеонтологам. Сюда относятся отмеченные выше статьи палеонтолога Вейгеля (Weigelt, 1929), геолога Гуммеля (Hummel, 1930), две статьи геолога Крейчи-Графа (Krejci-Graf, 1935, 1937), статьи Панпера (Panzer, 1935), Хаясака (Hayasaka, 1935) и Такахаси (Takahashi, 1935), сообщающие о деятельности крабов в тропиках (Сватоу, Гонконг, о-в Тайвань, Новая Гвинея, Гавайские острова, Дар-эс-Салам в Восточной Африке, Мексиканский залив).

Особенный интерес представляют статьи последних двух авторов, которые не только изучали следы деятельности крабов на поверхности, но, что для нас особенно ценно, дали ясное представление о форме их нор, прибегнув к заливке нор гипсом. Хаясака наблюдал также в непосредственной близости от современного берега, изобилующего роющими и другими крабами, приподнятые позднеэоценовые песчаники, переполненные «песчаными трубками» — заполнениями нор ископаемых крабов.

В работах Хаясаки и Такахаси даны фотографии гипсовых отливов и рисунки нор крабов литорали — *Ocyropa*, *Ilyoplax*, *Uca*, *Scopimera*, *Mictyris* и *Macrophthalmus* (рис. 52 и 53).

Современные крабы роют норы как в песчаном, так и в илистом, грубопесчаном и гравийном дне и, как пишет Хаясака, свои норы углубляют до уровня воды в осадке. Эта независимость нор крабов от материала, в котором они бывают вырыты, связана с тем, что норы служат им в первую очередь убежищем, а не закладываются ими в целях питания.

¹ Много данных по вопросам комменсализма и симбиоза у десятиногих ракообразных приведено в работе Г. Балса (Balss, 1956).

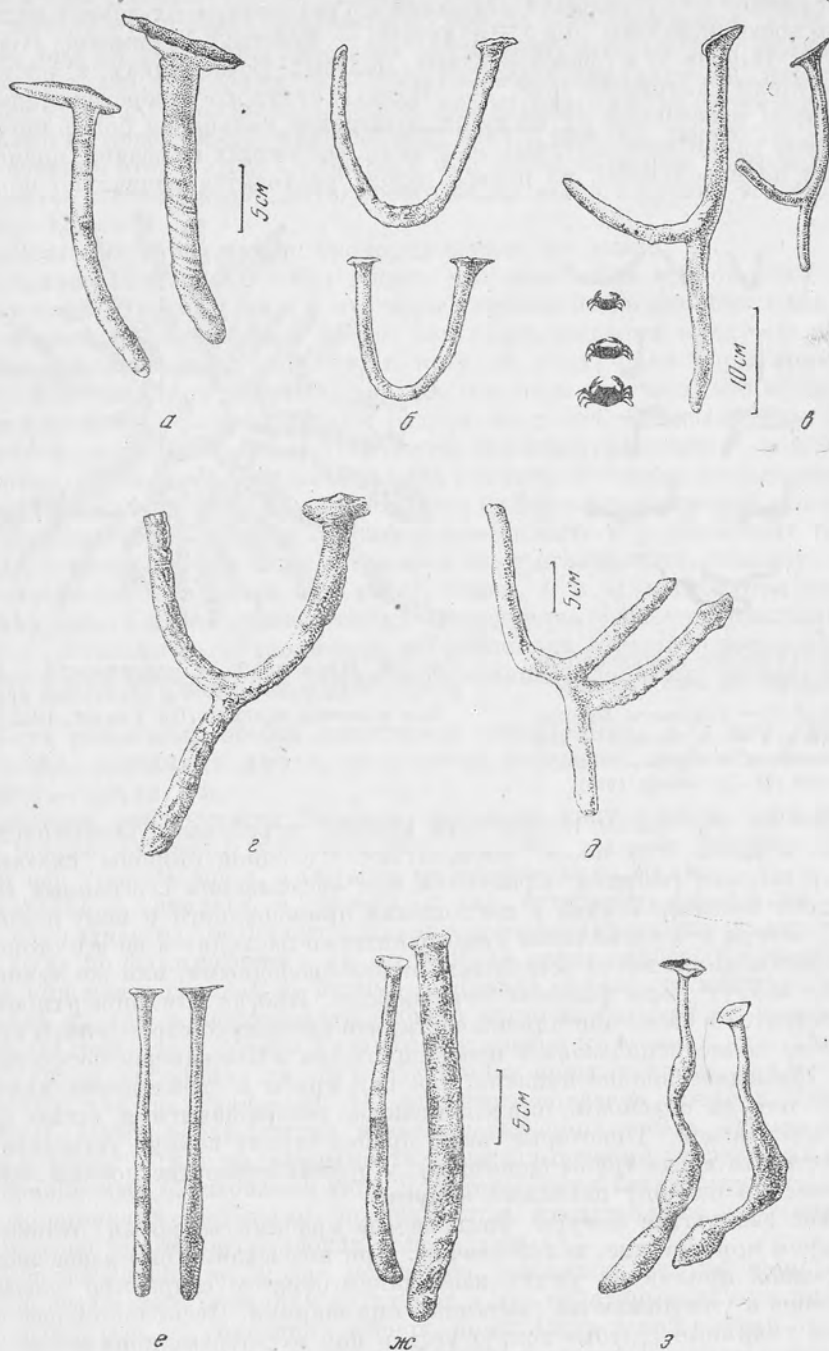


Рис. 52. Гипсовые отливки нор крабов из сем. Ocypodidae.

а — з — норы *Ocypoda*: а — законченные норы; б — U-образные законченные и незаконченные норы; в — U-образные незаконченные норы; г — U-образная законченная нора; д — нора сложного строения; е — норы *Scapimera*; ж — норы *Ilyoplax*; з — норы *Uca*. При следах нор на рис. в показаны сами крабы. Масштаб нор показан только на рис. а, в, д и ж. (а, б, в, д, е — по Hayasaka, 1935; г, ж и з — по Takahashi, 1935)

Исследователи, интересовавшиеся деятельностью современных крабов, прежде всего обращали внимание на результаты их деятельности на поверхности морского дна. Эти авторы — Вейгельт, Гуммель, Крейчи-Граф и Панцер — в очень сходных полевых фотоснимках и рисунках запечатлели следующее (рис. 54). Вокруг круглого отверстия норы, на некотором расстоянии от него, располагается кольцо из более крупных комочков удлиненно-округлых очертаний, состоящих из осадка, поднятого крабом на поверхность из норы. Отсюда расходятся радиально полосы,



Рис. 53. Типы нор крабов из сем. Ocypodidae на о-ве Тайвань.

а — *Ocypoda*; б — *Scopimera*, *Ityoplax*; в — *Mictyris*; г — *Uca lactea*; д — *Uca* (за исключением *U. lactea*), *Macrophthalmus*. (По Takahashi, 1935)

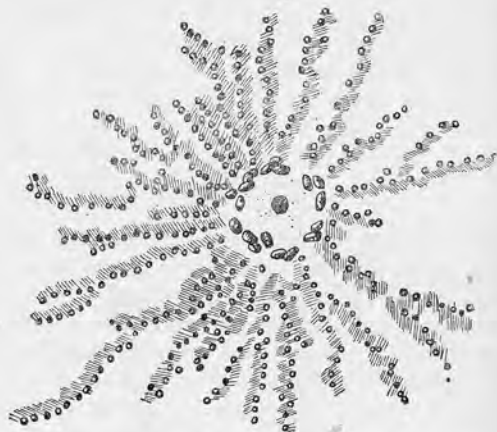


Рис. 54. Нора краба, с поверхности — ее устье, следы конечностей и скатанные крабом комочки осадка. (По Panzer, 1935)

несущие на себе следы конечностей крабов, сгребавших поверхностный осадок, и вдоль этих полос располагаются с одной стороны скатанные из него шарики (шарики образуются при обсасывании сгребенных с поверхности частичек осадка и поглощении примешанного к нему планктона). Не всегда эти радиальные ходы одинаково расходятся во все стороны: некоторые секторы могут оставаться от них свободными, или же лучистые фигуры вокруг норы развиты неравнобоко. Иногда эти поверхностные ходы ветвятся в своей дистальной части, что связано со стремлением краба возможно полно использовать поверхность дна в ближайшем соседстве от норы. Последнее вполне понятно, так как крабы в своих норах находят защиту: почуяв опасность, они молниеносно возвращаются к устью норы и прячутся в ней. Некоторые виды крабов строят вокруг устьевого отверстия нечто вроде трубы («камина»); у других отверстие помещается на вершине или на боку песчаного конуса.

Такие звездчатые фигуры, создаваемые крабами во время отлива на еще сыром морском дне, недолговечны. При подсыхании они развеваются, и очередной прилив их уничтожает: таким образом стираются следы от ног крабов и уничтожаются скатанные ими шарики. Несколько более долговечны глиняные «трубы» вокруг устьев нор и устьевые конические возвышения; последние наблюдались также под водой, однако в более расплывшемся виде. Поэтому все эти поверхностные образования почти не имеют шансов на сохранение в ископаемом состоянии, не говоря уже о том, что здесь мы имеем дело с полосой морского дна, подверженной сильнее, чем какая-либо другая зона, размыванию и переотложению отлагаемых на ней осадков (ср. Seilacher, 1957).

Иначе обстоит дело с норами крабов. По свидетельству Хаясаки (Hayasaka, 1935), норы различных крабов сильно варьируют в размерах,

форме и ориентировке. Этим ученым описываются и изображаются норы двух крабов — *Plyoplax formosensis* и *Ocyropa ceratophthalma*. Для первого из них он установил короткие, почти вертикальные и не ветвящиеся норы, а для *Ocyropa ceratophthalma* — норы более длинные, наклоненные под углом 60° , обладающие одним или несколькими дополнительными выходами на поверхность, направляющимися к ней под таким же углом. От основания этой Y- или U-образной или более сложной норы вниз направляется слепая ветвь, достигающая более низкого уровня воды в осадке (рис. 52, в и г).

Поперечник норы прямо пропорционален ее длине.

Такахаси (Takahashi, 1935) пишет, что одни виды крабов роют свои норы в песке, другие в илу, и что норы в грубом песке используются крабами менее продолжительное время, чем норы, вырытые в илу. В общем крабы, принадлежащие к одному и тому же роду, роют норы примерно одного и того же типа. Однако Такахаси при этом замечает, что норы, вырытые в сходных условиях видами различных родов, сходны между собой (например, норы *Uca lactea* и *Scopimera*, норы других видов *Uca* и *Macropthalmus*). На рис. 53 показано пять различных типов, на которые Такахаси разбил норы всех 13 видов крабов из 6 различных родов, живущих на побережье о-ва Тайвань. Указывая особенности нор различных типов, Такахаси отмечает, что норы типов а—в дают ответвления, лежащие в одной плоскости, в то время как норы типов г и д изгибаются по несколько раз, и в них узкие участки чередуются с расширениями; норы типа д изгибаются в различных направлениях и дают боковые ответвления, у них наблюдались также пересечения отдельных частей одной норы.

Норы различных особей никогда не соединяются. Для нор *Ocyropa cordimana*, роющих в дюнах, этот автор указывает особенно большую глубину — около 2 м.

Согласно наблюдениям Хаясака, каждому виду крабов свойственна своя полоса литорали; так, например, *Plyoplax* роют на высоте от 10 до 40 см над уровнем моря, а *Ocyropa* на высоте около 30 см.

Хаясака и Такахаси, в отличие от лиц, изучавших норы ныне живущих каллианассид, не пишут о характере поверхности нор роющих крабов. Судя по фотографиям в их статьях, на одних гипсовых слепках она более или менее гладкая и, видимо, отражает слоистость вмещающих песков, на других — шероховатая; однако нигде на слепках не видны морщины (валики), т. е. слепки царапин ног крабов на стенках нор. Поэтому мы не знаем, скрепляли ли эти крабы стенку норы «чехлом», как это было показано для каллианассид. Не мог этого показать также и Вейгельт (Weigelt, 1929), наблюдавший только устья нор крабов, «канины» над ними и следы их ног на поверхности и высказывавший уверенность в том, что ископаемые образования типа *Rhizocorallium* с богато скульптурированной морщинками (валиками) поверхностью представляют ядра нор крабов или же других десятиногих ракообразных¹.

Действительно, не может подлежать сомнению, что на стенках нор крабов оставались царапины от их ног и что некоторым из них приходилось заботиться об упрочении стенок норы. Один такой случай был приведен выше на стр. 204, другой изображен в статье Крейчи-Графа (Krejci-Graf, 1935). Здесь на старом участке песчаной литорали при ее размывании начали выступать сложенные из комочков ила массивные трубки, с поперечником в 3 см и внутренним просветом в 0,5—1 см.

¹ В своей статье Вейгельт подробно рассматривает и изображает морщины-валики на поверхности ископаемых ядер нор — их направление, форму, толщину (прямо пропорциональную толщине ядер нор) и симметрию в расположении, обусловленную работой ног правой и левой сторон предполагаемого ракообразного.

По поверхности дна крабы передвигаются боком, в таком же положении они залезают в нору и вылезают из нее и в таком же положении они передвигаются в норе.

Хотя основное назначение нор крабов — служить для них убежищем, приходится также иметь в виду, как это допускает Вейгельт, что в литоральных отложениях скопляется в осадках много растительного материала и трупов и многие животные, в том числе крабы, роются здесь в поисках этой пищи. Нора крабам особенно нужна во время линьки, после линьки им приходится норы расширять.

Я. А. Бирштейн (1956), давая описания остатков среднехвостых раков и крабов из ферганского палеогена, перечислил все когда-либо описанные или определенные остатки высших ракообразных на территории СССР. Их оказалось очень немного. Норы же высших ракообразных вместе с правильным их объяснением у нас никогда описаны не были. Все, что можно было найти в литературе относительно описания или упоминания нор раков из Ферганы и из других мест и что нам стало известно по сборам разных лиц из мезозоя и кайнозоя Поволжья, Северного Кавказа и Кара-Кумов, нами было указано раньше (Геккер, 1956). Заканчивая эту статью мы писали: «Все это показывает, что не так уж редки, а скорее часты у нас в отложениях верхнего мезозоя и кайнозоя норы высших ракообразных. Отсутствует только правильное их понимание, а отсюда — и надлежащее внимание к ним в поле. Без сомнения, при разъяснении природы и палеогеографического значения этих бывших «проблематических образований» интерес к ним возрастет, находки их участвуют и они могут быть использованы геологами прежде всего для фациального анализа отложений как показатели крайне мелководных (литоральных и сублиторальных) морских отложений» (стр. 87).

Эти слова уже полностью оправдались по отношению к отложениям палеогена тех мест Средней Азии, где нам самим не пришлось быть. Показавшим здесь геологам ядра нор, собранных нами в ферганском палеогене, написанные по нему отчеты и сделанные доклады привели к тому, что эти геологи при полевых исследованиях начали обращать внимание на норы раков (*Callianassa*) и стали их встречать повсеместно в мелководных прибрежных отложениях, отмечать при описании разрезов и использовать для палеогеографических выводов; участились также находки клешней *Callianassa*. Норы типа *Xenohelix*, так же как и нами, встречались ими редко: они были обнаружены И. М. Архангельской (ВСЕГЕИ) в Южно-Таджикской депрессии, а именно в Тут-Кауле на р. Вахш, также в сумсарском ярусе.

Что касается других районов СССР, то:

1) полевые фотографии длинных, крупного диаметра нор ракообразных на границе маастрихта и датского яруса нам были доставлены в 1952 г. М. И. Соколовым из Туркмении, из района средней части Узбоя;

2) И. Н. Ремизовым норы *Callianassa* и *Ophiomorpha*, отчасти великолепно сохранившиеся, были встречены во многих точках в полтавском ярусе на Украине; здесь при скудости органических остатков в отложениях этого яруса они оказали большую помощь в установлении морского характера заключающих их пород и определении положения береговой линии.

Стоит также отметить недавно появившуюся статью румынского палеонтолога Месарош (Mészáros, 1957), написанную после ознакомления с нашими статьями (Бирштейн, 1956 и Геккер, 1956). В этой статье указываются находки в палеогене Румынии, в Трансильвании (горизонте Мера), остатков нескольких видов *Callianassa* и их нор. Они наблюдались на нескольких уровнях разреза в слоях песчанистого мергеля и мергеля, богатого

детритическим материалом, вместе с двустворчатыми и брюхоногими моллюсками (*Cyrena*, *Pitar*, *Cardium*, *Lucina*, *Chlamys*, *Panope*, *Turritella*, *Cerithium* и др. и морскими ежами (*Scutella*, *Euspatangus*). По мнению автора, присутствие *Cyrena* указывает на понижение солености морских вод, а присутствие морских ежей — на ее хорошую аэрацию и невозможность накопления в большом количестве сероводорода.

Заканчивая главу о высших ракообразных, отметим еще следующее.

Изучение нор десятиногих ракообразных из сем. Callianassidae в ферганском палеогене и мелу, а также литературные данные по экологии ныне живущих каллианассид и роющих крабов показали, что места жизни этих животных точно приурочены к береговой полосе моря. Следовательно, находки ископаемых нор этих животных всегда могут быть использованы как показатели морского берега. Ту же картину мы видели ранее в Главном девонском поле, где мелководные морские отложения переходили в красноцветы неморского происхождения (Геккер, 1935б). Здесь следы роющих животных всегда представляли первые признаки морской жизни в моменты наступания моря и последние ее признаки в моменты его отступания. В данном случае это были, правда, не норы высших ракообразных — группы животных, которая в девоне еще не существовала, — а норы и следы ползания многощетинковых червей.

Необходимо, наконец, отметить то, что вытекает из всего выше изложенного, а именно, что нахождение в разрезах нор каллианассид и в особенности их скоплений не только служит указанием на прохождение здесь береговой полосы моря, но может также указывать на присутствие размывов и перерывов в отложениях.

Другие «следы жизни» в рыхлых породах

Остановимся еще на нескольких находках «следов жизни», сделанных в рыхлых осадках в ферганском палеогене, расшифровать которые нам полностью не удалось.

Так, в разрезе к востоку от пос. Шураб, в основании стены сузакских рыхлых серовато-зеленых кварцевых песков с зернами глауконита, были встречены образования двух типов (табл. XXI, фиг. 2, и рис. 55). Они рельефно выступают в легко осыпающейся стенке обнажения. Здесь верхние слои изображенной части разреза, мощностью в 1,40 м, пронизывает большое количество заполненных таким же песком нор типа нор *Callianassa* в 1 см и несколько более в поперечнике. В средней части разреза нор *Callianassa* меньше, а его основание содержит заполнения полостей иной, «редьковидной» формы. Наблюдавшаяся высота этих образований достигает 20 см, а ширина в верхней, более широкой части максимально 6,5 см. Состоят эти образования как бы из чехлов, вложенных друг в друга (рис. 55, б). Настоящая природа этих образований и животные, которым их надо приписать, остались невыясненными.

Такие же следы жизни, но более плохой сохранности, наблюдались на том же стратиграфическом уровне и в исфаринском разрезе, что свидетельствует о массовой поселенности на большой площади животных, которым принадлежат эти норы.

В Юго-Западной Фергане, на северном склоне хребта Майдан-Тау (к западу от кишлака Тоған), были обнаружены в сузакском ярусе, в слое песчанистого алевролита с известковистым цементом, вместе с немногочисленными норами каллианасс, другие следы деятельности роющих организмов — типа построек «U» в «U» (рис. 56). Таких образований, расположенных примерно на одном уровне, в обнажении было встречено несколько. Их размеры указаны на рисунке. В стенке обнажения эти образования выделялись своим рельефом лишь очень слабо и могли быть замечены только при боковом вечернем освещении.

Повторяющиеся, вложенные одна в другую дуги отмечают последовательные перемещения роющего животного. Животное, рывшее нору *a*, с объемлющим наружным ходом, ее постепенно углубляло. Такие сложные карманообразные, вертикально ориентированные, постепенно углублявшиеся норы носят название *Corophioides*. Контуры нор *б* и *в* были видны в обнажении менее ясно; у них не заметно было отчетливого оконтуривающего хода, как у норы *a*. Если, действительно, такой ход у них отсутствовал, необходимо допустить для этих нор обратный порядок заложения дуг, а именно в направлении снизу вверх.

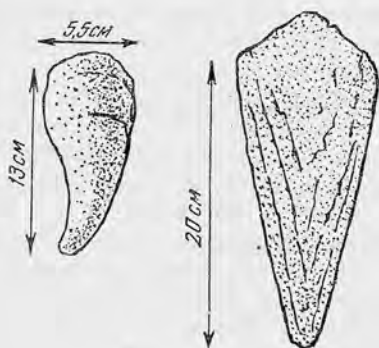
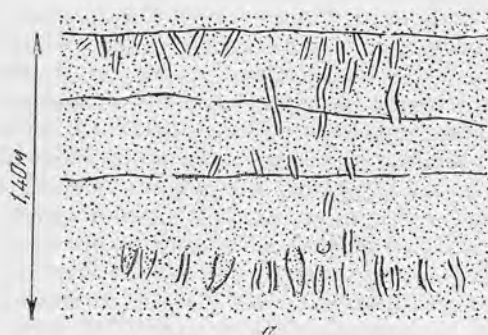


Рис. 55.

a — норы *Callianassa* и норы редьковидной формы (внизу) в обнажении глауконитовых песков (см. табл. XXI, фиг. 2); *б* — норы редьковидной формы.

Южная Фергана, Шураб (восточный разрез), сузакский ярус

О том, что работа роющих животных в случаях *б* и *в* проходила иначе, видимо, говорит и общий контур нор *б* и *в* — иной, чем у норы *a*, а также отчетливая выраженность и рельефное выступание у норы *б* самой верхней наблюдавшейся дуги. Литературные указания на рытье нор рассматриваемого типа не сверху вниз, а снизу вверх нам не известны, но такое общее направление движения роющего животного вполне возможно.

Нахождение построек-нор обоих типов в ближайшем соседстве, их большое сходство (за исключением указанных различий) и отсутствие вместе с ними каких-либо других окаменелостей заставляют думать, что постройки обоих типов принадлежат особям одного и того же вида. Если это так, мы получаем еще одно доказательство (сравни, например, статью В. Генцшеля — Häntzschel, 1955a и б) того, что одно и то же животное могло оставить после себя следы своей деятельности различного характера. Специально же для U-образных нор с перемычками, которые сейчас уже хорошо известны и описа-

ны многими авторами из отложений различного возраста, наши наблюдения, по-видимому, выяснили ранее не наблюдавшуюся возможность движения животных как в одном, так и в другом направлении.

По аналогии с другими известными нормами сходного конструктивного типа можно думать, что рассматриваемые U-образные норы с перемычками были вырыты червями. В других местах и на других уровнях разреза палеогена мы подобных «следов жизни» не наблюдали.

В рыхлых осадках ферганского палеогена изредка встречались и другие следы жизни роющих животных. Из них отметим наблюдавшиеся в нарынском разрезе, в верхах сузакского известнякового карниза, на поверхности известняковых плиток извивающиеся жгуты небольшого диаметра (6 мм), иногда дающие простые петли. По-видимому, это следы деятельности червей-иллоедов.

Таким образом, в отличие от того, что мы раньше писали о населении различных палеозойских морей, в ферганском палеогене (и мелу) мы лишь три находки могли приписать червям и притом не с полной уверенностью,

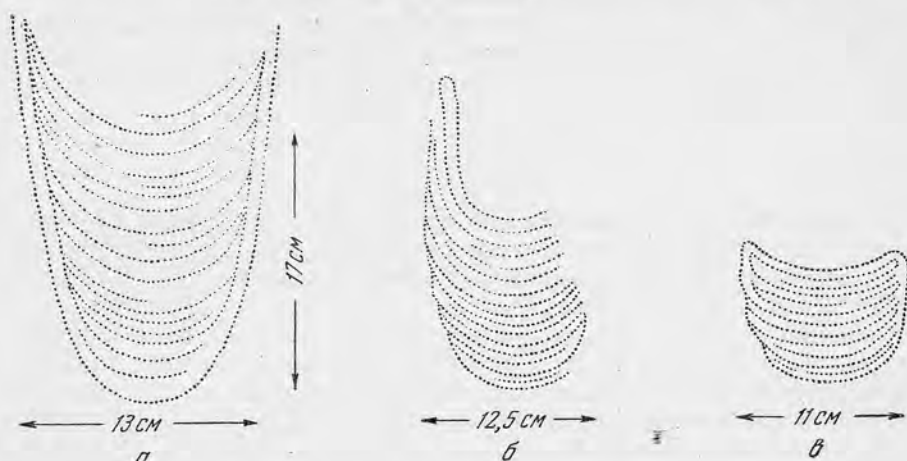


Рис. 56. Постройки червей (?) *Corophioides* в песчаном алевролите с известковым цементом. Юго-Западная Фергана, Майдан-Тау, сузакский ярус

а именно указанные выше вторую и третью находки и «жилочки» в ядрах нор ракообразных (см. стр. 193). Все же остальные, очень обильные и очень характерные для ферганского палеогена «следы жизни» в рыхлых осадках мы расшифровали как следы жизнедеятельности роющих десятиногих раков. В палеозое эта большая группа животных еще отсутствовала.

4. ДРУГИЕ ГРУППЫ МОРСКИХ ЖИВОТНЫХ

РАДИОЛЯРИИ

Остатки радиолярий были обнаружены в большом количестве в исфаринском ярусе, представляющем отложения Ферганского залива в то время, когда он на западе широко соединялся с открытым среднеазиатским морем и был наиболее глубоководным. В значительно меньшем количестве радиолярии были обнаружены в отложениях сузакского яруса, в верхнетуркестанских и нижнеханабадских. Отложения исфаринского яруса специфичны, в разрезе палеогена Ферганы более не повторяются. Кремнистость исфаринских глин отчасти связана с содержанием скелетов радиолярий.

Существуют только две работы, принадлежащие Р. Х. Липман (1948, 1953), в которых, среди радиолярий из различных мест Средней Азии и Казахстана, описываются также ферганские радиолярии. Р. Х. Липман установила на ферганском материале пять новых видов: *Stylodictya schabalkini* Lipm. (весь исфаринский ярус), *Trochidiscus splendidus* Lipm. и *Sethocyrtis sinitzini* Lipm. (низы яруса), *Spongodiscus elegans* Lipm. (его верхи) и *Lithatractus birostratus* Lipm.

Характеризуя радиолярии туркестанского яруса Кызыл-Кумов, Р. Х. Липман (1950) приходит к выводу, что «присутствие крупнопористых, тонкосетчатых, сферических, дискоидальных и линзовидных иглистых, а также колпачковидных скелетов указывает на то, что это был морской бассейн с теплой водой, в поверхностных зонах которого обитали бесчис-

ленные радиолярии». Такие морфологические особенности свойственны также видам, описанным из исфаринского яруса Ферганы, поэтому эти выводы о температурных условиях можно в значительной мере распространить и на бассейн исфаринского века.

Это вполне согласуется с данными об условиях обитания современных радиолярий, которые в основном населяют тропические моря; в северных морях встречается небольшое количество видов (Яшнов, 1948, стр. 29; Зенкевич, 1951а, стр. 354).

ГУБКИ

О губках Ферганского залива мы знаем только по каналам сверлящих губок в раковинах крупных устриц на многих стратиграфических уровнях. Кроме того, спиккулы кремневых губок обнаружены Н. К. Быковой (1953б) в глинистых осадках сузакского яруса при их промывке.

Сверлящие губки являются обитателями морского мелководья. Ферганские их представители, по результатам их деятельности неотличимые от ныне живущих губок *Cliona* из сем. Clionidae, входили в число основных симбионтов ферганских устриц и устричников. Каналы этих губок встречаются не во всех экземплярах раковин устриц; в крупных раковинах их больше, чем в раковинах меньших размеров. Подчас они покрывают большие их поверхности. В особенно большом количестве каналы сверлящих губок присутствуют в раковинах алайских *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom. в береговых устричных накатах; много их также в крупных раковинах сумсарских *Amphidonta ferganensis* (Rom.); наблюдались они в раковинах, преимущественно крупных, *Ostrea* (*Solidostrea*) *hemiglobosa* Rom. var. *kafirniganica* Burač., *Ostrea* (*Bellostrea*) *bellovacina* Lam., *O. (B.) bellovacina* Lam. var. *trinkleri* Böhm, *Fatina*, *Liostrea* (*Kokanostrea*) *kokanensis* (Sok.), *Ostrea* (*Platygena*) *asiatica* Rom., *O. (Pl.) lada* Vial. и *Gryphaea* (*Ferganea*) *sewerzowi* Rom. — в сузакском, туркестанском, ристанском и сумсарском ярусах.

То, что раковины устриц были обитаемы губками, обнаруживается по присутствию на неповрежденной поверхности их створок мелких отверстий. Эти отверстия ведут в полости-галереи, расположенные под поверхностным слоем раковины. Процесс проникновения губок в раковины моллюсков и в другие твердые известковые предметы был, согласно Н. Насонову (Nassonov, 1924), химическим и механическим.

В раковинах ферганских устриц обитали различные виды, может быть и различные роды сверлящих губок. Так, например, рассматривая чрезвычайно богатые каналами раковины *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* Rom. из устричников в Майдан-Тау (Юго-Западная Фергана), можно различить: 1) очень мелкие, густо расположенные устьевые отверстия, ведущие в сплошную сеть полостей; между некоторыми из них сохраняются небольшие перемычки раковинного вещества; эти полости сравнительно неглубоко проникают в глубь раковины устрицы (табл. XXIV, фиг. 2); 2) более крупные и более редко расположенные устьевые отверстия, ведущие в лабиринт высверленных ходов, которые проникают в раковину устрицы на большую глубину и между которыми остаются большие нетронутые участки раковины, чем в первом случае (табл. XXIV, фиг. 1—3); 3) наконец, известны небольшие устьевые отверстия сверлящих губок, в виде цепочки пронизывающие поверхность раковины устрицы; они ведут в пустоты в раковине, расположенные четковидно (табл. XXIV, фиг. 4).

Нестлер (Nestler, 1960) пишет, что каждому виду сверлящих губок свойственна своя система полостей.

Сверлящие губки селились в раковинах устриц при их жизни, проникая в них снаружи; но особенно сильно губки иссверливали разрозненные

створки, внедряясь в них и с наружной, и с внутренней стороны, и под конец полностью их изрешечивая (см. материал из Майдан-Тау)¹.

Многочисленность окатанных и особенно сильно иссверленных губками раковин устриц в майдантауском разрезе алайского яруса хорошо гармонирует с особенностями устричников, в которых они находятся. Эти устричники чрезвычайно богаты раковинами устриц и состоят исключительно из разрозненных их створок, сцементированных песчанистым алевроитом. Это говорит о том, что майдантауские устричники образовались в условиях значительно более беспокойных, чем, например, устричники глинистой толщи туркестанского яруса (см., например, майлисайский разрез). В Майдан-Тау отдельные разрозненные створки устриц длительно перекачивались по дну моря, то засыпались осадком и погребались под другими створками, то опять вымывались и лежали на поверхности дна. За это время они подвергались усиленному истачиванию губками.

КОРАЛЛЫ

Во всей мощной толще ферганского палеогена, детально изученной на всем протяжении Ферганской депрессии, кораллы удалось обнаружить только в одном месте, и здесь только на одном стратиграфическом уровне (табл. XXV, фиг. 6 и 7). Эти кораллы оказались одиночными, очень мелкими, и собрать их удалось в количестве только пяти экземпляров. Все это красноречиво говорит о том, что Ферганский залив, несомненно по причине солевого состава его вод, представлял место, непригодное для жизни кораллов.

Все экземпляры ферганских кораллов происходят из Риштана. Здесь они были найдены в сумсарском ярусе, примерно на метр выше его основания, на крупных раковинах устриц *Amphidonta ferganensis* (Rom.), образующих устричник. Скелет этих карликовых кораллов имеет фунгиоподобную форму, их размеры в поперечнике равны 6 мм. Определить родовую принадлежность кораллов затруднительно.

Интересно отметить, что в сузакском ярусе Таджикской депрессии, в разрезе Истым-Тау, одиночные роговидные, слабо изогнутые шестилучевые кораллы встречаются в большом количестве вместе с раковинами двустворчатых и брюхоногих моллюсков и, что очень показательно, вместе с остатками морских лилий и морских ежей *Hemiaster babkovi* Schmidt (см. стр. 227). Размеры этих таджикских кораллов значительно крупнее, чем у ферганских — длина коралла по выпуклой стороне достигает 24 мм. Весь комплекс фауны свидетельствует о нормальной морской солености, которая, по-видимому, ни разу не была свойственна Ферганскому заливу.

МШАНКИ

Мшанки из ферганского палеогена до сих пор никем описаны не были. Для смежных областей развития палеогеновых отложений имеется указание З. Ф. Гориздро (1915) на частое присутствие в Приташкентском районе мшанок на створках *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* и других устриц; мшанок, вместе с *Serpula*, отметил и О. С. Вялов (1939) в бухарском ярусе центральной части Таджикской депрессии. До сих пор существует только одна работа по палеогеновым мшанкам СССР, а именно статья 1916 г. В. В. Мокринского по мшанкам Мангышлака.

¹ Для ознакомления с деятельностью современных сверлящих губок можно рекомендовать работы Топсента (Toppsent, 1900) и Фольца (Volz, 1939). О каналах губок (из родов *Cliona* и *Talpina*) в раковинах верхнеюрских двустворчатых моллюсков (устриц и других) и в рострах белемнитов писал П. А. Герасимов (1960). О деятельности *Cliona* в раковинах меловых *Ostrea* (*Pycnodonta*) *vesicularis* (Lam.) писал Нестлер (Netsler, 1960). Сводка по ископаемым губкам дана Лаубенфелсом (Laubenfels, 1955).

В палеогене Ферганской депрессии мшанки не являются редкими окаменелостями. Их можно часто видеть на раковинах крупных устриц, реже на раковинах пектинид, гастроподах и на гальках: это инкрустирующие мшанки, стелющиеся по субстрату. Мшанки на раковинах устриц стали известны из многих точек развития сузакского, алайского, туркестанского, риштанского и сумсарского ярусов (табл. XXVI, фиг. 2—5); мшанки на гальках найдены только в сумсарском ярусе в Риштане.

Кроме инкрустирующих мшанок, нами был обнаружен мшанки с меандрической формой колоний в нескольких разрезах алайского яруса (Шураб, Исфара, Камыш-Баши, Риштан, Кан и Чангырташ). Здесь меандрические мшанки встречаются то на одном уровне разреза, то в нескольких слоях; они присутствуют то в малом числе колоний (табл. XXVI, фиг. 1 и 6), то представляют основную окаменелость в слое. Меандрические мшанки обычно встречаются вместе с устрицами в известняках — в карбонатных осадках мелководной зоны алайского яруса; известняки почти всегда содержат примесь кварцевого песка. В нижнем отделе алайского яруса в Риштане (в Сары-Камыш-Саяе) меандрические мшанки встречены в глинистых известняках и мергелях вместе с большим количеством серпул. Меандрические мшанки стали известны также из туркестанского и сумсарского ярусов.

Материал о ферганских мшанках обработала Ю. М. Феофанова. Все они оказались относящимися к отряду Cheilostomata. Ю. М. Феофановой из наших сборов определены три рода и шесть видов, из них один род и все виды оказались новыми. Инкрустирующие мшанки отнесены Феофановой к новым видам *Cribrilina ferganensis* (Al), *C. tutaksaiensis* (Sms), *Ferganula alaiica* (Al), *F. turkestanensis* (Trk) и *F. sumsarica* (Sms). Род *Ferganula* — новый. Некоторые меандрические мшанки определены как новый вид *Steganoporella alaiica* (Al) (табл. XXVI, фиг. 6) и *Steginoporella* sp. (Al, Trk, Sms). По местонахождениям мшанки распределяются следующим образом: алайские мшанки происходят из Шураба, Исфары, Шор-Су, Риштана (Тютак-Сай), Кана, Чангырташа, Танге; туркестанские — из Об-Джувоза, Исфары и Риштана (Тютак-Сай); риштанские — из Шураба, Исфары, Риштана и Куйгумена; сумсарские — из Шураба и Риштана (Тютак-Сай).

Обработав материал по мшанкам, Ю. М. Феофанова пришла к выводу, что в родовом и видовом отношении фауна ферганских мшанок крайне однообразна по сравнению с другими известными палеогеновыми мшанковыми фаунами (Франция, Северная Америка). Это, несомненно, связано с гидрологическими, быть может и с седиментационными особенностями Ферганского залива. На последнее, возможно, указывает, по Ю. М. Феофановой, ненахождение мшанок в исфаринском и ханабадском ярусах с их глинистыми отложениями: известно, что мшанки предпочитают чистую воду. С мшанками Мангышлака ферганские мшанки общих форм не имеют.

МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ ЧЕРВИ

Остатки и следы деятельности многощетинковых червей в ферганском палеогене никем пока не отмечались¹. Они довольно разнообразны: здесь нами были найдены известковые и агглютированные трубки червей-трубкожилов (*Tubicola*), каналы червей *Polydora* и ходы червей-плоедов. Из алайского и туркестанского ярусов Приташкентского района З. Ф. Гориздро (1915) указывала серпул и их же отмечал О. С. Вялов (1939) из бухарского^{*} и, возможно, сузакского ярусов Таджикской депрессии.

Известковые трубки червей в ферганском палеогене принадлежат родам *Serpula* и *Spirorbis*. Первый род был более широко распространен.

¹ Относительно указаний О. С. Вялова (1944в) см. на стр. 179.

Серпулы особенно часто встречаются на раковинах *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom., как на наружной, так и на внутренней их поверхностях (табл. XXV, фиг. 1). На наружной поверхности их обыкновенно больше; одна трубка прижимается к другой, используя свободное пространство; часто они сильно изгибаются. Обычные размеры трубок: длина не более 2 см, ширина при устье около 1,5 мм. Реже трубки серпул можно видеть на раковинах *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. и *Fatina*; но они постоянно попадают в детритусовых известняках горизонта Al_2^3 в виде небольших клубков, выросших на мелком раковинном детрите. Это говорит о том, что серпулы селились, и притом очень густо, непосредственно на дне моря, сложенном раковинным детритом. В алайском ярусе серпулы встречены также наросшими на раковины гастропод, на меандрические колонии мшанок и на другие предметы. Кроме алайского, туркестанского, риштанского и ханабадского ярусов, трубки серпул были обнаружены в Риштане в устричнике сумсарского яруса на небольших гальках и на сильно исверленных губками обломках раковин *Amphidonta ferganensis* (Rom.). *Spirorbis* представлял в Ферганском заливе значительно более редкую форму: в алайском ярусе были найдены группа из 20 маленьких трубочек спирорбисов на раковине *Turkostrea* и известняковые интраформационные галечки со спирорбисами на них (кн. 1, часть II, стр. 216)¹.

Сростки агглютинированных трубок червей, состоящих из сцементированных кварцевых песчинок, удалось обнаружить на нескольких раковинах *Fatina* и *Platygena* в туркестанском и риштанском ярусах (табл. XXV, фиг. 2). Диаметр этих трубок от 1 до максимально 2 мм; возможно, что они принадлежат сабелляриям.

Червь-сверлильщик *Polydora* в Ферганском заливе был распространенной формой в риштанский век; жил он здесь также в алайский, туркестанский и сумсарский века. Способ проникновения полидор в раковины устриц был, по всей вероятности, химическим: червь выделял кислый секрет, растворявший раковину (Tauber, 1944).

Раскалывая раковины *Platygena* по поверхностям наложения, мы часто находим расположенные им параллельно небольшие петлевидные каналы этого червя, начинающиеся и кончающиеся на наружной поверхности раковины устрицы (без раскола раковины устрицы парные устья каналов *Polydora* плохо различимы)². Особенно много каналов *Polydora* можно видеть в крупных старых раковинах *Platygena*; часто норы полидор образуют в них сравнительно неширокую периферическую зону до 2—2,5 см в ширину, что может рассматриваться как поселение в данном случае червей в раковинах устриц при жизни последних.

Червь постепенно углублял (удлинял) петлю, сохраняя ее ширину, благодаря чему петля обычно имеет параллельные стороны. Жилой ход червя тянется по периферии петли; внутреннее пространство между дугами хода заполнялось карбонатным материалом, который при расколе раковины легко выкрашивается.

Особенности каналов *Polydora* лучше всего передаются на фиг. 3 табл. XXV и рис. 57, а. На образце, с которого изготовлены эти изображения, ходы, в которых помещались и передвигались черви, заполнены прозрачным кальцитом (на рисунке он залит черной краской), а в материале, заполнившем внутреннее пространство петли, хорошо видны дужки, отмечающие места прежнего положения вершины петли. Размеры этой петли следующие: общая длина около 3 см, поперечник — $1\frac{1}{2}$ —2 мм, поперечник хода менее $\frac{1}{2}$ мм.

¹ Обстоятельная сводка по ископаемым серпулидам и их экологии дана Г. Гецем (Götz, 1931).

² А. Ф. Таубер (Tauber, 1944) установил, что в толстых раковинах каналы *Polydora* расположены перпендикулярно к их поверхности, а в тонких они изгибаются и следуют в плоскости, параллельной поверхности раковины.

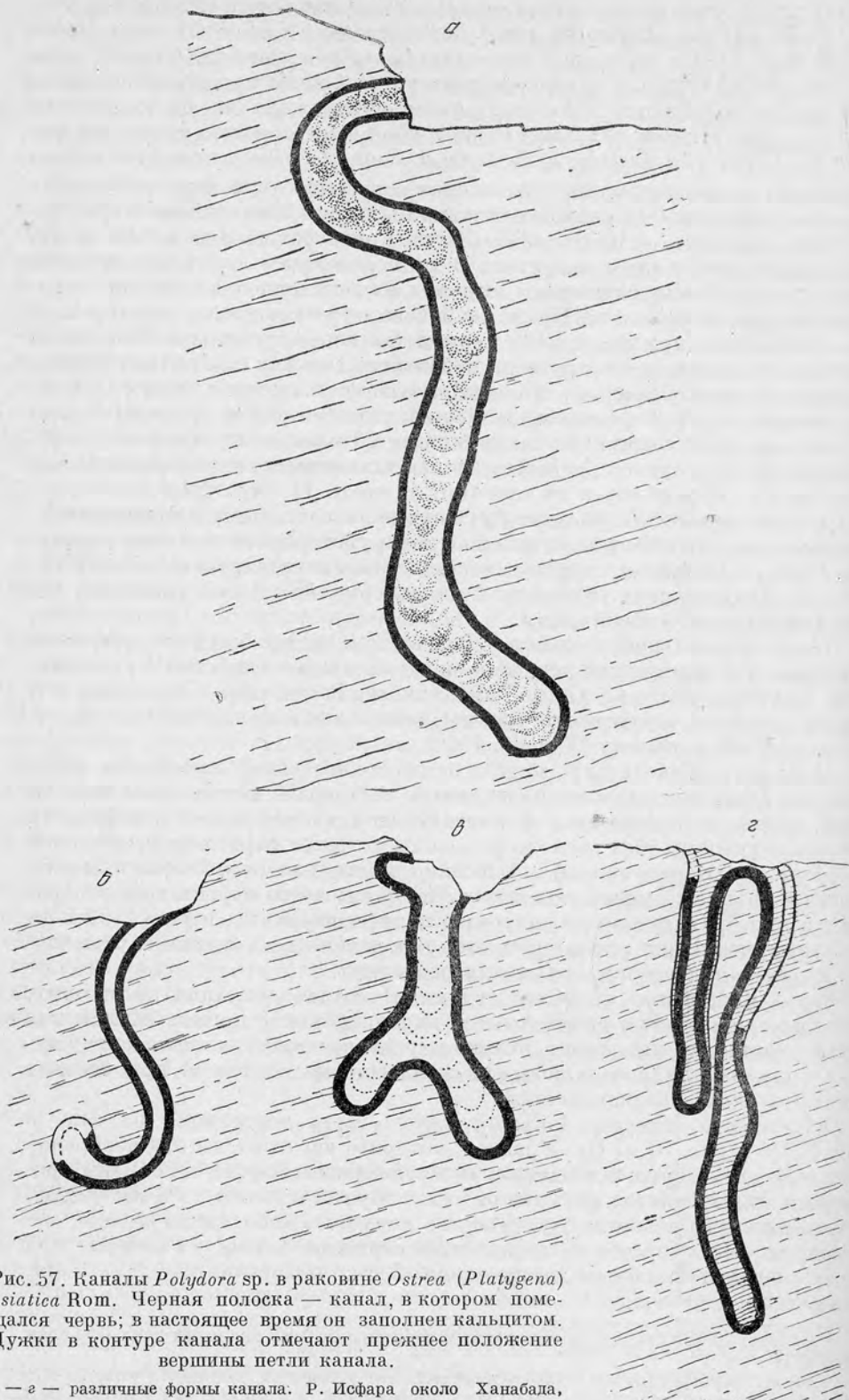


Рис. 57. Каналы *Polydora* sp. в раковине *Ostrea* (*Platygena*) *asiatica* Rom. Черная полоска — канал, в котором помещался червь; в настоящее время он заполнен кальцитом. Дужки в контуре канала отмечают прежнее положение вершины петли канала.

а — г — различные формы канала. Р. Исфара около Ханабада, ринштанский ярус; а — увел. 5, б — г — увел. 4 (см. табл. XXV, фиг. 3) (№ 736—41, 87, 86 и 85)

Иногда петля в различной степени изогнута (рис. 57, а и б), реже она двурога, как показано на рис. 57, в и г. Появление двурогих форм петель может быть объяснено следующим образом: углубляя нору путем перемещения ее вершины, животное встречало на своем пути препятствие; обходя его, оно углублялось в тело раковины по сторонам от препятствий и дальше все более и более углубляло получившиеся таким образом выпячивания петли¹. В случае, изображенном на рис. 57, г, двувершинность длительного времени. Сверля раковину и удлиняя нору, *Polydora*, как правило, помещалась в ней по ее периферии. Это хорошо видно на образцах, на которых сохранилось кальцитовое заполнение канала, в котором помещался червь. Однако не существовало препятствий для изменения периферического положения на более центральное, так как центральная часть высверленной петли была заполнена рыхлым материалом. Это хорошо показывает крайняя правая нора на табл. XXV, фиг. 3. Некоторые авторы (см., например, Lessertisseur, 1955) ископаемые каналы червей *Polydora* обозначают названием *Polydorites*, установленным Г. Дувийе (Douvillé, 1907). Об ископаемых каналах полидор писали как этот автор, так и Ф. А. Бэзер (Bather, 1909) и Г. Прелл (Prell, 1926). Дувийе и Бэзер рассматривали также каналы полидор в раковинах устриц.

О предполагаемых ходах червей-иллоедов мы писали при рассмотрении нор десятиногих ракообразных (см. стр. 193 и рис. 40, б) и при перечислении других следов жизни в рыхлых осадках (см. стр. 218, рис. 56).

ИГЛОКОЖИЕ

Как известно, иглокожие представляют тип морских животных, никогда на протяжении всей геологической истории не покидавших своей стихии и не приспособивавшихся к жизни в солоноватых и пресных водах. В морях с пониженной соленостью иглокожие обитают в сильно обедненном составе и имеют угнетенный вид. Хорошим примером такого водоема является современное Черное море с его пониженной соленостью (максимальная — 22,6‰). В этом море из иглокожих живут только офиуры, притом формы мелкие, в количестве только 4—5 видов. Правда, за последнее время начали накапливаться интересные данные о возможности существования иглокожих (офиур, морских звезд, морских ежей и голотурий) также на морских участках, в различной степени опресненных, во всяком случае в северных морях (Дьяконов, 1955); однако это не правило, а исключение.

В палеогеновых отложениях Ферганы остатки иглокожих встречаются редко. Состав этой фауны здесь очень показателен. До начала наших исследований иглокожие были известны только из алайского яруса, откуда Котро (Cottreau et Alexat, 1908—1910) описал маленького морского ежа *Scutellina alexati* (табл. XXIII, фиг. 5 и 6). В 1939 г. эту форму переописали О. С. Вялов и О. М. Мануйленко, дав ей новое название *Scutellina (Eoscutum) orientalis* Vial. et Man. и выделив в ней шесть разновидностей (в одну из этих разновидностей авторы перевели вид *S. alexati*). Разновидности были установлены по формальным признакам и без достаточных оснований для их выделения, так как: 1) большинство их встречаются совместно (в Сель-Рохо и Камыш-Баши), 2) авторы указывают на существование между «разновидностями» незаметных постепенных переходов и 3) все они происходят в точности с одного и того же стратиграфического уровня, что подчеркивается и авторами. Что же касается видового названия, то оно не должно было быть изменено О. С. Вяловым и О. М. Мануйленко: ведь Котро установил *S. alexati* на основании находок морских ежей из Сель-

¹ Таубер (Tauber, 1944, рис. 6) приводит случаи, когда более поздно заложенные каналы заканчиваются при подходе к более старым.

Рохо, т. е. оттуда же, откуда их в дальнейшем изучали Вялов и Мануйленко. Поэтому за этим морским ежом необходимо сохранить первоначальное видовое название *alexati* Cottreau и притом без выделения разновидностей. На основании последних данных специалистов по морским ежам этот вид относится к роду *Eoscutum*. Небольшие размеры панциря *E. alexati* (Cottreau) и значительная индивидуальная изменчивость, без сомнения, отражают неблагоприятные для иглокожих условия жизни в Ферганском заливе.

Этот морской еж является наиболее распространенной в Фергане формой морских ежей. Его можно собрать в значительном количестве экземпляров в основании горизонта l (Al_2^1), сложенном песчаными и детритусовыми известняками, притом не только по южной окраине Ферганской депрессии (Исфара, Сель-Рохо, Камыш-Баши, Ялпак-Таш и др.), но также в северо-западной (Шайдан Аштский) и северо-восточной ее частях (Чангырташ, Пакана-Адыр). За последнее время находки панцирей морских ежей в палеогене Ферганы умножились: один морской еж из сем. *Spatangidae* (*Schizaster*?) был найден в верхах ханабадского яруса в Шурабе, два экземпляра — в сумсарском ярусе восточнее Шураба (находки О. С. Вялова), один экземпляр того же морского ежа — в Кызыл-Ата и одна табличка его же в Исфаре. Эта последняя форма определена Н. А. Пославской как *Cyphosoma* cf. *eichwaldi* Agass. Сумсарская форма очень мелка, ханабадская крупнее. Кроме того, в отложениях согдийского отдела один морской еж был найден М. И. Соколовым в Куршабской впадине (юго-западное обрамление Алды-Яра).

Наши знания состава и распространения фауны иглокожих в ферганском палеогене значительно пополнились при отмучивании микрофауны и микроскопическом изучении пород. Таким путем Н. К. Быковой (1939) были обнаружены иглы морских ежей в алайском, туркестанском, ханабадском и сумсарском ярусах. Отсюда же и из отложений риштанского яруса ею указываются позвонки офиур. Иглы морских ежей в шлифах из пород риштанского яруса определил также В. П. Маслов.

Микроскопическое изучение пород показало следующую приуроченность остатков иглокожих в алайском и туркестанском ярусах. В первом из них, в основании горизонта Al_2^1 , остатки иглокожих встречены в Исфаре, Камыш-Баши, Кане, Шайдан Аштском, Чангырташе и в районе Андижана; в самых верхах Al_2^3 иглокожие найдены в Южной Фергане и в Караункуре. Остатки иглокожих обнаружены далее в Юго-Западной Фергане во всех верхнеалайских отложениях, за исключением средней их части, отлагавшейся, как мы видели, в условиях значительного понижения солености вод. В туркестанском ярусе остатки иглокожих встречены в нижнетуркестанских глинах в Шурабе и Майли-Сая, в глинисто-гравийных известняках Шайдан-Сая и Оротокоя (в последнем месте также в устричнике), а кроме того, в горизонте m в Шурабе. Имеются остатки иглокожих также в карбонатных породах сузакского яруса в Северной Фергане, причем близ Варзыка С. Н. Симаковым было найдено несколько мелких панцирей ежей, отнесенных О. И. Шмидт (1953) к *Scutellina* (*Eoscutum*) *calvimontana* Cotteau и *S. (E.) calvimontana* Cotteau var. *pentagonalis* Schmidt. В отложениях исфаринского яруса иглокожие обнаружены не были.

Остатки морских звезд из ферганского палеогена неизвестны, и мы имеем основание считать, что морские звезды в Ферганском заливе не жили. Их отсутствие имело большое значение для пышного развития в заливе устриц и устричников (см. стр. 85 и 90).

Все сказанное свидетельствует о том, что фауна иглокожих палеогена Ферганы весьма бедна и несет на себе печать сильного угнетения. Причину этого угнетения необходимо искать в опресненности вод Ферганского залива. Это заключение хорошо согласуется с данными, полученными при

экологическом анализе фауны ферганских моллюсков и фораминифер, а также с пространственным распределением остатков иглокожих в пределах залива в позднеалайское время: наиболее часто они встречались в юго-западной, предпроливной части Ферганского залива, где условия были более близкими к нормальным морским.

Таким образом, фауна иглокожих Ферганского залива показывает примерно ту же картину, что и фауна современного Черного моря, и она еще более приближается к черноморской фауне карангатского времени, когда в Черном море обитал маленький морской еж *Echinocyamus pusillus* (Архангельский и Страхов, 1938).

Иное мы видим в области Алайского пролива, соединявшего Ферганский залив с южнотаджикским участком среднеазиатского моря. Здесь, южнее Суфи-Кургана (в верховьях р. Гульчи), в отложениях алайского яруса вместе с раковинами *Turkostrea* найден обломок панциря крупного морского ежа *Linthia* sp. (по определению Н. А. Пославской). Другой еж — цельный и довольно крупный, из сем. Spatangidae, обнаружен в палеогене Алайского хребта (в слоях алайского или туркестанского яруса). О более нормальной солености этой части палеогенового моря говорит также нахождение *Pectunculus* в туркестанских отложениях по рч. Кичик-Алай. Представители этого рода моллюсков отсутствуют в одновозрастных отложениях Ферганского залива.

Еще южнее, в Таджикской депрессии, морские ежи были недавно обнаружены в бухарском и сузакском ярусах (Шмидт, 1953). В известняках бухарского яруса остатки морских ежей обильны и встречаются вместе с многочисленными крупными моллюсками нормального морского типа (Миронова, 1952). В глинистых осадках сузакского яруса морские ежи находятся, как мы лично могли наблюдать, вместе с редкими члениками и частями стеблей морских лилий, одиночными шестилучевыми кораллами и разнообразными двустворчатыми и брюхоногими моллюсками; вся фауна отличается мелкорослостью и обитала, по-видимому, при нормальной морской солености, но в застойном участке Таджикского моря (Осипова и Ливеровская, 1956).

РЫБЫ¹

Из ферганского палеогена известны костистые рыбы, акулы и скаты. Остатки рыб здесь встречаются во всех ярусах, но в общем редко, нигде не образуя массовых скоплений рыбных остатков и костяных брекчий. Лишь для немногих типов пород остатки рыб характерны. К ним относятся некоторые тонкозернистые осадки, образующие выдержанную, хотя и маломощную пачку в самой кровле нижнесузакских отложений. В исфаринском разрезе она представлена доломитовым мергелем (см. кн. 1, стр. 35, слой 5), в Чангырташе и Сурхи — глинами (см. кн. 1, стр. 64, слой 4; стр. 73, слой 3), но повсюду она заключает рассыпавшиеся скелеты, разрозненные кости и чешуйки костистых рыб.

Почти полный скелет небольшой костистой рыбы был найден в исфаринском разрезе в тонком слое доломитового известняка в основании пачки Al_2^2 (см. кн. 1, стр. 44, слой 16).

Характерно присутствие чешуи, а иногда и косточек Teleostei в мощной толще глинистых отложений исфаринского яруса. Чешуя рыб рассеяна также в глинах ханабадского яруса, и она отмечена в риштанском ярусе и в слоях глин и тонкозернистых известковых и доломитовых пород на других стратиграфических уровнях разреза.

Зубы скатов *Myliobatis* sp.¹ чаще всего встречаются в алайских известняках; найдены они были также в горизонте *m* туркестанского яруса и

¹ Определения остатков рыб сделаны Д. В. Обручевым и Л. С. Гликманом.

в сузакском ярусе. Зубы акул (преимущественно *Odontaspis* sp.) попадают в отложениях разных ярусов. В доломитовом мергеле исфаринского разреза обнаружены зубы *Physodon secundus* Winkler, а в подстилающих песчано-алевритовых осадках — *Otodus obliquus* Ag. и *Odontaspis* sp., близкого к *O. striata* Winkler. Последняя форма определена также из алевритовых песков Амбаргаза (сузакский ярус). Здесь, как и в грубозернистых песчано-галечных отложениях риптанского яруса в Кара-Булаке, были найдены скопления зубов акул. Обе эти точки расположены на крайнем западе Ферганской депрессии.

Из химер определен *Edaphodon* sp.

Наблюдается следующая общая закономерность в размещении остатков рыб: разрозненные кости, чешуя и, значительно реже, более или менее цельные скелеты костистых рыб встречаются в тонкозернистых отложениях тихих, более глубоких вод, либо в сходных по тонкозернистости отложениях мелководных затишных участков залива (сузакские глины Чангырташа). В то же время зубы акул и скатов более характерны для грубозернистых мелководных отложений. По-видимому, эта закономерность связана главным образом с тем, что чешуя и хрупкие кости костистых рыб в беспокойных условиях уничтожались, в то время как зубы акул и скатов здесь скоплялись благодаря тому, что их трупы прибывало к берегу. Довольно частое нахождение зубов скатов в устричниках может быть понято в связи с тем, что в морях современности скаты питаются устрицами (см. стр. 86 и рис. 19, б).

НЕРАЗГАДАНЫЕ СЛЕДЫ ЖИЗНИ В РАКОВИНАХ УСТРИЦ

Заклячая обзор животных, встреченных в ферганском палеогене, остается перечислить еще несколько проблематик, обнаруженных в раковинах устриц¹. Все это окаменелости из группы следов жизни. Их природе выяснить нам не удалось, так как литература по ископаемым остаткам такого рода, видимо, отсутствует, поиски же зоологической литературы по следам жизни очень затруднительны и навряд ли привели бы к положительным результатам — ведь зоологи такими вещами мало интересуются. Очень плодотворными в этих случаях были бы наблюдения и сборы палеонтологами ныне живущей морской фауны в природных условиях. Уже имеющаяся у палеонтологов небольшая практика в этой области показала большую перспективность такого пути исследований.

В раковинах устриц, кроме описанных выше нор полидор и литофаг, а также каналов сверлящих губок, можно видеть по крайней мере еще пять различных типов каналов, высверленных в них механически или вытравленных химическим путем.

К первому типу относятся каналы, изображенные нами на табл. XXIV, фиг. 5. Особенно хорошо можно их наблюдать в подвергшейся перекристаллизации и растворению крупной раковине двустворчатого моллюска из пограничных слоев ханабадских и исфаринских отложений. В этом образце ядра каналов выступают рельефно: они были заполнены осадком, впоследствии затвердевшим. Каналы образуют в раковине моллюска густые сплетения. Они одинарные и заканчиваются слепо; раздвоения наблюдаются очень редко. Диаметр каналов около $\frac{1}{4}$ мм, не больше $\frac{1}{3}$ мм; на конце они иногда немного расширяются. Рассматриваемые каналы, высверленные в раковинах устриц, можно отнести к той же группе следов жизни, к которой принадлежат так называемые *Palaeosabella*, встреченные в раковинах моллюсков и плеченогих (см., например, Геккер, 1957, стр. 38, табл. III, фиг. 2). Поселение в раковине моллюска рас-

¹ О некоторых неразгаданных проблематиках или образованиях не вполне выясненного происхождения в рыхлых отложениях было сказано на стр. 217.

смаатриваемых форм сверлильщиков могло произойти еще при его жизни, но основная их деятельность, по-видимому, была приурочена ко времени после его смерти. На периферических частях крупных экземпляров рихтанских *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom. (как всегда, позитивной сохранности) можно иногда видеть изрешечивающие их тонкие каналы, высверленные, по-видимому, такими же камнеточцами.

Второй тип каналов изображен на табл. XXIV, фиг. 6. Это очень тонкие, около $\frac{1}{8}$ мм в поперечнике, разветвляющиеся, как бы из одного общего центра исходящие каналы. Они несколько напоминают каналы сверлящих губок, но, по мнению зоолога В. М. Ковтуна, специалиста по губкам, этим животным не принадлежат. Такие каналы встречаются редко — они наблюдались в одной раковине *Fatina* из нижнетуркестанских глин, в раковине *Liostrea (Kokanostrea) kokanensis* (Sok.) из туркестанского яруса и в раковине *Liostrea rischtanica* Vial. — из рихтанского.



Рис. 58. Каналы особого, третьего типа в раковине *Fatina esterházyi* (Páv.). Южная Фергана, кишлак Сулюкта, туркестанский ярус, верхи, $\frac{4}{5}$ нат. вел. (№ 736—65)

Следующие два типа каналов, третий и четвертый, органического происхождения, немного сходные с каналами, высверливаемыми червем *Polydora*, хотя все же значительно отличаются от них. Эти каналы изображены на табл. XXV, фиг. 4 и 5, а третий тип — также на рис. 58. Эти норы животных неизвестного систематического положения имеют между собой некоторые сходные черты, не исключена возможность, что они созданы одними и теми же животными, только в условиях в чем-то различных.

Каналы третьего типа (табл. XXV, фиг. 4 и рис. 58) имеют форму петель с длинными сторонами. Вершины петель всегда обращены в сторону макушки раковины устрицы, а их открытые стороны — в противоположную сторону. Стороны петель не параллельны друг другу, как у *Polydora*, и между ними отсутствует перемычка, свойственная норам полидор и многих ископаемых червей — *Rhizocorallium*, *Corophioides*, *Taonurus* (*Spirophyton*, *Zoophycos*), вырытых в рыхлых осадках. Вершины петель могут быть узкими или широкими, а ветви (стороны) петель то сближаться, то удаляться друг от друга. Эти колебания в форме петель хорошо видны на рисунке. Сближенное расположение петель может создать впечатление их пучкообразного расположения; на самом же деле это результат их взаимного пересечения. При этом наблюдается также, что позже заложенный канал мог на некотором протяжении следовать по ранее высверлен-

ному. Отсутствие в форме каналов третьего типа той правильности, которая имеется у нор *Polydora*, объясняется тем, что они закладывались в раковинах иным путем.

Поперечник каналов у нор этого типа в среднем равен $\frac{1}{3}$ мм; до $\frac{1}{2}$ мм он не доходит. Глубина каналов, т. е. степень погружения в раковину устрицы, не на много превышает их ширину. Более короткие каналы имеют несколько меньший диаметр, что связано с меньшей толщиной организмов, их создавших и в них обитавших.

Каналы рассматриваемого типа иногда располагаются в раковинах устриц очень густо, один около другого, как это показывает табл. XXV, фиг. 4. Все они ориентированы так, как было указано выше. Своими устьями каналы приурочены к линиям нарастания раковин устриц, свидетельствуя о том, что рассматриваемые симбионты устриц селились на краю их раковин и углублялись в раковину в направлении ее макушки. Край же раковины представлял для них наиболее выгодное место в смысле питания и дыхания. При дальнейшем росте раковины устрицы ее край все больше и больше удалялся от каналов сверлильщиков. На вновь образовавшихся слоях раковины могли селиться новые сверлильщики, или же ее край оставался от них свободным (что также видно на табл. XXV, фиг. 4). Каналы, видимые сейчас на раковинах устриц, обнаружались благодаря стиранию или скалыванию их поверхностных слоев; при жизни сверлильщиков каналы находились в поверхностном слое раковины устрицы, наружу открывались только их устья.

Каналы четвертого типа иногда встречаются в раковинах устриц в массовом количестве, «поражая» большие их поверхности (табл. XXV, фиг. 5); они также заключены в поверхностных слоях раковин устриц и вскрываются при их повреждении. Каналы этого типа образуют петли и сильно изгибаются в различных направлениях. То вершины петель с ветвями, следующими на небольшом расстоянии одна параллельно другой, расположены сходно с каналами третьего типа, то сильно изгибающийся в обе стороны канал тянется вдоль бывшего края раковины устрицы. У каналов этого типа отсутствуют длинные боковые ветви, и между ними нет перемычек типа таковых у нор *Polydora*. Диаметр каналов четвертого типа такой же, как у каналов третьего типа, т. е. меньше $\frac{1}{2}$ мм.

Каналы третьего и четвертого типов обнаружены в крупных устрицах туркестанского яруса (*Fatina*), причем они особенно характерны для раковин из верхнетуркестанских глин.

Пятый тип каналов — это протяженные, иногда пересекающие всю раковину устриц, в различной степени изогнутые, часто петлевидные норы-каналы, достигающие значительного диаметра (до 10 мм в узких местах) (рис. 59). Местами эти норы могут сильно расширяться, по-видимому, благодаря тому, что животное в таких местах перемещало вершину дуги по примеру червя *Polydora*. Норам пятого типа свойственны очень большой диаметр, отсутствие параллельных ветвей у норы и, в связи с этим, расположение ее концов на различных расстояниях, иногда значительно удаленных один от другого. Такие крупные норы встречаются в раковинах устриц единично. Они наблюдались неоднократно в раковинах *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom. в отложениях рихтанского яруса.

Имеется существенная разница между пятью типами каналов, на которых мы сейчас остановились, каналами сверлящих губок, сверлящих червей полидор и норами литофаг, с одной стороны, и каналами, напоминающими результат деятельности хищных моллюсков — натик (стр. 90), — с другой. Каналы и норы первой группы принадлежат животным, жившим в раковинах устриц и извлекавшим из них ту или иную пользу. В то же самое время для животных, производивших каналы, напоминающие деятельность натик, раковина служила помехой: ее надо было просверлить для того, чтобы иметь возможность проникнуть в мягкое тело моллюска.

Мы сочли необходимым остановиться на описанных следах жизни и дать их изображения по двум причинам: нам хотелось дать возможно более полную картину населения Ферганского палеогенового залива, а также обратить внимание других исследователей на эти пока еще загадочные,

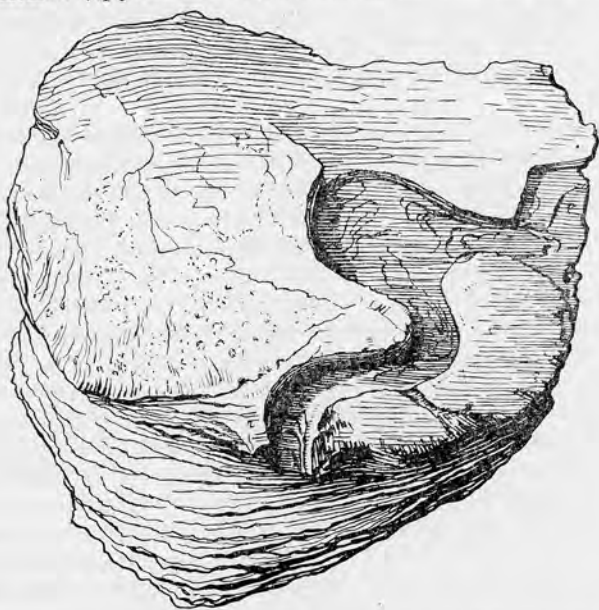


Рис. 59. Длинный и широкий изогнутый канал в раковине *Ostrea* (*Platygona*) *asiatica* Rom., в одном месте сильно расширенный.
Р. Исфара около Ханабада, риштанский ярус, $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№736—83)

проблематические образования, чтобы быстрее распознать их систематическую принадлежность. В этой связи полезно вспомнить очень рациональное предложение, сделанное К. Г. Войновским-Кригер (1945)—организовывать с указанными целями сборы и выставки различных проблематик.

К последним относятся в ферганском палеогене также небольшие (до 5 мм) «телесные» окаменелости седловидной формы. Они состоят из кальцита; их природу выяснить не удалось. Они встречены в породах риштанского и ханабадского ярусов и их находки упоминались нами при описании разрезов по р. Исфаре и в Риштане (см. кн. 1, стр. 47, 59 и др.).

5. ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ. ОСТАТКИ НАЗЕМНОЙ ФЛОРЫ И ФАУНЫ

О растительности Ферганского палеогенового залива имеются следующие данные. В. П. Маслов (1956 а, 1960) описал отсюда, по сборам нашим и других лиц, водоросли, принадлежащие к различным группам. Все они происходят из отложений Северной Ферганы и оказались новыми формами; раньше остатки водорослей отсюда были неизвестны.

Из мелководных отложений сузакского яруса (Szk₂) определена сифоноидная водоросль *Terquemella minima* Masl. В сходных фациях она же обнаружена в значительном количестве в алайском ярусе (Al₁), откуда была определена также другая сифонниковая водоросль — *Acicularia alaiica* Masl. (см. кн. 1, стр. 161, тип 66). Другие виды этого рода, *A. ferganensis* Masl. и ее разновидность — *A. ferganensis* Masl. var. *turkestanica* Masl., а также *A. irregularis* Masl. и *A. fertilis* Masl. были описаны из мелководных отложений горизонта *m* туркестанского яруса (см. кн. 1, стр. 201, тип 21). Кроме того, из сузакского яруса В. П. Масловым

описана породообразующая дробянковая водоросль *Microcodium sepimentiforme* Masl. (найдена нами в Танге: см. кн. 1, стр. 163, тип 6в), а из алайского яруса (Al_2) в Северной Фергане (Ак-Сай) — б а г р я н а я водоросль *Archaeolithothamnium ferganense* Masl. Последняя селилась в литоральной зоне, где образовывала корки на гальках изверженных пород (см. кн. 1, стр. 146, тип 1). *Microcodium sepimentiforme* Masl., по мнению В. П. Маслова, также селился преимущественно на самых малых глубинах, от 0 до 20 м.

Приведенным списком не исчерпывается состав водорослей, населявших прибрежные воды Ферганского залива в различные моменты его существования, так как многие строматолитовые образования, предположительно отнесенные В. П. Масловым к синезеленым водорослям, плохо сохранились и остались неопределенными. Остатки их составляют известняки, описанные как типы 6 и 24 (см. кн. 1, стр. 163 и 204).

К сказанному выше необходимо добавить, что в шлифах на обломках иглокожих и раковинах миллиолит обнаружены микроскопические следы деятельности сверлящих водорослей (см. кн. 1, табл. XV, фиг. 1). И, наконец, из мощного (8—9 м) слоя опоки сузакского возраста, встреченного в районе Кансая в Северо-Западной Фергане, А. П. Жузе были определены многочисленные д и а т о м о в ы е водоросли (Тесленко, 1949) из родов *Melosira*, *Stephanopyxis*, *Coscinodiscus*, *Triceratium*, *Trinacria*, *Pterotheca* и *Opephora*. Обнаружена также *Dictyocha* из *Silicoflagellata* (ж г у т и к о в ы е). Все перечисленные остатки водорослей были встречены в морских отложениях ферганского палеогена. Наоборот, из красноцветных дельтовых отложений на севере Ферганской депрессии В. П. Масловым были определены, по сборам И. М. Архангельской, остатки х а р о в ы х водорослей.

Говоря о водной растительности Ферганского залива, необходимо кратко остановиться на вопросе о морской траве, так как одно из представлений об образовании из нее нефти — представление К. П. Калицкого — возникло на почве изучения им нефтепроявлений в ферганском палеогене.

Мысль о зарослях морской травы как о возможном исходном материале для нефти К. П. Калицкий высказал уже давно (1921, 1924); затем он ее разработал в интересной серии работ (1936а — 1940). Завершающее изложение взглядов К. П. Калицкого по вопросу происхождения нефти мы находим в его работе 1944 г.

Взгляды К. П. Калицкого на происхождение нефти, подвергшиеся критике со стороны геологов-нефтяников, имеют сейчас главным образом историческое значение. Для нас же они представляют тот интерес, что этот исследователь развивал свою теорию, став на путь экологических умозаключений, и применил остатки ископаемых животных как показатели (биоценозы-индикаторы) мест накопления органики.

Остатков морской травы К. П. Калицкий в ферганском палеогене не обнаружил, но те породы, в которых здесь встречается нефть, он счел возможным признать за осадки морского дна, на которых произрастала морская трава. С другой стороны, по аналогии с распространением различных биоценозов дна на мелководных участках современных морей, К. П. Калицкий считал возможным рассматривать ферганские устричники как показатели расположения зарослей морской травы по соседству с ними.

Нами в Фергане было подробно изучено значительно большее число разрезов, чем это было сделано К. П. Калицким, однако нам также не удалось обнаружить ископаемых остатков зостеры¹. Это обстоятельство, конечно, не может служить доказательством отсутствия морской травы в Ферганском заливе. Детальное изучение пород и устричников показало, что в прибрежной полосе залива с развитыми здесь почти исключительно рыхлыми осадками было много мест, благоприятных для произра-

стания этих растений. Широкое же развитие устричников, в том числе таких, которые не подвергались сильному перемыву, свидетельствует о том, что площади с морской травой могли располагаться на алевроитовом или близком по составу дне по соседству с такими устричниками. Солевые условия Ферганского залива также были подходящими для zostеры, так как эта трава переносит большие колебания солености и сейчас образует заросли в Черном, Каспийском, Азовском, Аральском морях и даже в Сиваше.

Однако все это одни лишь предположения, без вещественных доказательств. В связи с этим мы обратились к другой фауне Ферганского залива в поисках таких форм, которые могли бы служить указанием на принадлежность их к биоценозу морской травы.

В этот биоценоз в североевропейских морях входят мелкие растительные гастроподы — *Rissoa*, *Cerithium*, *Hydrobia*, *Trochus*, *Lacuna*, некоторые виды *Littorina*, питающиеся также растительным детритусом (Blegvad, 1914). Эти роды, в своей жизни тесно связанные с морской травой, отсутствуют в ферганском палеогене. Из ферганских гастропод в рассматриваемом разрезе могут привлечь внимание только *Turritella* и *Eulima*, массами встречающиеся на некоторых уровнях алайского и туркестанского ярусов. Однако сведения, имеющиеся об образе жизни и питании ныне живущих *Turritella* — если вообще данные о современных *Turritella communis* (Yonge, 1946) и *T. terebra* (Blegvad, 1914) позволяют распространять на ферганские виды — говорят о том, что они являются илоядными (детритоядными) формами. То, что известно об экологии современных представителей рода *Eulima*, также не говорит о том, что их остатки можно рассматривать как указатели биоценоза морской травы (см. стр. 158).

При обсуждении вопроса о присутствии в Ферганском заливе зарослей zostеры, интерес представляет также указание Мак-Джинти (MacGinitie, 1935). Этот автор указывает, что рак *Callinassa* питается растительным детритом, поставщиком же последнего является *Zostera*, притом она не только поставляет животным растительную пищу, но ее заросли задерживают также детрит, несомый водой. Мак-Джинти пишет, что около мест произрастания *Zostera* им наблюдалось наибольшее богатство и разнообразие жизни. Поэтому не исключена возможность, что богатство каллианасс в прибрежной зоне Ферганского залива почти во все время его существования было связано с обильным произрастанием здесь zostеры. Таким образом, эти ракообразные, быть может, являются индикаторами зарослей морской травы в Ферганском заливе.

* * *

Остатки наземных растений и животных в ферганском морском палеогене очень бедны.

Макроскопические остатки, вероятно наземных растений, нам удалось найти в немногих точках: Сулюкте (западный разрез), Сурхи и Чангырташе. Эти растительные остатки приурочены к одному и тому же ярусу — сузакскому. Остатки заключены в глину и представляют собой обрывки растительной ткани. В Сулюкте были также найдены угольки. Помимо того, небольшие остатки заведомо наземных растений, а именно хвойных и покрытосеменных (по определению А. Н. Криштофовича) были найдены в глинах исфаринского яруса, обнаженных восточнее поселка Шураб. Эти находки, наряду с обильными остатками разнообразной флоры в туркестанском ярусе Бадхыза (Южная Туркмения), наводят на мысль

¹ То, что морская трава может сохраняться в ископаемом состоянии, показываются хранящиеся в музее Института геологии Академии наук УССР находки *Cystosira pertschi* Sternb. (определения Н. В. Пименовой), сделанные в сарматском мергеле Амвросиевки.

о том, что захоронение наземной растительности в морских осадках отвечает тем отрезкам времени, когда климат становился несколько более влажным. По-видимому, это происходило в трансгрессивные этапы развития палеогенового бассейна.

Из наземных позвоночных очень интересная находка была сделана в разрезе палеогена в Андараке, в Юго-Западной Фергане. Здесь залегает слой конгломерата, образованного в основном гальками палеозойских известняков (см. кн. 1, стр. 89, рис. 20, Г). В этом слое, представляющем прибрежные морские образования сузакского возраста, была обнаружена кость, которая была изучена А. А. Гуревым (1949) и определена как фрагмент голени птицы из семейства журавлиных (Gruiformes). Птица получила новое родовое и видовое название *Eobalearica tugarinovi* Gur. Она ближе всего стоит к павлиньему журавлю, являющемуся в настоящее время эндемиком Африки.

Эта находка указывает на сходство раннетретичной фауны птиц Средней Азии с африканской фауной; вместе с тем она является находкой наиболее древней птицы, известной на территории СССР.

Местонахождения Шураб и Андарак заслуживают того, чтобы в них произвести специальные поиски остатков наземных растений и позвоночных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги изложенному, отметим, что среди населения Ферганского залива палеогенового моря отсутствовал ряд групп (нуммулиты, брахиоподы, головоногие), распространенных в южных морях Европы, Северной Африки и Юго-Западной Азии, и очень бедно были представлены другие обитатели полносоленых морей (иглокожие, кораллы, радиолярии и планктонные фораминиферы). Большое распространение имели устрицы и другие двусторчатые и брюхоногие моллюски, остракоды, среднехвостые роющие раки и мелкие бентонные фораминиферы; все эти животные были представлены большим числом особей, но немногими родами и видами (преимущественно местными или имевшими большое вертикальное распространение).

Донные сообщества организмов, населявших Ферганский залив, редко состояли из большого числа видов; обычно в них преобладали немногие виды или даже один вид. Например, в некоторых комплексах фораминифер, как установила Н. К. Быкова, представители одного вида составляют 90—100% (комплекс *Trochammina*, комплекс *Recurvoides*, комплекс *Cibicides* и др.). Не менее ярко это проявляется и в устричных сообществах, где резко доминирует один вид устриц, а также в сообществах других моллюсков (сообщество *Potamides ossipowae*, сообщество *Unio*, сообщество *Eulima* — *Meretrix tshangirtaschensis* и др.).

Как известно, такие особенности свойственны так называемым олигомиктным биоценозам, имеющим обедненный состав вследствие обитания в относительно неблагоприятных условиях, при которых могли существовать лишь немногие формы (Зенкевич, 1951а). Наоборот, комплексы, состоящие из большого числа видов и приближающиеся по характеру к полимиктным биоценозам, свойственным экологически оптимальным условиям открытых морей, в Ферганском заливе существовали очень редко. К ним мы можем отнести, например, сообщество *Cardita* — *Cucullaea* и сообщество *Pectunculus* раннесузакского времени; менее близки к этому типу сообщество *Tellina* — *Leda* и сообщество *Isocardia* — *Cypripina* исфаринского века.

При анализе состава сообществ моллюсков, обитавших в Ферганском заливе, обращает на себя внимание также и то, что представители тех родов, которые в современных морях обитают в условиях хорошей солености (*Pectunculus*, *Limopsis*, *Leda*, *Crassatella*, *Pholadomya*, *Cultellus* и др.), редко

образуют отдельные сообщества и (за исключением сообществ *Pectunculus* и *Leda*—*Nucula*) мало распространены; кроме того, по-видимому, эти роды были менее разнообразно представлены в видовом отношении, чем, например, *Meretrix*, которые способны были выносить некоторое понижение солености. Представители рода *Meretrix* пользовались большим распространением — они почти во все время существования Ферганского залива образовывали сообщества, то вместе с представителями *Cardita*, то самостоятельно.

Проведенное изучение позволяет в ряде случаев выявить различное отношение видов одного рода к определенному фактору среды. Так, например, было установлено, что *Meretrix tschangirtaschensis* выносил значительно большее понижение солености, чем другие представители этого рода. То же мы констатировали и для *Tellina surchinensis*, обитавшей в туркестанском веке, которая, в противоположность другим представителям *Tellina*, входившим в сообщество *Tellina*—*Leda*, могла существовать при значительном понижении солености вод залива. В двух рассмотренных примерах подтверждением тому, что *Meretrix tschangirtaschensis* и *Tellina surchinensis* обитали в условиях, сильно уклоняющихся от нормальных для Ферганского залива, служит структура сообществ: *Meretrix tschangirtaschensis* в алайском веке входит в двухкомпонентное сообщество, а в середине туркестанского века это сообщество становится почти однокомпонентным. *Tellina surchinensis* также образует олигомикстное сообщество, тогда как другие виды *Tellina* входят в многокомпонентное сообщество *Tellina*—*Leda* (см. сообщества туркестанского века). Сходное отношение к солености и структуре сообщества отмечается также у *Cardita* ex gr. *pectuncularis* и *Cardita astieri*, но они почти всегда существовали одновременно.

Анализируя данные Н. К. Быковой (1959), можно отметить у фораминифер разное отношение видов одного рода к солености. Так, например, *Rotalia alaiica*, по-видимому, хуже переносила понижение солености, чем два другие вида этого рода — *Rotalia heckeri* и *Rotalia iljini*.

Более подробно отношение организмов к солености и другим факторам среды рассмотрено ниже, в главе 2.

При сравнении донных комплексов, существовавших в Ферганском заливе в разные моменты палеогеновой эпохи, видно, что существует определенная зависимость и связь между числом сообществ и числом компонентов в сообществах. А именно, возрастание числа видов в сообществе, как правило, отмечается для тех интервалов времени, когда и разнообразие сообществ относительно велико. Так, например, наиболее многокомпонентны сообщества моллюсков раннесузакского и раннетуркестанского времени, для каждого из которых описано максимальное число сообществ — семь, тогда как для среднетуркестанского времени, когда, как мы знаем, соленость водоема заметно отклонялась от нормальной морской, обнаружено только четыре сообщества, причем одно (*Eulima*—*Meretrix tschangirtaschensis*) из них по распространенности резко преобладает (табл. 5, стр. 160).

Получается, таким образом, что наибольшее число сообществ и наиболее многокомпонентные сообщества характерны для тех моментов, когда Ферганский залив наиболее хорошо сообщался с другими частями огромного палеогенового моря (трансгрессивные этапы, см. часть III).

В исфаринский век Ферганский залив также хорошо сообщался с открытым морем и в нем большое распространение получили формы, существовавшие в Приаралье и других частях открытого бассейна. Но число сообществ, описанных для этого века, невелико (4), что, однако, в значительной мере следует относить за счет неблагоприятных диагенетических условий и значительного растворения остатков организмов с известковыми раковинами.

Как указывалось выше, в осадках раннесузакского времени и исфаринского века были найдены остатки наземной растительности. Если припомнить, что обильные остатки флоры в Бадхызе приурочены к туркестанскому веку, то напрашивается вывод о том, что появление захороненных растительных остатков было связано с некоторым увлажнением климата, которое происходило в трансгрессивные этапы, общие, по-видимому, всему палеогеновому бассейну.

Однако следует отметить, что даже в эти трансгрессивные этапы население Ферганского залива значительно отличалось от такового более открытых частей палеогенового моря. В части III (глава 1) мы приводим данные о сузакской фауне Таджикского бассейна, где существовали брахиоподы, морские лилии, одиночные кораллы, отсутствовавшие в это время в Ферганском заливе. Для туркестанского века можно провести сравнение населения Ферганского залива с бентосом, обитавшим в районе Кушки (Коробков, 1950б; Василевская, 1949). Здесь обнаружены представители следующих родов, обитавших и в Ферганском заливе: из двустворчатых моллюсков — *Fatina*, *Cardium*, *Corbula*, *Crassatella*, *Leda*, *Meretrix*, *Modiolus* и *Panopaea*; из брюхоногих — *Calyptraea*, *Turritella* и *Pyrula*. Кроме того, здесь найдены *Pectunculus*, *Pinna*, *Pholadomya*, *Thracia*, *Natica*, *Terebellum*, *Tornatella* и *Xenophora*, которые в Ферганском заливе не обнаружены. Особо следует отметить присутствие здесь крупных фораминифер — нуммулитов, дискоциклин, а также наутилусов (Солун, 1958).

Наличие этих групп и многочисленность остатков *Pectunculus* определенно указывают на то, что в районе Кушки в туркестанском веке находилось полносоленое море. И. А. Коробков (1950б), рассматривая родовой состав найденных здесь двустворчатых и брюхоногих моллюсков, указывает, что большинство типичных представителей этих родов в настоящее время обитает в прибрежных теплых субтропических бассейнах (Тихий и Индийский океаны, Средиземное море).

И. А. Коробков (1950б) отмечает, что изученная им коллекция не отражает полноты всего комплекса фауны моллюсков; по-видимому, это замечание может быть отнесено и к другим группам фауны. Но даже и при этом ограничении мы должны признать, что в условиях Ферганского залива такого разнообразия группового состава фауны не отмечалось за все время существования бассейна.

Весьма интересно, что в районе Кушки в туркестанский век существовали характерные ферганские устрицы *Fatina esterházyi* (Páv.) и *F. böhmii* Vial., но здесь они не образовывали таких крупных поселений, как в Ферганском заливе. Это объясняется тем, что для процветания устричников наиболее благоприятны были воды с несколько пониженной соленостью, в которых не могли жить многие враги устриц (морские звезды, некоторые хищные брюхоногие моллюски, мидии, крабы и др.). При значительном понижении или повышении солености устрицы существовать не могли.

В устричные биоценозы входили также животные, нуждавшиеся в твердом субстрате и подвижной воде — прираставшие формы (различные черви-трубкожилы, мшанки, баланусы и др.), моллюски-камнеточцы, сверлящие губки и сверлящие черви. В раковинах устриц обнаружены еще норы различных животных, систематическая принадлежность которых неясна.

Из низших ракообразных в Ферганском заливе были очень обильны остракоды. Усоногие раки (баланусы) появлялись в Ферганском заливе только дважды, во время его хорошего сообщения с открытым морем. Некоторые высшие ракообразные (среднехвостые раки) составляли одну из основных групп населения Ферганского залива.

Кроме того, было установлено, что во многих ярусах палеогена, а также в мелу Ферганы присутствуют норы каких-то роющих животных, иног-

да встречающихся массами. Изучение этих нор и их сравнение с норами современных роющих морских беспозвоночных привело к заключению, что это норы *Callianassa*; значительно реже встречаются норы раков, выстланные комочками (*Ophiomorpha*) и спирально винтообразные (*Xenohelix*). Изучение условий захоронения остатков высших ракообразных и фацальной приуроченности их нор показало, что палеогеновые *Callianassa* населяли прибрежную полосу и отмели Ферганского залива. Они достигали массового развития при некотором понижении солености его вод, но при значительном понижении солености численность этих ракообразных сильно сокращалась; в соленых лагунах *Callianassa* не жили. Все эти данные согласуются с тем, что известно об экологии ныне живущих каллианасс.

Крабы, жившие в Ферганском заливе, по сравнению с каллианассами были малочисленны; они жили в заливе тогда, когда соленость вод была наиболее нормальной. Среди крабов обнаружена *Pinnixa*, современные представители которых являются, между прочим, комменсалами раков из сем. *Callinassidae* (живут в их норах); найдены также остатки раков-отшельников.

В рыхлых мелководных отложениях встречаются также другие «следы жизни» (*Corophioides* и др.), большую часть которых, видимо, можно приписать червям.

Из других групп животных, населявших Ферганский залив, иногда, при широком соединении с открытым морем (исфаринский век, начало ханабадского века), большое распространение имели радиолярии.

Довольно многочисленные мшанки были однообразны по родовому и видовому составу. Это, наряду с малочисленностью иглокожих (морские ежи и офиуры) и крайней бедностью шестилучевых кораллов, явилось следствием неблагоприятных условий существования в Ферганском заливе — недостаточной солености его вод. Сравнительно разнообразно были представлены многощетинковые черви (трубкожилы, сверлящие и роющие формы). Остатки рыб (костистые, акулы, скаты) обнаружены в отложениях всех ярусов, но количество их невелико. В одном месте найдены остатки птицы из семейства журавлиных.

Среди остатков водорослей, изученных В. П. Масловым, преобладают сине-зеленые и сифонниковые водоросли, в меньших количествах найдены дробяנקовые, багряные и харовые водоросли (последние в красноцветях дельтового происхождения). Диатомовые водоросли обнаружены только в северо-западной предпроливной части Ферганского бассейна. Остатки морской травы *Zostera* в отложениях ферганского палеогена не обнаружены, но большое распространение раков *Callianassa*, которые в современных бассейнах питаются детритом *Zostera*, позволяет предполагать, что в Ферганском заливе существовали заросли морской травы.

Из изложенного видно, что особенности качественного и количественного состава населения Ферганского залива и характер сообществ определенно указывают на отклонения условий существования от нормальных морских. Рассмотрение того, какие именно факторы угнетающе действовали на фауну, мы дадим в главе 2, сейчас же отметим только, что в водоемах с неблагоприятными условиями существования сильно проявляется изменчивость организмов, что создает большие трудности при изучении их систематики. Устрицы, имевшие большое развитие в Ферганском заливе палеогенового моря, дают пример такой изменчивости. При этом выявляются как изменения эволюционного порядка [развитие ветвей *Ostrea* (*Turkostrea*) — *Fatina* и *Ostrea* (*Turkostrea*) — *Kafirnigania*], так и сильная индивидуальная изменчивость (разные формы *Fatina* и *Amphidonta*).

При изучении устриц алайского и туркестанского ярусов удалось установить, что изменения морфологии раковин в основном были связаны с изменением характера субстрата и, возможно, с возрастом

мутности воды. Первые проявления этих изменений отмечены еще в алайском веке у *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom., обитавших в юго-западной части Ферганского залива, а также местами в Таджикском море. Раковины таких представителей *Turkostrea* вследствие обитания на вязком глинисто-карбонатном дне приобрели большое сходство с *Fatina*. Подобные изменения морфологии раковин вероятно представляют временные изменения типа экологических, не закрепившиеся у потомков, так как выше по разрезу снова большое распространение имеют устрицы с обычной для *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* формой раковины.

Позже, на границе алайского и туркестанского веков, когда повсеместно началось отложение глинистых осадков и изменилась плотность субстрата, произошло изменение формы раковин у всех устриц, чем и определился переход от *Turkostrea* к *Fatina*. Особенности, характеризующие представителей рода *Fatina*, были уже наследственно закреплены. За все время дальнейшего развития в туркестанский век возврат к морфологическим формам типа *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* уже не происходил, хотя карбонатные осадки, подобные отлагавшимся во время расцвета *Turkostrea*, снова получили широкое распространение в середине туркестанского века.

Сходные же с генетической ветвью *Turkostrea* — *Fatina* морфологические изменения обнаружены у другого вида *Turkostrea* — *T. baissunensis* Böhm, который населял в алайский век преимущественно западную и юго-западную части Таджикского палеогенового бассейна: из него возник новый род *Kafirnigania*. Таким образом, одни и те же изменения условий обитания, происходившие в одно и то же время, привели к тому, что разные виды подрода *Turkostrea* претерпели сходные изменения и дали начало двум новым ветвям устриц.

Имеющийся материал показывает, что эти преобразования произошли очень быстро и захватывали всю популяцию первой ветви устриц. Таким образом, мы не наблюдаем появления сперва малочисленных новых форм и постепенное вытеснение ими старых в процессе борьбы за существование. Это позволяет предположить, что отмеченные изменения в устричных ветвях в значительной степени зависели от прямого воздействия менявшихся условий жизни на организм устриц.

Более длительное воздействие тех же факторов среды повлекло за собой в роде *Fatina* большую вспышку изменчивости. Последняя давала предшествующим исследователям (О. С. Вялову и другим) повод к ошибочному установлению излишне большого числа видов и к выделению разновидностей. Поэтому систематика рода *Fatina* должна быть переработана и дана на генетической основе. С такой же точки зрения должны быть пересмотрены устрицы, относимые к *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. представители *Amphidonta*.

Такие же общие, как в генетической ветви *Turkostrea* — *Fatina*, или очень сходные изменения наблюдались в других генетических рядах устричных: у юрских устриц в море Западной Европы, у меловых в Техасе и у палеогеновых в Мексиканском заливе.

Эти описанные другими палеонтологами генетические ряды устриц рассценивались прежде некоторыми из них как примеры предопределенного, ортогенетического развития. В действительности же во всех изученных рядах морфологические изменения раковин были связаны с переходом устриц от прикрепленного образа жизни к свободно лежащему и с дальнейшим наилучшим приспособлением к нему.

Многочисленное возникновение грифей из острей в процессе исторического развития мы можем рассматривать как попытки различных ветвей острей освоить новые экологические ниши — мягкие грунты, на которых не могли обитать прирастающие формы.

Глава 2

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА ФАУНУ ФЕРГАНСКОГО ЗАЛИВА

Большой фактический материал, изложенный в предыдущих главах, и сделанные в них выводы позволяют подойти к вопросу о влиянии различных факторов на фауну Ферганского залива. Рассмотрим под этим углом зрения моллюсков и фораминифер, преобладавших в населении залива.

Общезвестно, что даже при изучении современных животных трудно выявить действие определенного фактора, однако в условиях Ферганского залива, то соединявшегося с открытым морем, то сильно обособлявшегося, действие некоторых факторов, например солёности, проявилось с исключительной яркостью и запечатлелось в осадках и фауне.

Весьма благоприятным для выявления воздействия того или иного фактора на фауну оказалось также и то, что сильные изменения в характере бассейна совершались очень быстро и, что особенно важно, в течение палеогеновой эпохи неоднократно повторялись; следовательно, мы располагаем как бы результатами нескольких опытов, поставленных природой.

СОЛЁНОСТЬ

Начнем разбор с солёности, которая, как это обычно для водоемов, имеющих затрудненное сообщение с открытым морем, почти всегда отклонялась от нормальной морской.

Изменения в составе комплексов фауны и в ареалах их распространения, происходившие при неоднократных изменениях солёности Ферганского залива в течение палеогеновой эпохи, были подробно описаны в предшествующих главах. Все эти данные достаточно наглядно показывают, что солёность была одним из тех факторов, которые определяли своеобразие фауны Ферганского залива и препятствовали расселению форм, мигрировавших из открытого моря.

Остановимся на характеристике последовательных изменений солёности вод Ферганского водоема. В бухарском веке на территории Ферганской депрессии располагалась лагуна, солёность вод которой, судя по интенсивному накоплению гипса и крайней бедности фауны, была очень высока. В сузакском веке солёность обширного залива была уже близка к нормальной морской (по данным Е. В. Ливеровской, 30—32‰); небольшое понижение солёности происходило лишь в приустьевых участках. В конце сузакского века, вследствие отпунурования лагуны, солёность вновь сильно повысилась, что повлекло за собой накопление гипса. В алайском веке Ферганская депрессия была занята морем, солёность которого несколько отклонялась от нормальной (по данным Е. В. Ливеровской,

27—28‰), но в середине позднеалайского времени (Al_2^2), в связи с ухудшением водообмена через Ходжентский и Алайский проливы, сильно проявилось опресняющее действие рек и соленость вод понизилась примерно до 16—10‰. В конце алайского века, когда проливы расширились и углубились, соленость опять начала приближаться к нормальной морской.

Начало туркестанского века (Trk_1) характеризуется дальнейшим нарастанием нисходящих движений, углублением проливов и всего залива. Вследствие этого соленость вод залива (около 30‰) была близка к солености соседних, более открытых частей палеогенового моря, но все же ее не достигала. Сопоставление данных об отношении к солености некоторых моллюсков и фораминифер раннетуркестанского времени наводит на мысль о существовании заметной стратификации вод залива — поверхностный слой был более опреснен, чем глубинный (см. часть IV, глава 1). В середине туркестанского века (Trk_2^1) Ферганский залив снова заметно отделился от открытого моря, что привело к значительному понижению солености вод залива (не выше 20‰). В следующий интервал времени (Trk_2^2) изоляция и обмеление ферганского водоема прогрессировали и большая часть его превратилась в выпаривающуюся гипсосадочную лагуну. Затем началось углубление залива и проливов, и соленость снизилась (Trk_2^3); в конце туркестанского века (Trk_3), в стадию существования открытого залива, она вновь приблизилась к солености открытого моря.

В начале риштанского века (Rst_1) ферганский водоем сильно сократился в размерах и соленость снова заметно уклонилась от нормальной, однако она не понижалась до такой степени, как в середине позднеалайского времени и середине туркестанского века. В позднериштанское время, в связи с новым углублением и расширением площади залива, соленость приблизилась к нормальной морской. Сходные солевые условия существовали в исфаринский век и в раннеханабадское время. Во второй половине ханабадского века произошло некоторое понижение солености; менее заметно оно проявилось в первой половине сумсарского века, а затем, в связи с сокращением размеров залива и прогрессирующим затруднением водообмена с другими частями палеогенового моря, соленость снова отклонилась от нормальной: в одних участках залива она сильно понизилась, в других, возможно, уклонилась в сторону повышения.

Следует отметить, что представление о значительном понижении солености Ферганского залива в некоторые интервалы палеогеновой эпохи вызывало сомнения у ряда исследователей, которые полагали, что Ферганский залив был нормально-соленым водоемом, а временами превращался в соленую лагуну. Нахождение многочисленных *Unio* в отложениях середины позднеалайского времени убедило многих геологов, ранее не признававших значительного понижения солености. Но в горизонте *m* (Trk_2^1) *Unio* тогда найдены не были, и сомнения относительно условий образования отложений этого горизонта продолжали существовать.

А. И. Осипова имела возможность еще раз побывать в Фергане; собрала фауну из разных частей нижнетуркестанских отложений, представленных в основном глинами и устричниками, и проследила изменения, происходящие в ней по мере приближения к горизонту *m*.

Как уже указывалось ранее, все пелециподы, за исключением устриц и пектинид, в глинистых толщах ферганского палеогена представлены ядрами и отпечатками, которых почти не видно в обнаженных слоях, подверженных поверхностному засолению. Поэтому фауна была собрана из канав. Определение ее, выполненное Е. В. Ливеровской, за немногими исключениями, было возможно только до рода, однако и этот материал позволил, как видно из табл. 6 и рис. 60, а, достаточно наглядно выявить изменения в составе фауны моллюсков.

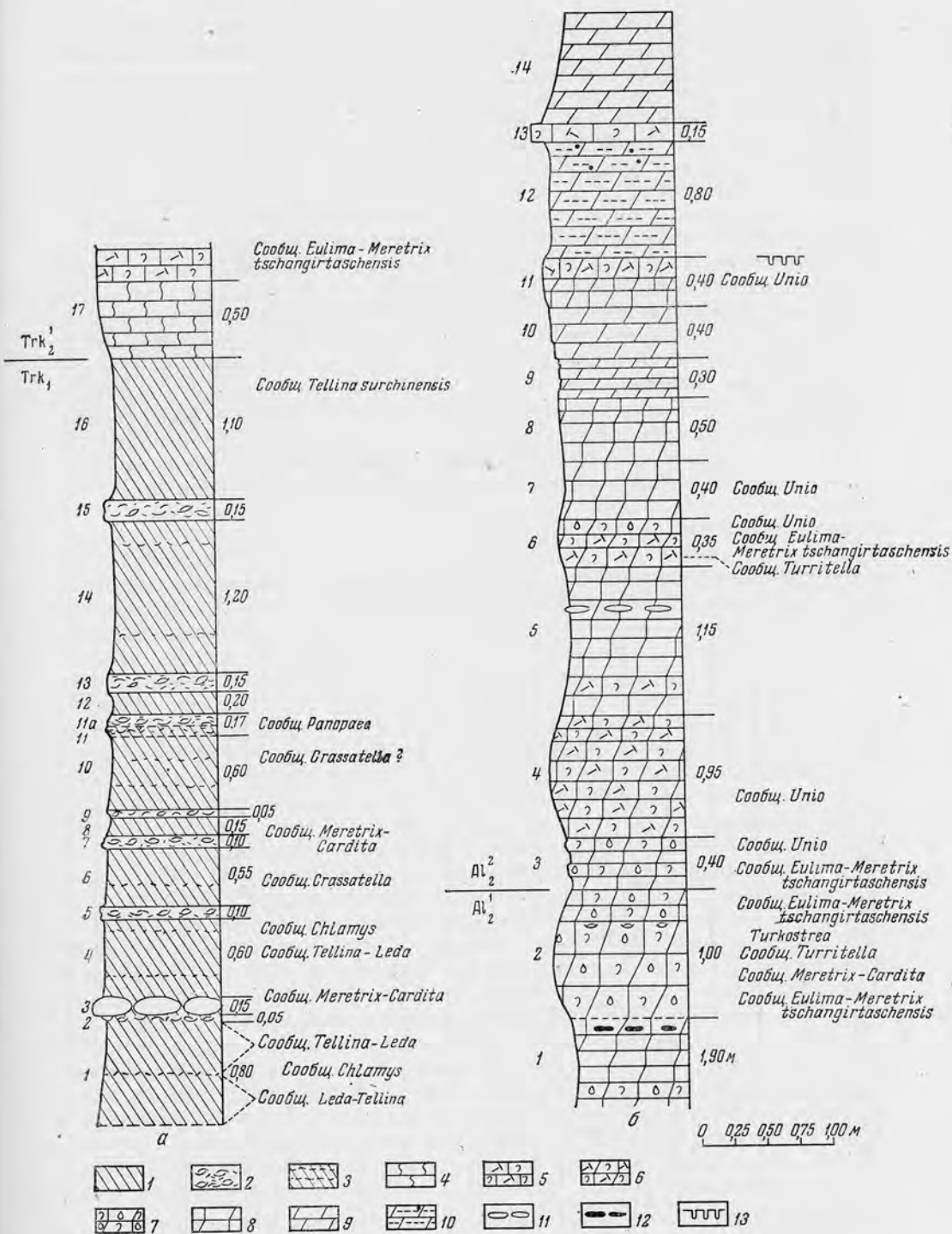


Рис. 60. Смена сообществ двустворчатых и брюхоногих моллюсков в связи с изменениями солености в отложениях раннетуркестанского времени (а) и позднеалайского времени (б). Южная Фергана, Рипшан.

1 — глины; 2 — устричники; 3 — прослой раковинного детрита в глинах; 4 — известковые мергели; 5 — раковинно-детритусовые известняки; 6 — доломитизированные раковинно-детритусовые известняки; 7 — доломитизированные брахиоподные известняки; 8 — доломитизированные тонкозернистые известняки; 9 — доломиты; 10 — алевритовые доломиты; 11 — известковые конкреции; 12 — окремнение; 13 — поверхность с норами моллюсков-каменоточцев

Представление о комплексе моллюсков, существовавших в самом начале туркестанского века, дает слой А, находящийся в основании нижнетуркестанских глин шурабского разреза примерно на 1 м выше кровли алайского яруса. Он включает довольно разнообразных моллюсков, однако таксодонтные формы (*Leda*), указывающие на соленость, близкую к нормальной морской, здесь еще единичны. В вышележащих слоях большое развитие получают устричники; в разделяющих их глинах не удалось собрать определенные остатки фауны. Поэтому в табл. 6 приведены данные, относящиеся уже к верхней части нижнетуркестанской толщи разреза Риштана. Здесь, в слое 1, находящемся в верхней части нижнетуркестанских глин, на 6 м ниже основания горизонта *m*, обнаружено 12 родов моллюсков, из них особенно многочисленны *Leda*, *Chlamys*, *Crassatella*, встречается также и *Nucula*. В следующих слоях (слои 3—4) число родов сокращается до 6, затем (на 3,50—3,0 м ниже основания горизонта *m*)—до 3 и 2. Здесь (слой 8) в глинах, перемежающихся с устричниками, встречается много *Meretrix*, есть *Corbula*, а также, по-видимому, *Crassatella*. Выше (слой 11) обнаруживается много *Panopaea* и редкие *Tellina*. В верхних слоях, подстилающих горизонт *m* и имеющих мощность около 1,60 м, остатки моллюсков вообще чрезвычайно редки; обнаружены только *Tellina* и единичные неопределимые пелециподы типа *Corbula* (слой 16).

Таблица 6

Изменения в составе фауны моллюсков, обитавших в Ферганском заливе в раннетуркестанское время

№ слоя	<i>Leda</i> sp.	<i>Nucula</i> sp.	<i>Crassatella</i> sp.	<i>Cardita</i> sp.	<i>Meretrix</i> sp.	<i>Cardium</i> sp.	<i>Tellina</i> sp.	<i>Tellina surchianensis</i> Liw.	<i>Cultellus</i> sp.	<i>Panopaea</i> sp.	<i>Corbula</i> sp.	<i>Avicula</i> sp.	<i>Chlamys</i> sp.	<i>Fatima</i>	<i>Ostrea kokanensis</i> Sok.	<i>Turritella</i> sp.	<i>T. aff. ferganensis</i> Vial. et Sol.	Общее число родов
16								1			2							2
15					Устричник									М				1
14					Устричник									М				1
13																		
12																		
11a					Устричник									М	+			2
11					+		2			М				+				3
10			1?											+				2
9														М				1
8a					Устричник									+				3
8			2?		2						2		1	+				4
7					Устричник									М		1	3	4
6			11										1	+		3		4
5					Устричник								4	+	+			6
4	3			1			5		2					+				6
3				2	6		3	1	6					+				6
2					Устричник									М				
1	13	2	7	2	1	2	5				1	1	11	+		3		12
A	1		1	1			5		3		2	1		+			7	9

Примечание. В каждой графе указано число определенных экземпляров данного рода или вида; буквой М (много) обозначено массовое нахождение некоторых форм; знак + отмечает присутствие форм, число которых не подсчитано. В слоях 12 и 14 остатки фауны не обнаружены.

Таким образом, налицо отсеивание нормально-морских форм и общее качественное и количественное обеднение моллюсков. Выше, в карбонатных отложениях горизонта *m* (Trk_2^1), широкое развитие имели уже моллюски, приспособленные к обитанию в водах с сильно пониженной соленостью — *Meretrix tschangirtaschensis* и *Eulima*. При дополнительных сборах в 1952 г. в одном пункте (Топчар-Даван, Южная Фергана) удалось обнаружить также и *Unio*, что еще больше увеличивает сходство комплексов моллюсков из горизонтов Al_2^2 и Trk_2^1 .

Если мы проследим распределение комплексов донных форм в описанном разрезе нижнетуркестанских отложений (рис. 60, а), то увидим, что в нижних частях (слои 1, 4) преобладали сообщества *Leda* — *Tellina* и *Tellina* — *Leda*, обитавшие при солености, близкой к нормальной морской, в средней части (слои 6, 8) сообщества *Crassatella* и *Meretrix* — *Cardita*, способные существовать при несколько повышенной солености; в самом верху (слой 16) находится *Tellina surchinensis*, которая могла обитать при значительном понижении солености (см. часть IV, глава 1). Этот ряд завершает сообщество *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis*, обнаруженное в среднетуркестанских отложениях Риштана.

Закономерная смена сообществ двустворчатых и брюхоногих моллюсков в разрезе Риштана характеризует прогрессировавшее понижение солености Ферганского залива в конце раннетуркестанского времени. Мы не могли установить здесь значительных колебаний, отражающих моменты улучшения солености. Возможно, что причиной этого является неполное сохранение остатков моллюсков в глинистых породах. В карбонатных толщах, где сохранность моллюсков лучше и они многочисленны, иногда удается подметить по составу сообществ изменение характера солености, происходившее за время отложения одного литологически сходного слоя. Хорошим примером могут служить верхнеалайские отложения разреза Сары-Ток (Риштанская складка). Здесь, в слое раковинного известняка, мощностью в 1 м, при полевом описании были замечены следующие различия в составе, размерах и морфологии раковин пеллеципод и гастропод. Внизу слоя 2 (рис. 60, б) преобладали остатки мелких форм, в средней части более крупные и разнообразные моллюски, среди которых на одном уровне много раковин устриц *Turkostrea*, а в верхней части слоя — снова мелкораквинные формы, сходные с найденными в основании слоя. Определение фауны, выполненное Е. В. Ливеровской, показало, что в основании слоя сохранились остатки сообщества *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis*, в средней части — сообществ *Meretrix* — *Cardita* и *Turritella*, к которым выше присоединяются *Turkostrea*, а в верху слоя — снова сообщество *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis*.

Располагая ранее выясненными данными об отношении этих сообществ к солености (см. часть IV, глава 1), мы можем заключить, что в начале времени образования слоя 2 соленость этого участка Ферганского залива была сильно пониженной (сообщество *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis*), затем она начала повышаться (сообщество *Meretrix* — *Cardita*) и достигла возможного для позднеалайского времени максимума в момент существования сообщества *Turritella*; затем соленость снова сильно понизилась (сообщество *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis*).

В вышележащем слое (рис. 60, б, слой 3), представленном чередованием мелкогогастроподового известняка и тонкозернистого доломитизированного известняка с многочисленными *Unio*, обнаружены сообщество *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis* и сообщество *Unio*. Остатки *Unio* встречены еще на нескольких уровнях выше по разрезу (рис. 60, б, слои 4, 6, 7, 11, 13), причем в слое 6, мощностью 0,35 м, также удалось установить смену сообществ: внизу сообщество *Turritella*, затем сообщество *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis* и вверху — *Unio*.

Частота нахождения *Unio* в разрезе Сары-Ток, не отмеченная пока ни в одном из других разрезов ферганского палеогена, объясняется тем, что в эту часть залива в середине позднеалайского времени поступали воды реки Палеосох (см. кн. 1, часть III, глава 1). То обстоятельство, что *Unio* являются крайним членом ряда сообществ и всегда отделены сообществом *Eulima* — *Meretrix tschangirtaschensis* от наиболее морского сообщества *Turritella*, свидетельствует о постепенном изменении солености вод на этом участке залива. Временами соленость понижалась до такой степени, что здесь могли существовать поселения *Unio*. Если бы униониды жили в реке и лишь выносились и захоронялись в отложениях залива, то остатки их были бы примешаны к любому сообществу. При дальнейшем изучении местонахождений унионид в ферганском палеогене вероятно удастся найти и такие захоронения.

Добавляя рассмотренный материал к данным, изложенным в предыдущих главах, мы можем подойти к определению отношения к солености различных родов и видов моллюсков.

Выяснение подобных вопросов, как известно, представляет большие трудности, так как для современных форм они изучены далеко недостаточно, — имеющиеся наблюдения не сведены, а простое перенесение данных с ныне живущих на родственные ископаемые формы недопустимо без введения соответствующих поправок.

Поскольку мы имеем дело с отложениями и организмами эпохи, очень близкой к современной, поправки на геологическое время не могут быть велики; значительно важнее те коррективы, которые определялись спецификой условий обитания в данном водоеме. Поэтому решающими для выяснения отношения организма к тому или иному фактору среды мы считали не данные о ныне живущих родственных формах, а морфофункциональный анализ организма и комплекс данных, характеризующих конкретную среду его обитания для каждого момента палеогеновой эпохи (палеогеографическая обстановка, состав комплексов форм, пространственное распределение и др.), а также сравнение с соответствующими данными для других моментов палеогеновой эпохи и для соседних частей палеогенового моря Средней Азии.

После такой проверки выяснилось, что по отношению к солености некоторые из моллюсков, обитавших в Ферганском заливе, были близки к современным представителям этих родов. Так, показателями нормальной морской (или близкой к ней) солености можно считать роды *Pectunculus*, *Leda*, *Nucula*, *Fusus* и *Voluta*, о чем пишет Е. В. Ливеровская (1953). Рассмотрение устриц, обитавших в Ферганском заливе, показало, что они процветали при несколько пониженной солености, как и большинство их современных представителей. Показателями значительного понижения солености, как сейчас; так и в палеогеновую эпоху, являются *Unio* и *Potamides*.

Экологический облик многих других моллюсков был неясен или имеющиеся сведения о современном их распространении явно противоречили данным, характеризующим среду обитания и сообщества форм того или иного момента существования Ферганского залива. Так, например, известно, что моллюски рода *Eulima*, имевшего временами такое широкое распространение в Ферганском заливе, сейчас существуют в Черном море и, следовательно, переносят понижение солености; но *Eulima* обитает также в морях тропической области и в Кельтской провинции (см. часть IV, глава 1). На основании данных, имеющихся по Ферганскому бассейну, мы могли установить, что *Eulima* обитали в водах с сильно пониженной соленостью и, судя по тому, что местами они встречаются вместе с *Unio*, — значительно более низкой, чем соленость Черного моря (18‰)¹.

¹ Очень интересные для нас данные о появлении *Eulima* в фауне готеривского (позднесимбирского) моря в районе Ульяновского Поволжья и об обстановке ее

Приведем другой пример. В Черном море существует род *Cardium*, представители которого часто обитали и обитают в солоноватоводных условиях. Однако то обстоятельство, что *Cardium* в алайском веке селились преимущественно в предпроливной части Ферганского залива и значительно большим распространением пользовались в те моменты палеогеновой эпохи, когда залив был наиболее открытым, заставляет думать, что представители рода *Cardium*, обитавшие в Ферганском заливе, принадлежали к формам, нуждавшимся в солености, близкой к нормальной морской.

К противоположному заключению мы приходим относительно *Diplodonta* aff. *renulata* Desh.: современные представители этого рода живут в морях с нормальной соленостью, но весь комплекс данных, характеризующих условия обитания *Diplodonta* в Ферганском заливе, свидетельствует о том, что этот вид, несомненно, существовал при пониженной солености.

Таким образом, анализ и синтез данных, характеризующих среду обитания, состав комплексов фауны (при учете одновременного существования родов, отношение которых к солености известно), пространственное распределение комплексов и отдельных форм, позволили выяснить отношение к солености многих родов и видов, на которые не могут быть перенесены данные о ныне живущих родственных формах.

В результате обобщения фактического материала можно выделить среди моллюсков, населявших Ферганский залив, следующие группы: 1) моллюски, обитавшие в водах с нормальной морской или близкой к ней соленостью; 2) эвригалинные моллюски, существовавшие в условиях, близких к нормальным морским, но легко переносившие некоторое понижение солености; 3) моллюски, выносившие значительное опреснение; 4) моллюски, выдерживавшие сильное осолонение.

К первой группе относятся *Pectunculus*, *Leda*, *Nucula*, *Voluta*, *Fusus*, *Cyprina*, *Perna*, *Cucullaea*, *Arca*, *Cultellus*, *Avicula*, *Isocardia*, *Cardium* (*Nemocardium*), *Chlamys* и *Natica*. Одновременно с ними в заливе жили немногочисленные иглокожие (морские ежи и офиуры), мшанки, радиолярии и баланусы.

Ко второй группе относятся устрицы (*Turkostrea*, *Fatina*, *Kokanostrea* и др.), *Tellina*, *Panopaea*, *Meretrix*, *Cardita*, *Turritella*. Вместе с ними часто селились серпулы и мшанки.

К формам, выносившим значительное опреснение (третья группа), кроме *Unio* и *Potamides*, следует отнести *Diplodonta* aff. *renulata* Desh., *Eulima* и *Meretrix tschangirtaschensis* Liwer.

Следует отметить, что одновременно с ними большое развитие получали миллиолиды, однообразные по видовому составу, а также немногие

появления сообщает К. А. Кабанов (1959). Эти данные также свидетельствуют о понижении солености моря. К. А. Кабанов пишет (стр. 894): «В основании верхнесимбирских глин мы встречаем еще много аммонитов, принадлежащих к различным видам рода *Simbirskites* и к выделенному из него роду *Craspedodiscus*, белемнитов, в том числе принадлежащих к впервые появившемуся роду *Oxyteuthis*, многочисленных пелеципод, гастропод, дендалиумов и другую фауну. Затем к фауне вод с нормальной соленостью начинают примешиваться и все возрастать количественно представители солоноватоводной фауны. Здесь появляются в массе пелециподы из рода *Corbula* (*Corbula polita* Traut. и *Corbula* sp.) и гастроподы *Eulima* (по данным Н. Т. Зонova — *Eulima* cf. *splendens* Eichw.). «Одновременно начинают наблюдаться признаки «угнетения» фауны, выражающиеся в уменьшении размеров раковин у многих представителей верхнесимбирской фауны. Это явление, например, хорошо выражено в значительном уменьшении раковин гастроподы *Buccinum* (*Buccinum* cf. *incertum* Orb.), большинство экземпляров которой значительно мельче, чем в пластах нижней зоны. То же можно сказать о представителях пелециподы *Lucina* (*Lucina fornicata* Traut.).

Прогрессировавшее, по-видимому, понижение солености привело, наконец, к полному исчезновению многочисленных ранее аммонитов».

виды сифонниковых водорослей — *Acicularia alaica* Masl. и *A. ferganensis* Masl.¹

К четвертой группе относится так называемый капланбекский комплекс моллюсков, распространенный в отложениях соленых лагун бухарского века и изредка встречающийся в фациально сходных отложениях сузакского века. В него входят несколько видов *Corbula* (*Cuneocorbula*) — *C. angulata* Lam., *C. biangulata* Desh. и др.; *Modiola jeremejewi* Rom., *Cerithium zeravshanensis* Vial., *Potamides* (?) *romanovskyi* Vial. и некоторые другие формы. Как указывалось выше (см. часть IV, главу 4), единичные экземпляры одного вида — *C. (Cuneocorbula) biangulata* Desh. — были найдены в отложениях горизонта Al_2^2 , образовавшихся при сильно пониженной солености, причем в одном местонахождении и даже в одном слое с *Unio*. Это заставляет думать, что данный вид, а, возможно, и другие формы капланбекского комплекса, не принадлежали к ультрагалинным формам, а могли существовать при большом диапазоне соленостей³. С этим предположением хорошо увязывается то, что представители родов *Modiola* и *Corbula* (но не те виды, которые входят в капланбекский комплекс) в раннетуркестанское время, исфаринский и ханабадский века существовали в водах нормальной солености, но встречались и в затишных участках прибрежной зоны в непосредственной близости от дельтовых выносов (сузакский век).

Известно, что среди современных животных, обитающих в водоемах с очень высокой соленостью, нередко встречаются формы, способные существовать как в очень соленой, так и в пресной воде. Н. М. Книпович (1938) указывает, что среди этих животных различаются три категории: формы галоксенные, широко распространенные в пресных водах, но в малом количестве иногда встречающиеся и в водоемах с высокой соленостью, формы галофильные, регулярно встречающиеся в таких водоемах, но попадающиеся и в пресноводных, и галобионтные, которые ограничиваются водами с высокой соленостью и распространены в таких водах в массовых количествах. По-видимому, *Cuneocorbula* принадлежали к галофильным формам, а такие роды, как *Potamides* и *Cerithium*, ближе стояли к галоксенным организмам.

В дополнение изложим некоторые данные об отношении к солености фораминифер.

При прослеживании распространения фораминифер в отложениях, отвечающих разным стадиям существования Ферганского бассейна (открытый залив, обособленный залив, временами сильно опресненный, соленая лагуна), выясняется, что бентонные фораминиферы были значительно более чувствительны к изменению солености, чем двустворчатые и брюхоногие моллюски. Так, например, в мергелях нижней части алайского яруса, залегающих над гипсоносными верхнесузакскими отложениями, остатки пелеципод начинают встречаться значительно раньше, чем фораминиферы³; в верхней части нижнетуркестанских глин, в которых, как описывалось выше, можно проследить постепенное обеднение комплекса моллюсков, связанное с прогрессирующим опреснением, фораминиферы исчезают значительно раньше, чем пелециподы, а несколько ниже, где они изредка встречаются, представлены только единичными *Nonion laeve* и

¹ В. П. Маслов (1956б) полагает, что присутствие водорослей из группы ацикулярий является указанием на существование отложений моря с нормальной соленостью. Этому выводу резко противоречат имеющиеся у нас данные по моллюскам и фораминиферам, а также палеогеографические материалы.

² На эту экологическую особенность моллюсков капланбекского комплекса уже обращали внимание Б. А. Петрушевский и Н. С. Зайцев (1936).

³ Н. К. Быкова (1951), отметившая этот факт, предположительно объясняла его более медленным расселением фораминифер.

Elphidium ferganense (см. главу 1). Более тонкая чувствительность фораминифер к изменению солености была отмечена также при описании палеогеографии среднесузакского времени и ханабадского века (см. кн. 1, часть III, главу 1).

Вследствие этой особенности состав комплексов фораминифер, отвечающих даже стадии открытого залива, когда среди моллюсков широкое распространение имели стеногалинные морские формы, был довольно однообразен — преобладали нониониды (*Nonion laeve* и *Elphidium ferganense*), в меньшем количестве присутствовали *Discorbis ferganensis*, местные виды *Rotalia alatica* и *Cibicides*. Немногие представители родов *Bulimina*, *Bolivina*, *Baggina*, *Virgulina*, *Uvigerina*, *Globigerina* и других, распространенные в более открытых частях среднеазиатского палеогенового бассейна, могли существовать преимущественно в предпроливных участках залива; у особей, проникавших во внутреннюю часть залива, раковинки часто были очень мелкие и недоразвиты.

Фораминиферы с песчанистой раковиной, которые временами были широко распространены в Ферганском заливе, существовали при солености, близкой к нормальной морской, хотя известно, что многие современные близко родственные им формы (*Protonina difflugiformis*, *Trochammina inflata*, *Miliammina fusca*, *Haplophragmoides*) переносят значительное опреснение (Фурсенко, 1959).

Среди известных фораминифер наиболее терпимыми к понижению солености были милиолиды (Szk_2 , Al_2 , Trk_2), *Rotalia iljini* и *R. heckeri* (Al_1 , Trk_1). Из нонионид, как показал анализ данных Н. К. Быковой (см. часть IV, главу 1), более чувствительными к понижению солености были *Nonion laeve*: они заметно преобладали над *Elphidium ferganense* в тех комплексах, где присутствовали формы, характерные для открытых бассейнов с нормальной соленостью. Наоборот, в комплексах, характеризующихся преобладанием *Elphidium ferganense* над *Nonion laeve*, среди восторженых членов сообщества присутствуют милиолиды.

Рассмотрим теперь распространение во времени основных родов и некоторых видов моллюсков, населявших Ферганский залив, с учетом их отношения к солености (рис. 61). Разная ширина полос отражает приблизительно количественные соотношения.

Из рисунка видно, что наиболее хорошо приспособленными к солевому режиму Ферганского залива на всем протяжении его существования были эвригалинные роды, которые существовали в условиях, близких к нормальной морской, но выносили и некоторое опреснение. Так, *Cardita*, *Meretrix*, *Turritella* и *Panopaea* проходят от сузакского века до сумсарского; сходно вели себя устрицы, отсутствующие лишь в отложениях исфаринского яруса. Представители нормально-морских родов не характеризуются столь выдержанным распространением; из них наиболее устойчивыми были *Leda* и *Nucula*, которые известны от алайского до ханабадского и сумсарского веков.

В сузакском веке нормально-морские моллюски (*Pectunculus*, *Perna*, *Cucullaea*, *Arca*, *Cyprina* и др.) были довольно разнообразны, но почти все они вымерли в конце этого века, когда произошло значительное обмеление бассейна и образование соленой лагуны. Разнообразные устрицы также не перешли в алайский век. Таким образом, граница между сузакским и алайским ярусами (и соответственно между согдийским и ферганским отделами) отмечена значительными изменениями в качественном составе фауны.

В алайском и туркестанском веках Ферганский залив населяли преимущественно эвригалинные моллюски, а временами, при сильном понижении солености, большое распространение получали моллюски, выносившие значительное опреснение (*Eulima*, *Meretrix tschangirtaschensis*, *Diplodonta* aff. *renulata*, *Unio*). Нормальные морские формы имели несравненно

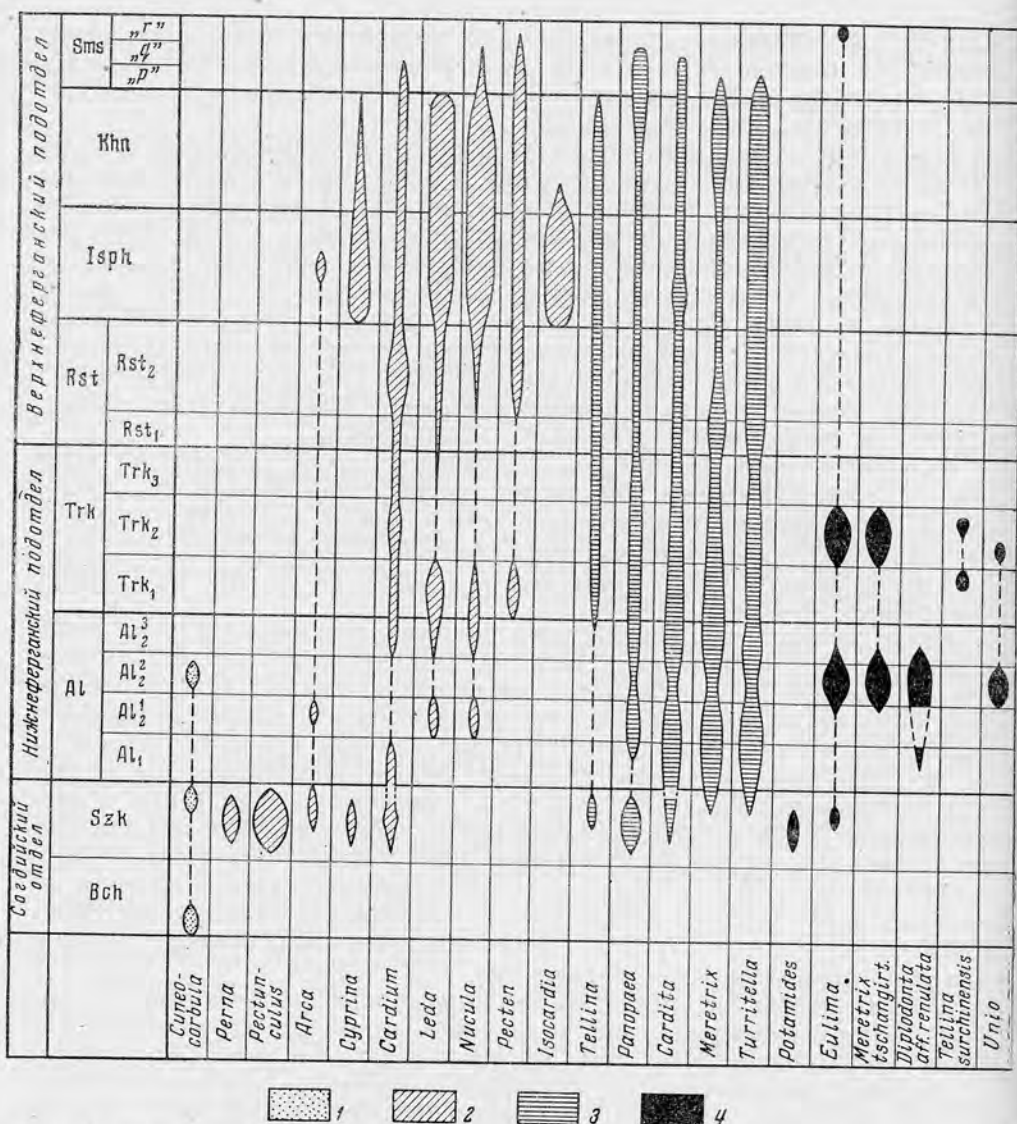


Рис. 61. Схема стратиграфического распространения некоторых родов и видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков ферганского палеогена.

1 — обитатели вод повышенной солености; 2 — обитатели вод нормальной морской солености
3 — эвригалинные формы; 4 — обитатели вод пониженной солености

меньшее развитие, чем в сузакский век, когда соленость была ближе к нормальной морской.

Значительное изменение в составе фауны на границе туркестанского и рихтанского веков связано с сильным обмелением и сокращением размеров залива, происшедшими в это время. Вследствие этого прекратили существование устрицы туркестанского яруса [*Fatina* и *Ostrea (Kokanostrea) kokanensis*]; в начале рихтанского века фауна моллюсков значительно обеднела, но появилась новая маленькая устрица *Liostrea simplex* (Desh.).

Разнообразие фауны и увеличение удельного веса нормально-морских моллюсков отмечается для второй половины рихтанского века, но еще более значительное качественное обогащение произошло в исфаринский век, когда в Ферганском заливе появились новые стеногалинные роды (*Isocardia*, *Cyprina*). Тогда же большое распространение получили *Leda* и

Nucula, а эвригалинные *Cardita* и *Meretrix* отступили на второй план; почти совершенно исчезли устрицы, которые появились только во второй половине ханабадского века [*Ostrea (Cubitoostrea) tianschanensis* Rom.].

На границе ханабадского и сумсарского веков вновь произошло сильное обмеление бассейна (время образования горизонта *p*), в связи с чем исчезли относительно глубоководные фации и их население, а соленость, по-видимому, стала понижаться, почему в самом верхнем горизонте сумсарского яруса опять появились *Eulima*.

На примере *Eulima* хорошо можно проследить изменения ареала распространения моллюсков, в большой степени зависевшие от изменений солености вод залива. В те моменты, когда соленость не отличалась значительно от нормальной морской (Szk_2 , Al_2^1 , Al_2^3), немногочисленные *Eulima*, а также *Meretrix tschangirtaschensis* Liwer. ютились только в тех частях залива, где сказывалось влияние пресных вод, тогда как при сильном понижении солености они занимали очень большие участки дна залива (Al_2^2 , Trk_2^1). Вполне возможно, что обе эти формы обитали в Ферганском заливе в течение всей палеогеновой эпохи, но в таком незначительном количестве, что их трудно обнаружить.

Быстрое расширение ареалов *Eulima* и *Meretrix tschangirtaschensis* близко напоминает описанное Н. И. Андрусовым (1897) расселение солоноватоводных моллюсков (дрейссенсиды, меланопсиды, кардииды) в понтическом бассейне: формы, которые в предшествующий момент, когда бассейн имел более нормальную соленость, «скромно прятались в устьях рек и небольших озерах на берегах моря», быстро распространились в огромном солоноватоводном бассейне.

Но дальнейшие судьбы понтической солоноватоводной фауны и форм, существовавших в Ферганском палеогеновом заливе, были различны. Понтическая фауна начала интенсивно развиваться, чему, как указывает Н. И. Андрусов, благоприятствовали обширность бассейна, его продолжительное существование и разнообразие физических условий, а также то, что при уменьшении солености вымерли, за немногими исключениями, прежние морские обитатели и конкуренция для новых иммигрантов была слабой. Поэтому они могли занять все экологические ниши и, приспосабливаясь к новым условиям жизни, соответственно изменялись. Так, некоторые кардииды стали роющими и приобрели сифоны и зияние; из конгерий, прикреплявшихся биссусом, развились зарывающиеся *Dreissensiomya*; другие конгерии развивались в направлении образования крупных неподвижных форм с толстой раковиной, защищавшей их от врагов и волн.

Подобных изменений у моллюсков, населявших Ферганский бассейн в моменты значительного понижения солености, Е. В. Ливеровская (1953) не отмечает. Мы наблюдали, что в эти моменты оставались незаселенными такие плотные грунты, как фораминиферовые, оолитовые и детритусовые известковые осадки, на которых, например, в середине сузакского века, обитали устрицы и некоторые другие моллюски¹.

По-видимому, понижение солености было относительно кратковременным, и потому моллюски не претерпели заметных изменений и не заселили всех освободившихся биотопов. Как мы уже видели, в условиях Ферганского бассейна более действенным оказался другой фактор — грунт, изменение которого вызвало образование новой ветви устриц.

В заключение отметим, что отклонение солености залива от нормальной морской находило яркое отражение в распределении отдельных форм и их комплексов в пределах залива: в предпроливной части или даже

¹ Не исключена возможность, что детритусовые и фораминиферовые осадки в это время зарастали zostерой, которая в современных морских водоемах борется за площадь с устричниками (Коробков, 1950а, стр. 268) и выносит такое понижение солености, какое для устриц является губительным.

в проливах, связывавших Ферганский залив с открытым морем, селились те организмы, которые нуждались в хорошей солености и были широко распространены в открытом море (например, *Pectunculus* в туркестанском веке, *Cardita lucovichi* Ruch. в позднемиоценовое время, комплекс кзыл-кумских фораминифер в ханабадском веке), а во внутренней части залива были распространены другие роды моллюсков и фораминифер, представленные эндемичными видами или формами, имеющими широкое вертикальное распространение.

Такое распределение фауны по заливу очень сходно с тем, которое наблюдалось в современных опресненных водоемах, например в Балтийском море, где, как установлено гидробиологами, атлантическая фауна, проникающая через проливы, по мере удаления на восток и параллельно с понижением солености претерпевает резкую убыль в числе видов, а также измельчание особей. В центральном же районе Балтийского моря большое количественное распространение имеют немногие наиболее эвригалинные виды (Зенкевич, 1947, 1951б).

Еще более поразительное сходство в распределении фауны выявляется при сравнении Ферганского палеогенового залива с бухтами (bays) современного Мексиканского залива. Сравнительную характеристику населения водоемов мы дадим в заключительном разделе работы, а здесь отметим только, что в этой области, признаваемой «идеальной для выяснения отношения организмов к солености» (Ladd, Hedgpeth a. Post, 1957), существуют все переходы от почти пресных вод бухт, принимающих речные воды, до океанической солености в узких проливах, соединяющих бухты с открытым Мексиканским заливом. Соответственно наблюдаются крупные изменения в фаунистических сообществах, тесно связанных с изменениями солевого градиента.

Эту закономерность в распределении фауны необходимо учитывать геологам и палеонтологам и соответственно обращать серьезное внимание на сборы фауны в предпроливных участках древних бассейнов. На значении изучения фауны в проливах еще 25 лет назад указывал Д. В. Наливкин (1933, стр. 188), однако нам не приходилось встречать работ, в которых рассматривались бы подобные данные.

ГРУНТ И ПОДВИЖНОСТЬ ВОДЫ

При описании типов пород и истории развития бассейна мы много внимания уделили восстановлению состава осадков Ферганского залива и выяснению приуроченности различных представителей бентоса к определенным типам грунтов. Здесь ограничимся краткими обобщениями.

Вследствие небольших размеров залива и сложности рельефа его дна подвижность воды была несомненно много слабее, чем в открытом море. На повышенных участках дна (пороги, подводные гряды), в полосе литорали и в верхней части мелководной зоны подвижность воды была значительной, но и здесь существовали затишные участки. В понижениях рельефа, где отлагались осадки нижней части мелководной и осадки относительно глубоководной зоны, движения воды были слабыми.

Грунты в Ферганском заливе были очень разнообразны и их распределение отражало гидродинамический режим бассейна. У скалистых островов или в зоне большой подвижности воды, где накопление осадков прерывалось, существовали твердые участки дна, образованные обычно известняками. Здесь густо селились немногие формы, приспособленные к существованию в чрезвычайно подвижной воде; из них сохранились моллюски-камнеточцы и устрицы, которые в таких условиях прирастали к камням.

Прибрежные галечники, гравийные и грубозернистые пески, отлагавшиеся в зоне сильного волнения, были населены сравнительно слабо. Здесь селились некоторые водоросли, обрастающие гальки, редкие

толстостворчатые устрицы и роющие формы—многочисленные раки *Calibanassa*, моллюски *Panopaea* и другие. Фораминиферы, по-видимому, избегали участков с такой подвижностью воды.

Густо населены были более мелкозернистые грунты — пески, алевриты и отвечающие им по размерности обломков органогенно-детритусовые осадки верхней части мелководной зоны, где подвижность воды была умеренная. Здесь селилась основная масса устриц, образующих банки, некоторые другие пелециподы с тяжелыми крупными раковинами (*Perna*, *Cyprina*) и гастроподы (*Turritella*), а также мшанки с кустистыми меандрическими колониями, серпулы и редкие для Ферганского залива морские ежи. Из фораминифер были обильны *Cibicides* (устричные биотопы) и *Discorbis* (алевритовые грунты); местами на известковых осадках большое развитие имели миллиолиды. Обилие организмов в мелководной зоне моря приводило к тому, что многие плотные и даже твердые грунты образовывались из скелетных остатков организмов. Так, устричники часто возникали там, где на илистых осадках скопился детрит из раковин других пелеципод и гастропод, баланусов, серпул или ракушек миллиолид, по размерности отвечавших песку. В свою очередь на раковинах устриц, представлявших твердый субстрат, селились другие животные, нуждавшиеся в таком субстрате,— сверлящие организмы (губки, некоторые моллюски и черви), баланусы, инкрустирующие мшанки, черви-трубкожилы (серпулы, спириорбии и др.).

В более тиховодных участках мелководной зоны, где преобладали мягкие алевритово-глинистые и известково-глинистые грунты, массами селились двустворки, в различной степени погружавшиеся в ил (*Meretrix*, *Cardita*, *Cardium*, *Tellina* и др.). Их раковины местами также слагали участки твердого грунта, а жизнедеятельность этих организмов-фильтраторов, как указывалось выше, способствовала накоплению тонкого илистого материала. Среди фораминифер, которые здесь были весьма многочисленны, преобладали *Nonion*, *Elphidium*, местами *Rotalia*, иногда большое распространение имели *Trochammina*, *Glomospira*, *Haplophragmoides*, *Protonina* и другие песчаные формы.

Наиболее тонкие глинистые илы, отлагавшиеся преимущественно в относительно глубоководной зоне залива, где подвижность воды была очень слабой, заселялись моллюсками с тонкостворчатыми и легкими раковинами (*Leda*, *Nucula*, *Cultellus* и др.); только такие формы и могли существовать на этом слабом субстрате. Фораминиферы здесь были сравнительно малочисленны и представлены в основном песчаными формами (*Haplophragmoides*, *Trochammina*, *Textularia*, *Reophax* и др.).

Приуроченность определенных типов бентонных организмов к различным грунтам, прослеживаемая на протяжении всего времени существования Ферганского залива, показывает, насколько велико было значение этого фактора. Но особенно сильно и с редкой наглядностью воздействие этого фактора проявилось в начале раннетуркестанского времени, когда изменение характера донных осадков привело к значительному изменению морфологии устриц и интенсивному формообразованию, охватившему всю популяцию крупных устриц в пределах Ферганского залива и Таджикского моря (см. стр. 108).

ТЕМПЕРАТУРА ВОДЫ, ГАЗОВЫЙ РЕЖИМ И pH

Как указывалось, разнообразные данные о климатической зональности палеогеновой эпохи, составе осадков Ферганского залива и экологических особенностях фауны однозначно свидетельствуют о том, что Ферганский залив находился в зоне сухого и жаркого климата и был тепловодным. Этому заключению противоречит лишь то, что среди фауны Ферганского залива присутствовали и иногда получали значительное рас-

пространение фораминиферы с песчанистой раковиной, которые обычно рассматриваются палеонтологами как обитатели холодных вод. В Ферганском заливе, по данным Н. К. Быковой (1951, 1953б, 1956), холодноводные условия существовали в сузакский век, в позднетуркестанское время и исфаринский век.

При освещении условий существования фораминифер в Ферганском заливе (см. главу 1) мы подробно рассмотрели данные, приводимые Н. К. Быковой, и пришли к выводу, что имеющиеся у нас материалы о зональном и фациальном распространении песчанистых фораминифер, а также экологический характер макробентоса не подтверждают выводов Н. К. Быковой о холодноводности Ферганского залива в некоторые интервалы палеогеновой эпохи. Можно все же предположить, что фораминиферы были более чувствительны к изменениям температуры, чем другие организмы, и имеют особое индикаторное значение. Однако, если мы рассмотрим сущность представлений о холодноводности песчанистых фораминифер, то увидим, что имеющиеся данные допускают совсем другое истолкование.

Известно, что в современных морях фораминиферы с песчанистой раковиной пользуются большим (но не исключительным) распространением в холодных и глубоких водах, которые недосыщены карбонатом кальция и поэтому неблагоприятны для существования бентоса, обладающего известковым скелетом. Поэтому микропалеонтологи, обнаруживая в ископаемом состоянии песчанистых фораминифер, близко родственных ныне живущим, считают их показателями низкой температуры вод бассейна и на этом основании заключают о происходивших климатических изменениях или проникновении холодных течений (Глесснер, 1937; Субботина, 1950; Каптаренко-Чернуосова, 1951, и др.). При этом упускается из виду одно существенное обстоятельство, а именно то, что ненасыщенность холодных вод карбонатом кальция не определяется собственно воздействием низкой температуры, а является следствием высокого содержания в них углекислоты. Как известно, растворимость углекислоты растет с понижением температуры, и в результате этого повышается растворимость карбоната кальция. Но повышенное содержание углекислоты отмечается не только в холодных водах, но и в теплых водоемах, особенно в бухтах и обособленных частях моря, где выделение углекислоты происходит при гниении органических веществ, а местами и при густом заселении дна организмами (Книпович, 1938); необходимо также учитывать возможность поступления углекислоты при подводных извержениях. При подобных условиях придонные воды также будут недосыщены карбонатами, что соответственно отразится и на бентосе.

Таким образом, мы приходим к выводу, что обогащение придонных вод углекислотой, происходящее как под влиянием низкой температуры вод, так и от других причин, имеет следствием сходную реакцию организмов — в таких условиях следует ожидать развития форм, не имеющих известкового скелета или имеющих слабо обызвествленный скелет.

Все эти данные заставляют с большой осторожностью подходить к расшифровке условий обитания донных организмов и внимательно анализировать конкретную фациальную обстановку. Некоторые микропалеонтологи уже встали на этот путь. Например, М. В. Ярцева (1951) сделала попытку подойти к расшифровке условий обитания песчанистых и разнообразных известковых фораминифер киевского яруса на основании наблюдений над распределением диагенетических минералов и при учете экологических особенностей других обитавших там организмов. Автор приходит к выводу, что малочисленные песчанистые фораминиферы существовали при неблагоприятном газовом режиме (обеднение донных слоев кислородом), на что указывает присутствие пирита и обильных растительных остатков в некарбонатных глинах, заклю-

чающих микрофауну. Н. К. Быкова (1953а) также допускает, что некоторые комплексы песчаных фораминифер были связаны с зоной морской раштительности, где при разложении органики выделяется CO_2 , однако большее значение она все же придает понижению температуры вод бассейна.

Анализ распределения комплексов фораминифер по дну Ферганского залива (см. кн. 1, часть III, главу 1) выявил приуроченность песчаных фораминифер к определенному типу осадков — чрезвычайно тонким глинистым илам, бескарбонатным или содержащим доломит. Эти илы представляют или тиховодные осадки мелководной и литоральной зон, или относительно глубоководные отложения, занимающие центральную часть водоема. Все они были обогащены органическим веществом различного генезиса, поступавшим из зоны взмучивания и накапливавшимся на данном участке дна.

В разные века распространение илов этого типа и населявших их комплексов песчаными фораминиферами было различным, но важно то, что одновременно в более мелководных и карбонатных осадках периферической части бассейна всегда существовали комплексы бентонных фораминифер с известковыми раковинами (рис. 3, 4; см. кн. 1, стр. 270; рис. 60), а иногда в окраинной восточной части залива накапливались гипсоносные лагунные осадки (Al_1 , см. кн. 1, стр. 281, рис. 66).

Такие соотношения ясно показывают, что развитие песчаных фораминифер не было связано с понижением температуры вод залива, хотя состав фораминифер (по данным Н. К. Быковой) иногда, например в раннеузакское время, был близок к существующему ныне в субарктических морях (некоторые виды родов *Protonina*, *Reophax*, *Glomospira*, *Ammonia* и др.).

Однако и для этого времени трудно допустить даже проникновение холодных течений, так как они могли быть только глубинными, а залив отделялся от открытого моря порогом. Более вероятным является предположение о том, что самые придонные слои тиховодных частей залива были обогащены углекислотой, выделяющейся из ила при разложении органического вещества, вследствие чего существование фораминифер с известковой раковиной здесь было затруднено, и микробентос состоял преимущественно из форм с песчаной раковиной. По-видимому, фораминиферы не являлись сильными концентраторами элементов, необходимых им для построения скелета, и поэтому особенно сильно зависели от условий местообитания.

О нарушении газового режима в некоторых участках Ферганского залива свидетельствуют также экологические особенности двустворчатых моллюсков, населявших относительно глубоководную зону. Здесь большое развитие имели *Leda*, способные переносить пониженное содержание кислорода, и другие зарывающиеся формы (*Tellina*, *Cultellus*), вообще менее чувствительные к отклонению газового режима.

Песчаные фораминиферы в отложениях ферганского палеогена нередко заключены в слоях, не содержащих остатков моллюсков; частично это связано с диагенетическим растворением раковин макробентоса, но не исключена возможность, что песчаные фораминиферы переносили большее отклонение газового режима, чем двустворчатые моллюски. В пользу этого говорят данные о ныне живущих песчаных фораминиферах *Haplophragmoides* и *Trochammina*, которые могут существовать даже при отсутствии кислорода (Сигаль, 1956).

Предположение о том, что газовый режим Ферганского залива местами уклонялся от нормального, впервые было высказано нами в связи с обсуждением причин почти полного отсутствия бентоса в тонкозернистых доломитовых илах алайского века (Геккер, Осипова и Бельская, 1951). Эта особенность доломитовых илов привлекла внимание потому,

что одновременно в более мелководных участках залива на известковых осадках массами селились гастроподы, пелециподы и миллиолиды. Мы не могли объяснить такое распределение фауны ни физическими свойствами грунта, ни сероводородным заражением вод залива, так как обильная фауна находилась и в более слабых по консистенции илах, а пирит в доломитовых осадках содержался в ничтожных количествах. Данные гидробиологов навели нас на мысль о том, что отсутствие бентоса могло быть следствием повышенного содержания углекислоты, которая оказывает сильное ядовитое действие даже на некоторых животных, стойких по отношению к очень значительному содержанию сероводорода (Книпович, 1938). Установлено также, что обилие углекислоты оказывает глубокое воздействие на процессы обмена и состав крови водных животных (Clarke, 1954).

На примере обитателей глубокой части Карского моря (глубже 100—150 м) Л. А. Зенкевич показал, как действует присутствие углекислоты в придонном слое воды на состав донных сообществ. Здесь, на илистых грунтах, особенно плохо живется моллюскам, раковина которых представляет наружный известковый скелет, не защищенный от растворения в содержащей CO_2 воде. Наоборот, иглокожие, имеющие массивный известковый скелет, покрытый эпидермисом, составляют здесь не менее $\frac{4}{5}$ всего бентоса. Обитанию иглокожих здесь благоприятствует и форма их тела, которая способствует удержанию их на поверхности грунта, тогда как моллюски погружаются в мягкий ил. Все же на этих грунтах «количественно жизнь выражена чрезвычайно слабо и население здесь очень разрежено. Тем более интересно массовое развитие на коричневом иле голотурий, роющихся в грунте. Для них характерно червеобразное, очень легкое, вальковатое тело и почти полная редукция известкового скелета» (Зенкевич, 1951б, стр. 252).

В современных водоемах повышенное содержание углекислоты наблюдается там, где ограничена вертикальная циркуляция и, следовательно, вентилирование глубинных слоев. Этому способствуют опреснение верхних слоев воды, подводные барьеры, наличие котловин и малая глубина проливов, соединяющих залив с открытым морем. Как видно из истории развития (см. кн. 1, часть III), все эти условия, а также обогащение осадков органическим веществом, имелись в Ферганском заливе.

Необходимо отметить, что аккумуляция органического вещества сопровождается не только изменением газового режима, но и развитием огромных масс бактерий, продукты обмена которых токсичны для животных (Родина, 1948) и снижают их численность. Интересные данные о влиянии количества донного органического вещества на некоторых ракообразных Днестровского лимана приводит Ю. М. Марковский (1953, стр. 141, 171). Им обнаружено, что резкое уменьшение видового разнообразия бентонектических ценозов мизид зависит от увеличения количества органики в донных отложениях и степени зарастания водоемов высшей растительностью. Для донного рачка *Pontogammarus maeoticus* Ю. М. Марковский установил сильное сокращение численности вида в зависимости от степени накопления органических веществ.

Сходные данные приводит Бейдер (Bader, 1954), изучавший отношение популяций современных пелеципод залива Мэн (США) к факторам среды. Он выяснил, что наибольшая густота поселений пелеципод свойственна тем осадкам, в которых органическое вещество составляет 1,18—3%. В этих пределах густота поселений пелеципод возрастает с увеличением в осадке содержания органического вещества, которое Бейдер рассматривает как основной источник питания пелеципод и главный лимитирующий фактор. Но при содержании в осадке более 3% органического вещества, густота поселений пелеципод падает. Это объясняется тем, что лимитирующими становятся продукты разложения органического веще-

ства, из которых многие токсичны¹. По данным микробиологов, количество бактерий увеличивается соответственно степени разложения органического вещества, а интенсивная бактериальная деятельность является причиной большого расхода активного кислорода. Следовательно, разложение органического вещества бактериями есть важный экологический фактор, который определяется продукцией токсических веществ (в том числе и углекислоты) и истощением активного кислорода.

В Ферганском заливе действие этого фактора в большой мере проявлялось в котловинах центральной части залива (относительно глубоководная зона, нижняя часть мелководной зоны) и, реже, на затишных участках литорали. Но признаки сероводородного заражения здесь отсутствуют, и это позволяет думать, что отклонений газового режима такого рода в Ферганском заливе не было. В тех частях залива, где подвижность вод была значительной (почти вся литораль, верхняя половина мелководной зоны) и где происходило большое потребление углекислоты растениями, газовый режим был нормальным. Нахождение многочисленных остатков водорослей позволяет предполагать, что местами концентрация водородных ионов здесь могла повышаться до 9—9,2, как это наблюдается сейчас в водорослевых зарослях на мелководье Каспия (Книпович, 1938). Наоборот, в более глубоких и тихих водах Ферганского залива, обогащенных в придонном слое углекислотой, концентрация водородных ионов должна была снижаться примерно до 7.

Зная приуроченность различных организмов к зонам с разной подвижностью воды (см. раздел «Грунт и подвижность воды»), мы можем приблизительно судить о требованиях организмов по отношению к кислороду. При этом необходимо помнить, что зарывающиеся формы обычно являются менее требовательными к содержанию кислорода, чем формы, живущие на этом же участке дна, но на поверхности грунта. Поэтому мы не можем причислять к стенобионтным организмам такие роющие формы, как, например, *Raporaea*, хотя они и населяют грунты, отлагавшиеся в зоне с сильной подвижностью воды.

По отношению к кислороду среди населения Ферганского залива намечаются четыре группировки:

1. Наиболее стенооксифильные организмы — устрицы, *Pectunculus*, *Perna*, пектиниды, *Cyprina*, морские ежи, баланусы, фораминиферы *Cibicides* и *Discorbis*.

2. Менее требовательные к кислороду организмы, населявшие участки с умеренной подвижностью воды — *Meretrix*, *Cardita*, *Cardium*, *Ampullaria* и фораминиферы *Nonion* и *Elphidium*.

3. Организмы, выносившие значительное понижение содержания кислорода, обитавшие в тихих, относительно глубоких водах — *Leda*, *Nucula*, *Cultellus*, *Tellina* и другие.

4. Организмы, существовавшие при малом содержании кислорода и при обогащении придонных вод углекислотой (тихие участки мелководной зоны и литорали, относительно глубоководная зона) — преимущественно песчанистые фораминиферы *Haplophragmoides*, *Trochammina*, *Glomospira*, *Proteonina* и другие.

Таким образом, положение о том, что присутствие бентоса является показателем нормального газового режима придонных вод, нуждается в уточнении. Потребность различных организмов в кислороде неодинакова, и имеется ряд бентонных форм (некоторые простейшие, черви, остракоды, моллюски и др.), существующих в анаэробных условиях (Бранд, 1951). Особенно терпимы к нарушениям газового режима некоторые черви,

¹ Выше (см. кн 1, часть II, главу 4, тип 14), при характеристике глин исфаринского яруса, содержащих до 4,8% органического углерода, указывалось, что крайняя бедность донного населения этих осадков, возможно, связана с вредным воздействием продуктов разложения органического вещества.

живущие в илу; они способны переносить пониженное содержание или отсутствие кислорода и присутствие сероводорода, а также больших количеств углекислоты.

В заключение отметим, что уже давно признано значение углекислоты как фактора, определяющего крупнейшие изменения в развитии жизни на Земле, но данные о влиянии углекислоты, содержащейся в придонных водах, на состав бентоса еще мало учитываются геологами и палеонтологами, хотя указания на это имеются уже в ряде публикаций.

БИОТИЧЕСКИЙ ФАКТОР И ПИЩА

О взаимоотношениях организмов, населявших Ферганский залив, мы можем судить частично по ископаемому материалу (обрастания, норы и т. п.), а главным образом на основании данных об отношениях между близко родственными представителями организмов в современных водоемах (см. стр. 83—88).

Изучение устричников ферганского палеогена дало интересный фактический материал по симбионтам устриц (см. часть IV, главу 1). Здесь найдены такие эпизбионты, как баланусы, аномии, мшанки, серпулы, спирорбисы, агглютинирующие черви типа сабеллярий; отмечены явления инквизитизма, т. е. внедрения в другой организм без извлечения выгоды по линии питания (литофаги в раковинах устриц).

Сравнение состава сожителей устриц из разных ярусов показывает, что в риштанском ярусе они были наиболее разнообразны; кроме того, в риштанский век в заливе большое развитие имели аномии и пектиниды. По данным А. И. Разина (1934), пектиниды являются одними из наиболее важных конкурентов, вытесняющих устриц и отнимающих у них пищу; сходные данные приводит Райт (Wright, 1932) в отношении аномий. Несомненно, что баланусы, обладавшие сильными органами для захвата пищи, тоже конкурировали по этой линии с устрицами.

Интересно отметить, что в риштанском веке устричники были значительно более маломощными, чем устричники туркестанского яруса, где вместе с устрицами селились в основном губки, мшанки и литодомусы, а баланусы, аномии и пектиниды отсутствовали. Такие соотношения наводят на мысль о том, что развитие мощных устричных поселений в риштанский век ограничивалось конкурентами по линии пищи.

Нахождение отверстий каналов на створках мелких раковин *Ostrea* (*Cymbulostrea*) *pygmaea* Vial., а также на створках молодых *Fatina*, показывает, что устрицы подвергались нападению каких-то хищников, возможно *Natica*. Однако распространение *Natica*, как и других хищных брюхоногих (*Murex* и др.) в Ферганском заливе было очень ограничено; отсутствовали и морские звезды, которые в современных морях являются злейшими врагами устриц и других двустворок и гастропод. Неизвестны среди населения Ферганского залива остатки осьминогов и кальмаров, уничтожающих сейчас много двустворчатых и брюхоногих моллюсков. На основании данных о питании современных рыб можно предполагать, что значительную угрозу для пелеципод, гастропод и серпулид, населявших Ферганский залив, представляли рыбы, в особенности скаты, остатки которых обычны в отложениях ферганского палеогена.

Из других врагов двустворчатых и брюхоногих моллюсков Ферганского залива следует отметить червей *Polydora*, которые могли пожирать большое количество их личинок и молоди (Коробков, 1950а). Для наиболее мелководных поселений устриц вредным было соседство с зарослями морской травы и поселениями *Callianassa*: последние при рытье нор выбрасывают песок и ил, погребая икру и молодь устриц, а морская трава при некоторых условиях (например, при ослаблении подвижности воды) может уничтожать устричники, с которыми она конкурирует за площадь (Коробков, 1950а).

При анализе распределения фауны в Ферганском заливе мы обращали внимание на то, что большие устричные поселения не существовали в литоральной зоне, хотя в современных морях это довольно обычное явление. Данные о борьбе зостеры с устрицами за площадь наводят на мысль, что распространение устричников по периферии Ферганского залива ограничивалось зарослями морской травы, занимавшей часть литоральной зоны.

Составить себе представление о питании и пищевых связях преобладающих групп населения Ферганского залива (фораминиферы, двустворчатые моллюски, каллианассиды) мы можем на основании данных о питании современных представителей этих групп. Как известно, многие фораминиферы, живущие в световой зоне или непосредственно ниже ее, используют растительные клетки; поэтому они массами встречаются в зарослях водорослей. Фораминиферы способны также переваривать кусочки животной ткани, но не могут поймать организмы, способные энергично двигаться. Пища фораминифер, живущих ниже световой зоны, восполняется сапрофитными организмами (включая бактерии) и субстратом, на котором они живут. Последний в значительной степени состоит из растительного и животного детрита, образующегося вблизи поверхности моря. На росте и размножении фораминифер заметно отражается влияние циклического распределения планктона, особенно фитопланктона, связанного с сезонными явлениями (Myers, 1941). Это ясно свидетельствует о том, что в питании фораминифер большую роль играет фитопланктон.

Двустворчатые моллюски в основном являются фильтраторами, питающимися мелким детритом и микроорганизмами. Установлено, что отдельные роды и даже виды питаются преимущественно определенным детритом. Так, например, *Unio* потребляют исключительно растительный детрит; одни виды *Cardium* предпочитают фораминифер, другие — разлагающийся растительный детрит, третьи — нитчатые водоросли и т. д. (Коробков, 1950а). Устрицы, как указывалось выше (см. часть IV, главу 1), питаются разнообразным детритом растительного и животного происхождения.

Л. А. Зенкевич (1947) указывает, что очень многие группы морских животных, в том числе двустворчатые моллюски (и наиболее распространенные мидии и устрицы), часть брюхоногих моллюсков, губки, мшанки, низшие ракообразные и другие, питаются преимущественно фитопланктоном, который представляет наиболее легко восстанавливающуюся часть морского населения. Во всех морях продукция планктона превышает продукцию бентоса во много раз, и поэтому планктон представляет собой большую по мощности пищевую базу, нежели бентос.

Из основных обитателей Ферганского залива, по-видимому, только каллианассиды были связаны в своем питании преимущественно с фитобентосом (зостерой), что, как указывалось выше (см. главу 1), подкрепляет предположение К. П. Калицкого о распространении в Ферганском заливе морской травы.

* * *

Давая общую характеристику фауны ферганского палеогена (см. стр. 234), мы отметили три ее особенности: 1) качественную бедность, 2) количественное богатство и 3) преобладание эндемичных форм или форм, имевших большое вертикальное распространение.

Напомним, что качественная бедность ферганской фауны выражалась как в отсутствии некоторых чисто морских организмов, так и в относительно малом числе родов и видов двустворчатых моллюсков и фораминифер — этих двух основных групп фауны, преобладавших среди населения Ферганского залива. Исключение представляли только устрицы, которые

в Ферганском заливе были более разнообразны, чем в некоторых соседних частях палеогенового бассейна, но они были представлены в основном эндемичными видами.

После анализа приведенных выше материалов мы видим, что из всех факторов среды наиболее часто и сильно изменялась соленость вод бассейна и, очевидно, именно этим определялась основная особенность фауны ферганского палеогена — отсутствие некоторых чисто морских групп.

Две другие отличительные черты фауны ферганского палеогена — ее относительно малое разнообразие и преобладание эндемичных форм или форм, имевших широкое вертикальное распространение (и, по-видимому, наиболее эврибионтных), — также явились следствием приспособления к изменчивой солености; но здесь могло сказаться и влияние газового режима, временами несколько отклонявшегося от нормального.

Что касается количественного богатства населения Ферганского залива, то оно может быть понято при знании гидробиологических особенностей современных опресненных частей морей. Известно, что те участки, куда вместе с речной водой поступает большое количество минеральных солей, характеризуются особенно сильным развитием фитопланктона. Например, в Азовском море, которое Дон в избытке снабжает питательными солями, весеннее и летнее цветения фитопланктона достигают такой силы, что вода, как пишет Л. А. Зенкевич (1951а), становится похожей на зеленые щи. Вследствие этого в подобных водоемах имеется колоссальное количество пищи для бентоса (Воробьев, 1949).

Несомненно, что и в Ферганском заливе, где осуществлялись необходимые условия для развития фитопланктона, он был обилен. Именно поэтому, очевидно, там и могло существовать такое огромное количество устриц и других моллюсков, питавшихся (и питающихся теперь) в основном фитопланктоном. Большое развитие устриц объясняется также и тем, что эти теплолюбивые формы, предпочитавшие селиться в воде с пониженной соленостью, находили в мелководном теплом и несколько опресненном Ферганском заливе оптимальные условия по температуре и солености, а также достаточно плотный субстрат для поселений. Большое значение имело и то обстоятельство, что вследствие пониженной солености, в Ферганском заливе не могли существовать морские звезды — главные враги устриц — и другие хищники.

Сочетание всех этих благоприятных условий привело к тому, что Ферганский залив в некоторые моменты палеогеновой эпохи превращался как бы в естественный устричный садок, где при изменении характера субстрата у этих моллюсков иногда происходило интенсивное формообразование.

В заключение отметим, что в условиях Ферганского залива изменение солености, а также и других факторов (грунт, газовый режим), влиявших на развитие, вымирание и обновление фауны, зависело, в конечном итоге, от тектонических движений. Если другие важные факторы (климат, реки), определявшие многие особенности среды обитания и населения Ферганского залива, не претерпели за палеогеновую эпоху заметных изменений, то тектонические движения, непрерывно и быстро развивавшиеся, вызвали значительные изменения условий.

Так, например, развитие восходящих движений в аккумулятивной области приводило к усложнению рельефа дна залива, нарушению водообмена с открытым морем и, следовательно, к изменению солености, ухудшению вертикальной циркуляции и газового режима. Наоборот, при усилении нисходящих движений улучшалась связь через проливы, условия приближались к нормальным морским и состав населения обновлялся за счет проникновения новых форм.

Особенно ярко это явление было выражено в сузакском и исфаринском веках, когда нисходящие движения охватили крупные участки земной

коры, но оно наблюдалось также в раннетуркестанское и позднеириштанское время. С другой стороны, восходящие движения, развивавшиеся в области сноса, вызывали (например, в раннетуркестанское время), усиленное поступление тонкого обломочного материала, что привело к изменению состава донных осадков и, как мы видели, обусловило вспышку формообразования у устриц.

Таким образом, через цепь взаимосвязанных явлений изменение и развитие фауны оказываются зависящими от тектонических движений.

Выяснение отношений древних организмов к факторам среды представляет большой интерес, особенно в тех случаях, когда они оказываются не такими, как у близко родственных ныне живущих форм (см. примеры с *Eulima*, *Diplodonta* и др.). Приводимые выше данные о меловых *Eulima* Поволжья, юрских *Corbis* из США и *Cibicides* из миоцена Подолии (см. стр. 245, 147 и 33) показывают, что на материале, относящемся к другим эпохам и регионам, удастся получить подтверждение выявленных отношений к тому или иному фактору среды. Пока это еще небольшой фактический материал, который должен быть использован для выяснения изменений в экологии организмов.

Глава 3

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НАСЕЛЕНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ЗОН ФЕРГАНСКОГО ЗАЛИВА. ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА НАСЕЛЕНИЯ ВО ВРЕМЕНИ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЯМИ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

На основе данных о фауне и осадках, изложенных в предшествующих главах, можно дать экологическую характеристику населения различных зон моря и выявить те изменения, которые происходили в фауне и флоре в связи с изменениями различных факторов среды. Эти выводы будут иллюстрированы схемами зонального и фациального распределения основных представителей фауны и флоры для некоторых наиболее интересных моментов развития Ферганского залива палеогенового моря (сузакский, алайский, туркестанский, рипшанский, исфаринский и ханабадский века; рис. 62—68).

Рассмотрение начнем с литоральной зоны.

Осадки литоральной зоны отличаются большим разнообразием, что отражает разнообразие условий осадконакопления в прибрежной полосе моря. Здесь встречаются различные обломочные образования, от глыб и галечников до глин, а также известковые осадки, обогащенные грубым терригенным материалом.

Местами в прибрежной полосе можно видеть каменистое дно палеогенового моря, на котором, вследствие сильной подвижности воды, осадки не отлагались. Оно образовано абрадированными палеозойскими известняками, густо исверженными палеогеновыми моллюсками-камнеточцами (литофагами). Кроме них здесь могли селиться только прирастающие устрицы.

Фауны в прибрежной полосе вообще было сравнительно мало; наоборот, известковые водоросли пользовались иногда пышным развитием (багряные, зеленые и сине-зеленые водоросли). Беспозвоночные представлены весьма характерными экологическими типами, приспособленными к подвижной водной среде и изменчивому солевому режиму. Здесь встречаются роющие раки, зарывающиеся двустворчатые моллюски (например, *Raporaea*) и свободнолежащие устрицы с тяжелой устойчивой раковиной.

Опреснение, которое часто имело место в некоторых участках литоральной зоны, способствовало появлению и массовому развитию специфических обитателей приустьевых опресненных участков моря — гастропод *Potamides*, а также устриц, вообще предпочитавших обитать в водах несколько пониженной солености.

Однако здесь существовали и другие моллюски (*Pectunculus*, *Natica*, *Fusus* и др.) — обитатели более нормально-соленых морских вод.

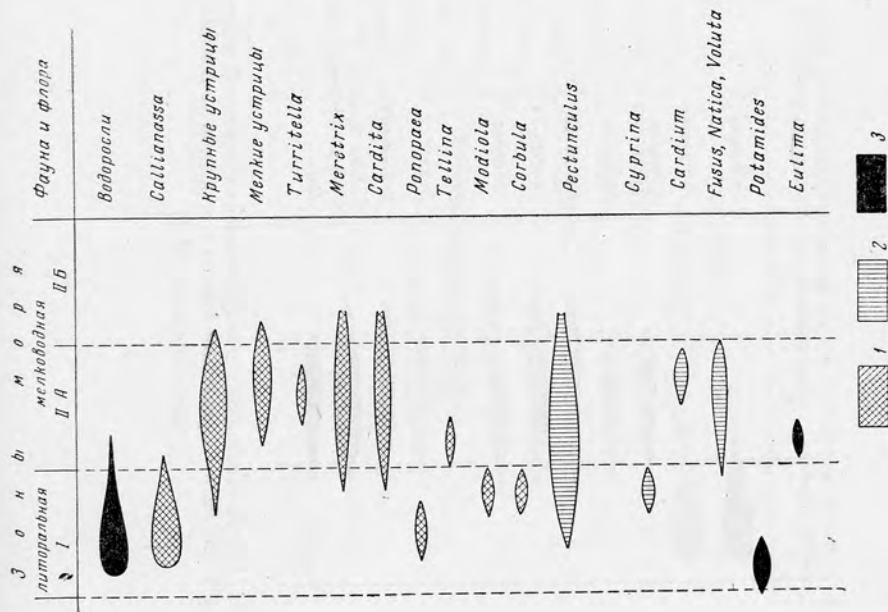


Рис. 62. Схема зонального распределения основной макрофауны и флоры в Ферганском заливе в сазакский век (Szk₁ и Szk₂). 1 — эвригалинные формы; 2 — обитатели вод нормальной морской солености; 3 — обитатели вод пониженной солености (те же обозначения на рис. 63—68)

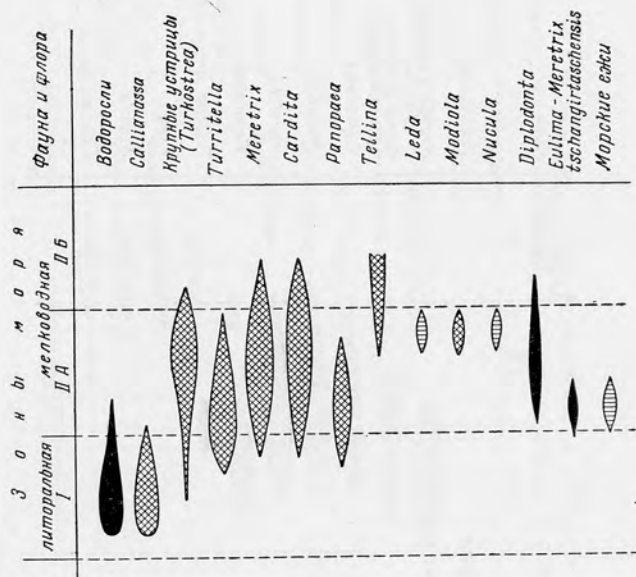


Рис. 63. Схема зонального распределения основной макрофауны и флоры в Ферганском заливе в начале и конце позд-неалайского времени (Al₁ и Al₂)

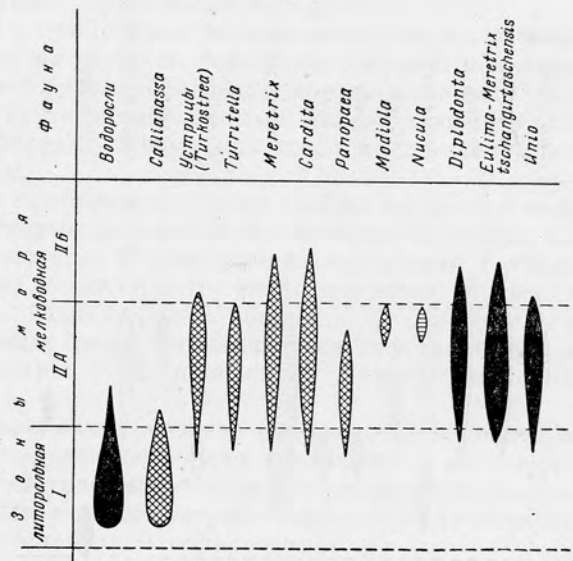


Рис. 64. Схема зонального распространения основной макрофауны и флоры в Ферганском заливе в середине позднеалайского времени (Al_2^2)

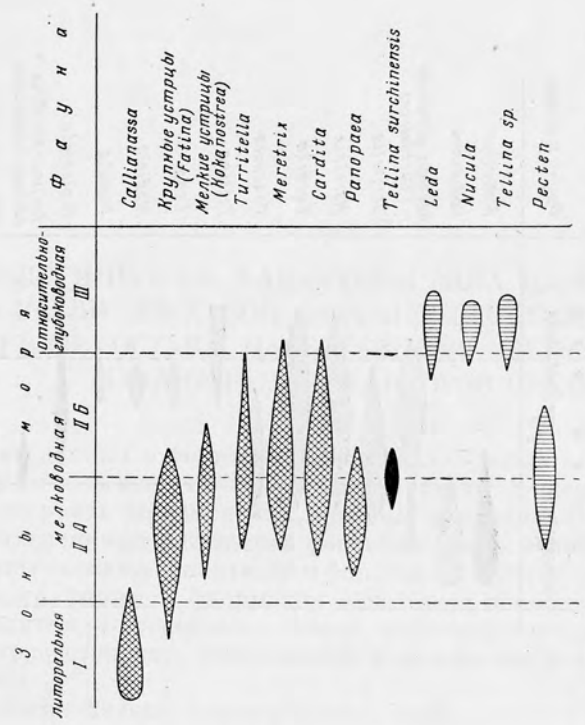


Рис. 65. Схема зонального распределения основной макрофауны в Ферганском заливе в раннетуркменское время (Tk_1)

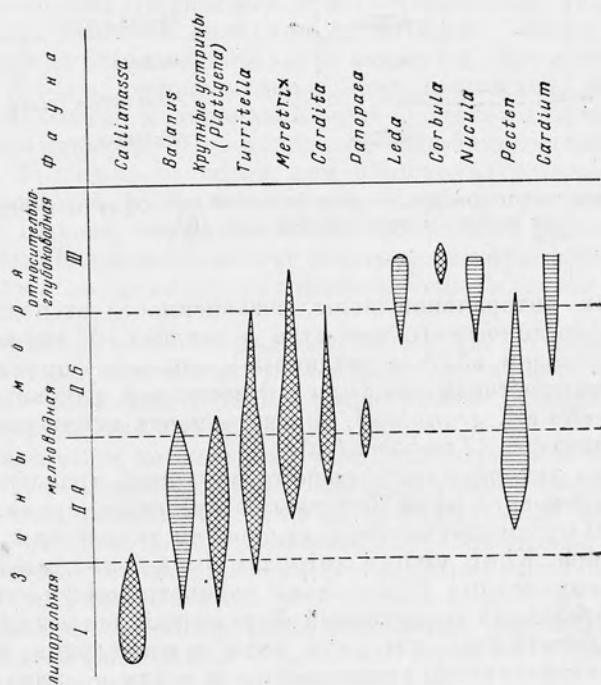


Рис. 66. Схема зонального распределения основной макрофауны в Ферганском заливе в позднеплистокское время (Rst₂)

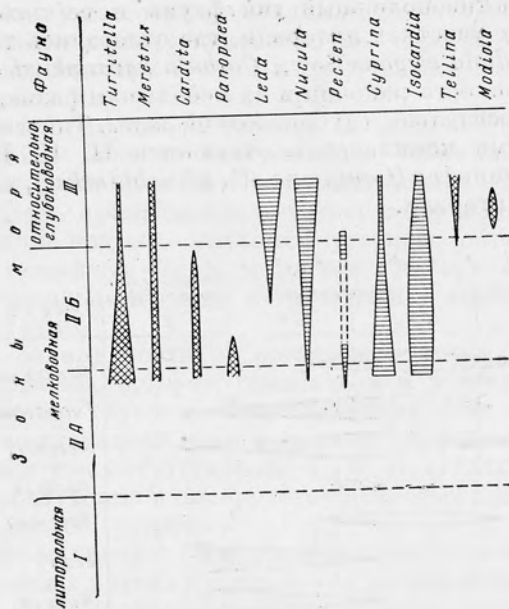


Рис. 67. Схема зонального распределения основной макрофауны в Ферганском заливе в исфагинский век (Isph)

В связи с большой подвижностью вод в этой зоне раковины моллюсков редко сохранялись цельными: часто створки разрознены, обломаны и несут следы окатывания. Двустворчатыми захоронялись лишь раковины зарывавшихся *Panopaea* и, реже, тяжелые раковины крупных устриц.

Совершенно противоположный тип фауны и ее захоронения можно видеть в затишных участках литорали, где отлагались тонкие глинистые илы, селились *Modiola elegans* Sow., *Corbula karaunkurica* Liwer. и другие, которые по тонкости раковин и их небольшому размеру были сходны с обитателями относительно глубоководной зоны. Такое же сходство с более глубоководными комплексами отмечается Н. К. Быковой (1953б) у некоторых фораминифер (*Caucasina* aff. *schischkinskiae*), населявших тихо-водные участки литорали.

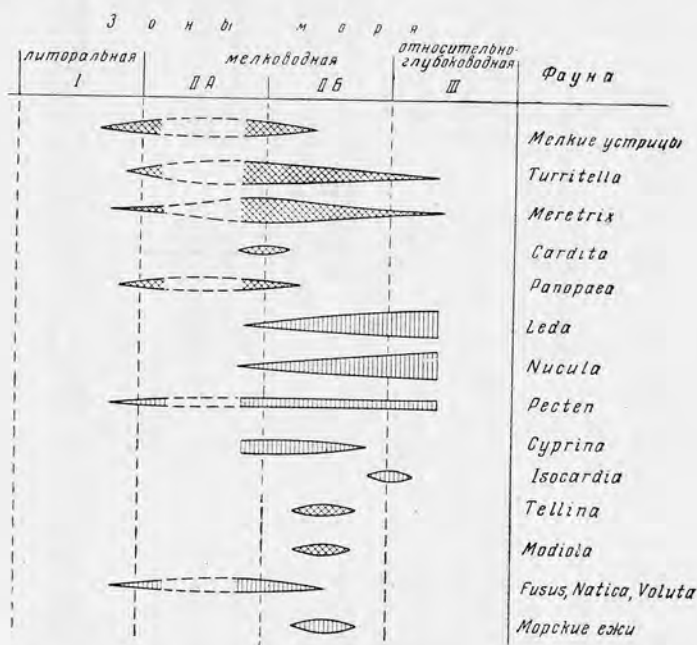


Рис. 68. Схема зонального распределения основной макрофауны в Ферганском заливе в ханабадский век (Khñ)

В разных частях литоральной зоны, в зависимости от подвижности воды, содержания органического вещества в осадках и насыщенности придонных вод кислородом, обитали различные комплексы фораминифер — одни состояли преимущественно из форм с известковой раковиной (комплекс с *Pseudoparrella* aff. *granulosa*), другие — почти исключительно из песчаных фораминифер (*Trochammina*).

Наиболее широко литораль была развита в первый трансгрессивный этап истории палеогенового моря Ферганы, в сузакское время. Позже, особенно в моменты преимущественного отложения терригенных осадков (Trk₁, Trk₃, Rst₂, Isph, Khñ), полоса литорали была более узкой и обнаружить ее среди мелководных образований очень трудно; частично она располагалась за пределами современной Ферганской депрессии. Наиболее постоянными обитателями литорали были роющие раки, по норам которых мы легко устанавливаем принадлежность осадков к литоральной зоне.

Мелководная зона может быть разделена на две подзоны — верхнюю и нижнюю.

Верхняя подзона, так же как и литоральная зона, отличается большим разнообразием осадков, но здесь уже отсутствуют грубые и плохо сортированные терригенные осадки, встречаются пески и глины, широко распространены алевриты. Эта подзона была густо населена донными организмами, поэтому известковые осадки представлены преимущественно органогенными разностями (устричники, ракушники, детритусовые, фораминиферовые известковые осадки и др.); слабее развиты хемогенные известковые образования (оолиты и др.).

По сравнению с прибрежной полосой значительно сокращается количество водорослей — мощные водорослевые биогермы отсутствуют и встречаются только сине-зеленые и сверлящие водоросли. Среди животного бентоса главная роль принадлежит двустворчатым моллюскам. Наиболее типичными для этой подзоны являются устрицы, образующие крупные, длительно существовавшие банки, тогда как в литоральной зоне и в нижней подзоне мелководья устрицы встречаются в виде отдельных особей или небольших групп.

В устричных банках почти не встречается других двустворчатых и брюхоногих моллюсков, которые предпочитали участки с более спокойной водой и мягким грунтом. Такие условия они находили местами в верхней части мелководной зоны и во всей нижней мелководной подзоне, где устричники уже отсутствовали и где отлагались карбонатно-глинистые, мелкодетритусовые и алевритово-глинистые илы. На них изредка селились лишь мелкие устрицы.

Двустворчатые моллюски (помимо устриц), характерные для мелководной зоны, в разных ярусах представлены разными видами и, частично, разными родами, но их экологический тип остается близким. Это довольно крупные или крупные двустворчатые; среди них имелись формы, прикрепленные биссусом (*Perna*, *Modiola*, частично *Chlamys*), встречались свободнолежащие формы (*Cyprina*), но преобладали моллюски, более или менее глубоко погружающиеся в осадок (*Cardium*, *Meretrix*, *Panopaea*). Из гастропод в мелководной зоне часты были *Turritella*, а в некоторые моменты, когда сильно понижалась соленость, большое распространение получали *Eulima*; одновременно с ними появлялись и *Unio*.

В верхней части мелководной зоны существовали определенные комплексы фораминифер — миллиолидовые и цибicidesовые, причем первые достигали большого развития при понижении солености. Цибicidesовые комплексы были связаны с местообитаниями устричников. Как отмечает Н. К. Быкова, морфологические особенности раковин некоторых видов *Cibicides* показывают, что эти формы могли прикрепляться к твердому субстрату; в этом проявлялось приспособление к жизни в сильно подвижной воде.

В несколько менее подвижных водах, где отлагались алевритовые осадки, обитали комплексы, состоявшие преимущественно из *Discorbis*, уплощенные раковины которых также способствовали удержанию этих фораминифер на дне при волнении.

В нижней части мелководной зоны, где подвижность воды ослабевала и преобладали тонкозернистые осадки, фораминиферы были представлены формами, которые вели уже не прикрепленный образ жизни, а, по-видимому, ползали по дну (нонионидовые комплексы).

В некоторые отрезки времени, когда циркуляция вод в заливе была очень слабой, в нижней части мелководной зоны воды обогащались углекислотой и здесь селились преимущественно фораминиферы с песчанистой раковиной (комплексы *Recurvoides? gracilis* и *Trochammina ispharensis* сузакского века).

Относительно глубоководная зона. Осадки ее состоят из бескарбонатных тонких глинистых или кремнисто-глинистых (исфаринский век) илов. Немногочисленная фауна представлена преимущественно

пелециподами, реже встречаются гастроподы, совершенно отсутствуют в осадках этой зоны водоросли, не обнаружены и устрицы. Что касается других пелеципод, то нельзя провести резкой границы между населением нижней мелководной подзоны и относительно глубоководной зоны. Разница между ними в основном количественная. Формы, характерные для мелководной зоны, встречаются как второстепенные компоненты в сообществах относительно глубоководной зоны, но тип сообществ этой зоны определяют мелкие формы с тонкостенной раковиной (*Leda*, *Nucula*, *Modiola*, *Corbula*, *Cultellus*, *Tellina*), среди которых преобладают зарывающиеся формы.

Если в мелководной зоне характер осадков и фауны указывает на подвижность воды и хороший газовый режим, то в относительно глубоководной зоне движение воды было очень слабым, о чем свидетельствует чрезвычайная тонкость осадков. Массовое нахождение *Leda* и *Nucula* говорит о пониженном содержании кислорода в придонных слоях воды, что обычно для тиховодных областей морского дна. Вследствие этого здесь приобретали большое распространение такие песчанистые фораминиферы, как *Haplophragmoides* и *Trochammina*, современные представители которых могут обитать в воде, обедненной кислородом или даже совсем лишенной его, а также *Ammodiscus*, *Glomospira*, *Gaudryina*, *Reophax*, *Alveolophragmium*, *Spiroplectammina* и др. (комплексы позднетуркестанского, ристанского и раннеханабадского времени).

Другой особенностью фауны относительно глубоководной зоны является то, что она состоит из стеногалинных форм, что объясняется особенностями тектонической жизни Ферганской депрессии. Дело в том, что появление относительно глубоководной зоны в Ферганском заливе было возможно только в моменты усиленного прогибания его дна, вследствие чего углублялись проливы и улучшалась связь с открытым морем, соленость же вод залива приближалась к нормальной морской. Однако, когда прогибание ограничивалось лишь внутренними частями залива, а в проливах существовали пороги, препятствовавшие проникновению вод открытого моря, то стеногалинных форм в заливе не существовало. В это время воды залива значительно опреснялись и в более глубоководных известных нам осадках фауна полностью отсутствовала (см. кн. 1, стр. 281, рис. 71), что, возможно, связано с повышенным содержанием CO_2 в придонных водах (см. стр. 255).

Рассмотрим таблицы зонального распределения основной фауны и флоры для наиболее характерных моментов их существования в Ферганском заливе (рис. 62—68). По сравнению с рассмотренными выше схемами (см. кн. 1, рис. 62, 67, 69 и др.), таблицы детализируют распространение фауны и флоры по зонам моря, уточняют количественное соотношение отдельных родов в данный момент и особенно наглядно выявляют изменения в распространении основных родов моллюсков и других групп организмов за время существования Ферганского бассейна.

Ширина знаков (линз) на таблицах отражает примерные количественные соотношения различных групп организмов и родов. Наиболее широкие линзы обозначают роды, определяющие тип сообщества. Таковы, например, род *Pectunculus* и устрицы для верхней части мелководной зоны сузакского века (рис. 62), устрицы, *Turritella*, *Meretrix* и *Cardita* для той же зоны в начале и конце позднеалайского времени (рис. 63) и *Leda* и *Nucula* для относительно глубоководной зоны в исфаринский и ханабадский века.

Сравнение таблиц показывает, как изменялся состав населения выделенных зон. В сузакский век, например, наиболее распространенными обитателями литоральной зоны были водоросли, раки *Callinassa* и моллюск *Pectunculus* (рис. 62). В алайский век водоросли и раки сохранили свое значение, но пектункулы исчезли, что, как было выяснено выше, явилось следствием изменения солености. Большее распространение

получили *Turritella* (рис. 63 и 64). Население литорали более поздних веков нам недостаточно известно; мы можем только отметить, что ее продолжали населять *Callianassa* и немногочисленные устрицы; в риштанском веке появились баланусы, ранее в Ферганском заливе отсутствовавшие.

Мелководная зона в сузакский век была населена преимущественно пектункулусами и устрицами; меньшее значение имели *Meretrix*, *Cardita* и другие моллюски (рис. 62). В алайский век (рис. 63) место пектункулусов заняли *Meretrix* и *Cardita*, большое распространение получили *Turritella*, которых в сузакское время было сравнительно немного. При значительном снижении солености в середине позднеалайского времени (рис. 64), распространение этих трех родов в мелководной зоне сократилось и их местообитания были заняты представителями *Meretrix tschangirtaschensis*, *Diplodonta* aff. *renulata* а также *Unio*. В раннетуркестанское (рис. 65) и позднериштанское (рис. 66) время население мелководной зоны по своему составу было близко к населению конца алайского века, но значительное распространение получили пектиниды.

В исфаринский век (рис. 67) в мелководной зоне получили распространение роды *Isocardia*, *Cyprina*, *Nucula* и даже *Leda*. Представители двух первых родов, по-видимому, вытесняли *Meretrix*, в связи с чем количество этих обычных обитателей Ферганского залива заметно сократилось. Однако в следующий, ханабадский век распространение *Meretrix* вновь увеличилось; наоборот, *Cyprina* и *Isocardia* значительно сократились в числе (рис. 68). В этом веке *Isocardia* была распространена уже в более глубоких водах; это, возможно, связано с тем, что *Meretrix* и *Turritella* были более приспособлены к обитанию при солености, несколько отклоняющейся от нормальной морской, тогда как *Isocardia* плохо переносили такие условия.

Население относительно глубоководной зоны не претерпевало значительных изменений, что подтверждает ранее высказанное предположение о том, что опреснение сильнее сказывалось в верхних слоях вод Ферганского залива.

Если сравнить батиметрическое распространение некоторых организмов, обитавших в Ферганском заливе, и ныне живущих родственных форм, то мы увидим, что многие роды в палеогене селились примерно в тех же зонах — таковы пектункулусы, туррителлы, баланусы, циприны, потамидесы, устрицы, каллианассы. Однако некоторые роды в этом отношении заметно отличаются от ныне живущих представителей. Таковы, например, *Raporaea*, которые в современных морях живут преимущественно на значительных глубинах (до 550 м), а в Ферганском палеогеновом заливе населяли литораль.

Сравнение таблиц показывает, что диапазон глубин обитания некоторых родов, населявших Ферганский залив, с течением времени расширялся. Так, например, зарывающиеся *Raporaea* впервые появились в сузакское время в литоральной зоне, позже они захватили верхнюю часть мелководной зоны (рис. 63, 64 и 65) и спустились также в ее нижнюю часть (рис. 66 и 67). Сходно вели себя *Turritella*, которых в алайском веке было много на литорали и в верхней части мелководья, причем они обитали преимущественно на песчано-известковых илах и песках; в туркестанское время они продвинулись и в нижнюю часть мелководной зоны, а в ханабадский век известны во всех зонах, причем населяли также глинистые илы, несколько уплотненные раковинным детритом.

С чем связано изменение глубин обитания этих форм — пока остается не ясным.

Глава 4

СОВРЕМЕННЫЕ АНАЛОГИ НАСЕЛЕНИЯ И ТИПОВ МЕСТООБИТАНИЙ ФЕРГАНСКОГО ЗАЛИВА ПАЛЕОГЕНОВОГО МОРЯ

Как указывалось выше, фауна ферганского палеогена характеризует особый зоогеографический район (Наливкин, 1926; Архангельский, 1932); своеобразие этой фауны затрудняет отыскание ее одновозрастных аналогов. Н. Н. Субботина, Н. К. Быкова и В. Г. Морозова (1935), положившие начало изучению фораминифер ферганского палеогена, отметили, что многие мелководные современные фауны более близки к комплексу ферганских фораминифер, чем соответствующие им по возрасту мелководные фауны других регионов. В правильности этого положения мы убедились при комплексном изучении населения и осадков Ферганского залива, но отыскать современные аналоги типов местообитаний и экологически сходное население нам удалось уже после завершения работы, когда вышли в свет труды американских исследователей, изучавших население и фации прибрежных частей Мексиканского залива (Ladd, 1951; Post, 1951; Hedgpeth, 1953; Phleger, 1954; Shepard a. Moore, 1955; Ladd, Hedgpeth a. Post, 1957).

Особенный интерес представляет северо-западная часть Мексиканского залива (побережье штатов Техаса и Луизианы), которая принимает такие крупные реки, как Миссисипи, Рио-Гранде и ряд более мелких, и характеризуется широкими колебаниями факторов среды. Вдоль большей части техасского побережья тянется линия барьерных островов, которая отделяет серию бухт (bays) от вод открытого Мексиканского залива. На юге узкий барьерный остров (о. Падре), непрерывный на протяжении около 200 км, отгораживает соленую лагуну Мадре и еще более соленый ее рукав Baffin Bay. Они лежат в полосе полупустынного климата с малым количеством осадков и сильным испарением; постоянного притока пресных вод здесь нет (рис. 69).

Севернее г. Корпус-Кристи барьер продолжается в виде серии длинных островов (Мустанг, Сент-Джозеф, Матагорда), отделенных друг от друга узкими проливами. Эти острова отгораживают от Мексиканского залива ряд бухт неправильной формы. Районы побережья, находящиеся севернее г. Корпус-Кристи, относятся уже к полосе субгумидного климата; здесь речные воды очень сильно влияют на солевые условия разных бухт, особенно в районе устья р. Миссисипи, где соленость в среднем составляет 8‰. Большинство бухт имеет сильно варьирующую соленость — от почти пресной воды в приустьевых участках до океанической в проливах, соединяющих бухты с Мексиканским заливом.

Хеджпет (Hedgpeth, 1953) указывает, что в этих окраинных частях Мексиканского залива не найдено сравнительно стабильных солонатовод-



Рис. 69. Барьерные острова и бухты Техасского побережья Мексиканского залива (По Ladd, 1951)

ных условий, как в Балтийском море, или условий низкой солености, как в Черном; обстановка здесь является скорее эстуарной, чем солоноватоводной. По температурным условиям — это область переходная между умеренной и тропической зонами; средние температурные характеристики вод лежат в пределах 11—31°C (Hedgpeth, 1953, фиг. 20). Летом тропические организмы встречаются даже в бухтах, зимой преобладают организмы умеренной зоны.

Бухты побережья Мексиканского залива имеют глубины до 4 м. В наиболее крупных из них плоская периферическая часть, глубиной до 1,5 м, занята обширными зарослями травянистой растительности (*Thalassia testudinum*, реже *Spartina*) и водорослями; здесь находят убежище и корм многочисленные рыбы и креветки. Донные осадки варьируют от песка до мягкого ила, покрытого детритом растений. Они населены различными роющими червями — полихетами, и роющими десятиногими раками *Upogebia* и *Callinassa*; есть крабы и мелкие гастроподы. Двустворки здесь редки, они преобладают в более глубоких или удаленных от берега частях бухт (Хеджплет, 1953).

Состав донных комплексов бухт сильно меняется в зависимости от изменений солености. По данным Ладда, Хеджпета и Поста (Ladd, Hedgpeth а. Post, 1957) в верхних участках бухт, принимающих речные воды, соленость не превышает 9‰, а поверхностные воды нередко являются почти пресными. Донная фауна здесь качественно бедна: обильны двустворки *Rangia cuneata* (из мактрид), которые процветают и в водах близлежащих пресных озер, присутствуют остракоды, много известковых фора-

минифер (преимущественно роды *Rotalia*, *Elphidium* и *Nonion*), сравнительно редки песчанистые фораминиферы *Miliammina* и *Ammobaculites*.

Большая часть бухт с соленостью, средней между пресной и нормальной морской, занята устричниками. Американская устрица *Crassostrea virginica*, по данным Хеджпета (1953), образует мощные устричные поселения (oyster reef — устричные рифы, по терминологии американских исследователей) при следующих условиях: средние температурные колебания — 10—25°C, регулярный приток пресной воды, обеспечивающий среднюю соленость в пределах 10—30‰, относительно небольшие глубины (без осушения при отливах) и песчано-илистый грунт. Там, где соленость и температура превосходят оптимум, устрицы встречаются небольшими рассеянными гроздьями.

В устричных сообществах часты двустворки *Brachidontes*, а также мелкие обрастающие организмы, сидящие на раковинах устриц (мшанки, баланусы, серпулы, аномии). Многие из толстых верхних створок крупных устриц пробурены двустворкой *Martesia*. Обычными сверлильщиками являются также червь *Polydora* и губка *Cliona*, тогда как другая губка — *Microconia* — часто обрастает устричные раковины.

Между устричниками дно покрыто серым илом, в немногих местах песком. Население этой фации (inter-reef facies) еще недостаточно изучено. Поселения различных двустворок имеют пятнистое распространение; местами обычны черви и зарывающиеся десятиногие ракообразные. Средняя глубина бухт в межустричных участках составляет около 1,5 м, как максимум — 4,2 м. Эти биотопы не характеризуются какими-либо особыми формами моллюсков или фораминифер; те же три рода фораминифер, что преобладают в наиболее опресненных верхних частях бухт, найдены в изобилии и здесь. Кроме того, здесь присутствует 11 видов фораминифер, не встречающихся в сильно опресненных частях бухт, но они нигде не представлены обильно. Это приводит к заключению, что названные виды могут жить в солоноватоводных условиях (9—20‰), но не процветают здесь (Ladd, Hedgpeth and Post, 1957, стр. 622). Большинство моллюсков, найденных здесь, представлено лишь мертвыми раковинами, однако *Rangia*, характерные для сильно опресненных вод, в большинстве мест отсутствуют. Пролиты, соединяющие бухты с Мексиканским заливом, и те части бухт, которые непосредственно сообщаются с Мексиканским заливом и поэтому имеют сравнительно высокую соленость (более 20—23‰), Ладд, Хеджпет и Пост выделяют как особую полигалинную фацию бухт (polyhaline bay facies).

Здесь обитает значительно более богатая и разнообразная фауна, причем имеется 30 видов бентонных форм, из которых ни один не живет в закрытых бухтах. Гантер (Gunter, 1947) указывает, что такое возрастание в числе организмов обычно происходит на переходе от солоноватоводных к морским условиям. По данным Ладда, Хеджпета и Поста, донная фауна самых прибрежных вод открытого залива является сравнительно скудной. Кроме разнообразных гастропод и пелеципод, в полигалинной фации присутствуют такие формы, которые обычно рассматриваются как типичные морские обитатели, — таковы морские ежи, мелкие офиуры, кораллы *Astrangia* и др.

Фораминиферы в этих условиях заметно более разнообразны: наряду с некоторыми видами *Nonion*, *Elphidium* и *Rotalia* (*R. beccarii*), которые процветают, по-видимому, как в почти пресноводных условиях, так и в морских, здесь имеются формы с песчанистыми раковинами, обильны разнообразные по видовому составу Miliolidae, присутствуют *Buliminella*, *Bolivina* и *Guttulina* (сем. Polymorphinidae). Представители последнего рода не были найдены в тех частях бухт, где соленость ниже 20‰.

В фации открытого залива (open-gulf facies), при солености 32—36‰, на песчаных, песчано-илистых и илистых грунтах (глубины от 2,7 до

45 м) обнаружены морские ежи (*Mellita*, *Clypeaster*), морские звезды (*Luidia*, *Astropecten*), восьмилучевые кораллы (*Renilla* и *Leptogorgia*), анемоны (*Paranthus*, *Calliactis*), крабы и раки-отшельники. Двустворки относительно редки, из них многочисленны *Arca*, встречаются *Pitar*, *Chione* и др., разнообразны гастроподы (*Oliva*, *Thais*, *Simnia*, *Anachis*, *Nassarius*, *Busycon*, *Dolium*, *Murex* и др.).

В отличие от вод бухт, где большим распространением пользуется только сверлящая губка *Cliona*, здесь распространены разнообразные губки (Hedgpeth, 1953).

Таким образом, по мере движения от верхних частей бухт, опресненных речными водами, к предпроливным участкам бухт и далее к проливам и нормально-соленым водам открытого залива, происходит последовательное изменение состава донных комплексов. Сначала они представлены в основном пресноводными формами, затем устричными сообществами, довольно разнообразной фауной полигалинных бухт и, наконец, фауной открытого залива, в которой основную роль играют такие морские организмы, как кораллы, морские звезды и морские ежи; все эти группы совершенно отсутствуют или крайне редки в водах бухт с пониженной соленостью. По данным Ладда, Хеджпета и Пост, параллельно с возрастанием солености растет и общее число видов: от 10—40 в опресненных частях бухт до 80—90 видов в открытой части Мексиканского залива.

При ознакомлении с этими данными мы, прежде всего, обратили внимание на большое сходство общего состава населения бухт Мексиканского залива с населением Ферганского залива палеогенового моря. Здесь, как и в Ферганском заливе, среди донной фауны преобладают пелециподы и фораминиферы, что дало основание американским исследователям отнести население бухт в целом к «моллюсково-фораминиферовой фации» (Ladd, Hedgpeth и Post, 1957). Особенно широкое развитие здесь имеют устрицы, весьма распространены роющие раки, в частности *Callinassa*, остатки которых столь обильны в отложениях ферганского палеогена, но крайне бедны кораллы (один вид), мшанки (два вида) и иглокожие. В бухтах Мексиканского залива иглокожие, как и в Ферганском заливе, представлены только офиурами и морскими ежами; хищные морские звезды в обоих сравниваемых бассейнах отсутствуют¹.

Среди фораминифер, населяющих бухты Мексиканского залива, преобладают те же три рода — *Nonion*, *Elphidium* и *Rotalia*, которые доминировали и в Ферганском заливе в алайский и туркестанский века. По данным Пост (1951), значительное распространение этих родов, наряду с отсутствием некоторых других, является показателем близости пресных вод. Милиолиды и *Buliminella elegantissima* появляются в водах бухт Мексиканского залива при солености 9—20‰, но они не обильны и представлены только тремя видами. Это, по мнению Пост, говорит о том, что милиолиды могут здесь существовать, но не процветают. У милиолид, существовавших примерно при такой солености (10—16‰) в Ферганском заливе (см. часть IV, главу 1), видового разнообразия также не отмечалось, но они были богаты количественно.

Не менее интересно сходство в составе симбионтов устричных сообществ, которые, как в бухтах Мексиканского залива, так и в Ферганском палеогеновом заливе, были представлены обрастающими мшанками, баланусами, червями, а также организмами-инквилистами (губка *Cliona*, двустворки *Martesia* и другие, черви *Polydora*). Хеджпет (1953) пишет, что в водах с мало пониженной соленостью, где устрицы не образуют мощных устричников и встречаются преимущественно в виде гроздей, им сопутствуют

¹ Хеджпет (Hedgpeth, 1953), отмечая отсутствие этих врагов устриц, указывает, что морские звезды *Astropecten* и *Luidia*, распространенные в мелких водах открытого Мексиканского залива, также не способны нападать на устриц.

другие организмы: здесь постоянно обитают офиуры *Ophiothrix*, актиния *Aiptasia* и голотурия *Thyopacta*. К сообществам такого рода были, по-видимому, близки устричные поселения рипшанского века, в отложениях которого остатки офиур наиболее многочисленны.

В некоторых участках побережья Мексиканского залива, где речные воды сильно понижают соленость, наблюдается гибель устричников и поселение на субстрате из устричных раковин пресноводных или почти пресноводных животных — *Rangia*, *Congerina* и других (Hedgpeth, 1953). Подобные явления происходили и в Ферганском заливе в некоторые интервалы алайского и туркестанского веков, когда на месте устричников в массовом количестве селились *Eulima*, *Meretrix tchangirtaschensis* и *Unio*.

Из изложенного видно, что по групповому и даже родовому составу население Ферганского палеогенового залива обнаруживает большое сходство с населением прибрежных бухт современного Мексиканского залива. Однако имеются и черты различия. Так, например, пресноводные элементы фауны в бухтах Мексиканского залива представлены пелециподами *Rangia*, тогда как в Ферганском заливе мактриды вообще не известны, а пресноводные формы были представлены унионидами. Отличия замечаются и в распространении комплексов фораминифер. Песчанистые фораминиферы в бухтах Мексиканского залива однообразны по составу и не связаны в своем распространении с какими-либо определенными фациями, а рассеяны по всей площади бухт. В Ферганском же заливе песчанистые формы явно тяготеют к тиховодным осадкам, обогащенным органическим веществом. Интересно, что большое развитие песчанистые фораминиферы имеют в более восточной бухте Мексиканского залива (бухта Миссисипи), находящейся уже в полосе влажного гумидного климата. Здесь эстуарные фации и фации прибрежных соленых болот (marsh facies) населены исключительно песчанистыми фораминиферами — *Ammobaculites exilis*, *Ammoscalaria fluvialis*, *Miliammina fusca*, *Arenoparrella mexicana*, *Trochammina compinata*, *T. macrescens*, *Haplophragmoides subinvolutum*, *Recurviroides* sp. и другие. Представители всех этих родов, за исключением *Arenoparrella*, обитали в Ферганском заливе. Флегер (Phleger, 1954), изучавший экологию песчанистых фораминифер, не приводит данных о содержании органического вещества в осадках эстуариев и маршей и не обсуждает возможного влияния этого фактора на фораминифер. Однако климатические особенности и подвижность вод в этой части побережья Мексиканского залива таковы, что, несомненно, в эстуариях и окружающих их болотах (Phleger, 1954) накапливается на дне большое количество органического вещества, а придонные воды обогащены углекислотой. По-видимому, с этим и связано исключительное развитие в этих фациях фораминифер с песчанистыми раковинами. В бухтах Техасского побережья такое явление не отмечается; это может быть следствием меньшего количества органического вещества на дне или большей подвижности воды. Температурные условия, как видно из данных Хеджпета (Hedgpeth, 1953, стр. 140), в рассматриваемых прибрежных частях Мексиканского залива вполне сходны.

Интересно, что в современных и полуйскопаемых осадках прибрежной части Мексиканского залива (побережье штата Луизианы близ дельты Миссисипи, побережье штата Техас близ г. Корпус-Кристи, лагуна Мадре) были обнаружены жидкие углеводороды, сингенетичные вмещающим осадкам и весьма сходные с миоценовой нефтью из Вайоминга (Смит, 1956). Там же производилось изучение органического вещества некоторых рыб, устриц и фитопланктона, причем выяснилось, что парафино-нафтеновые и ароматические углеводороды в наибольшем количестве содержатся в фитопланктоне.

Если мы обратимся к сравнению физико-географических особенностей Ферганского палеогенового залива и бухт Мексиканского залива, то, кро-

ме сходства в теплопроводности и пониженной солености вод, определяющих глубокое сходство в населении этих водоемов, увидим и существенные черты различия. Прежде всего различны глубины сравниваемых водоемов: если в бухтах Мексиканского залива они не превышают 4 м, то в Ферганском заливе примерно таковы были глубины литоральной зоны. В некоторые века (алайский, туркестанский) глубины залива превышали 70 м, а максимальные глубины составляли не менее 150—200 м.

Сравнение размеров Ферганского залива и бухт Мексиканского залива затрудняется тем, что бухты соединяются друг с другом и образуют как бы длинную, узкую кайму Мексиканского залива. Как видно на картах (Ladd, Hedgpeth a. Post, 1957), ширина этой каймы (от верхних частей бухт до проливов, соединяющих бухты с открытым Мексиканским заливом) составляет всего 34 км, тогда как Ферганский залив имел не менее 300 км в длину, при ширине до 150 км.

По характеру осадков (пески, алевроиты, глины) бухты Мексиканского залива также отличаются от осадков Ферганского палеогенового залива, среди которых большую роль играли карбонатные отложения. Но, как видно из материалов Шепарда и Мура (Shepard a. Moore, 1955), терригенные осадки бухт Мексиканского залива содержат значительное количество карбонатов, причем здесь прекрасно выражено тяготение карбонатов к дельтовым участкам, столь характерное для Ферганского залива (см. кн. 1, часть III, гл. 2, стр. 325). Так, в дельте р. Гваделупа карбонаты составляют в среднем 21 и максимум 41%, тогда как в бухте, вблизи барьерного острова, содержание их падает до 5%, а в открытой части Мексиканского залива составляет менее 3% (Shepard a. Moore, 1955; фиг. 40 и 41). Таким образом, различие в размерах сравниваемых водоемов, по-видимому, не меняет закономерностей распределения вносимого материала.

Если мы будем сравнивать солености бухт Мексиканского залива с соленостями вод Ферганского залива в разные стадии его существования (см. главу 2, раздел «Соленость»), то увидим, что даже при наибольшей открытости проливов (раннесузакское, раннетуркестанское время, исфаринский век) соленость вод Ферганского залива не превышала 30—32‰, т. е. она может быть сравнена с соленостью полигалинных фаций бухт Мексиканского залива, но не с открытым Мексиканским заливом, где соленость достигает 36‰.

Большой интерес представляет то, что в прибрежных частях Мексиканского залива мы находим не только обстановки с пониженной соленостью вод, но и непосредственно примыкающие к ним пересоленные водоемы — лагуну Мадре и ее ответвление Baffin Bay.

Лагуна Мадре представляет собой длинный (200 км) и узкий (6,5 км) прибрежный водоем, отделенный от Мексиканского залива еще более узким барьерным островом. На южном и северном концах лагуны имеются узкие проливы, через которые она сообщается с Мексиканским заливом; кроме того, лагуна соединяется с бухтой Корпус-Кристи. Максимальная глубина лагуны Мадре не превышает 3 м. Вследствие мелководности, отсутствия постоянного притока пресных вод, малого количества осадков и большого испарения, свойственных полупустынному климату, соленость вод лагуны всегда выше, чем в открытом заливе. Во время продолжительных засух соленость может возрасти в три раза по сравнению с соленостью вод Мексиканского залива, и тогда замирает вся или почти вся морская жизнь (Ladd, Hedgpeth a. Post, 1957). По данным Хеджпета (Hedgpeth, 1953), соленость лагуны Мадре колеблется в пределах 30—113,9‰, однако отношение ионов не сильно отличается от такового в морской воде. Поэтому в лагуне Мадре живет много рыб, живут и наиболее эвригалинные беспозвоночные; имеют огромное развитие сине-зеленые водоросли (Taylor, 1954). Число обитающих здесь видов невелико, и популяции часто бывают карликовыми. Вместе с тем здесь

происходит осаждение гипса, пластинки которого, а иногда и большие скопления, заключены в илистых песках и илах.

Население лагуны Мадре еще мало изучено; в ответвлении ее (Baffin Bay) найдены многочисленные раковины *Anomalocardia cuneimeris*, размер которых (3—12 мм) примерно в два раза меньше, чем в водах эстуарных бухт. Раковины этого же вида в другой части Baffin Bay найдены вместе с другой мелкой двустворкой *Mulinia*; здесь же есть остатки двустворок *Brachidontes*, *Tagelus*, *Tellina*, *Cardium*, баланусов, остракод, фораминифер, гастропод *Actaeon*, трубок серпул, но ни одна из этих форм не была найдена живой (Ladd, Hedgpeth a. Post, 1957).

По данным Хеджпета (Hedgpeth, 1953), в Baffin Bay живыми были найдены черви *Nereis pelagica*, *Polydora ligni* и крупные экземпляры *Balanus eburneus*, хорошо известного эстуарного вида, амфиподы *Podocerus brasiliensis* и *Grandidierella bonnieroides*. Первый из этих видов амфипод существует и в Суэцком канале при солености 49‰, а второй является широко распространенным эстуарным видом. Хеджпет указывает, что нахождение в высокосоленых водах животных, существующих и в водах с низкой соленостью (*Anomalocardia*, *Balanus eburneus*, *Grandidierella bonnieroides*), подтверждает данные Фокса (Fox, 1927), наблюдавшего, что животные, обитающие в небольших соленых водоемах, встречаются также и в водах с низкой соленостью.

Для нас эти данные весьма интересны потому, что среди населения соленых лагун бухарского и сузакского веков нами также выделялись формы, способные существовать как в очень соленой, так и в почти пресной воде (*Cuneocorbula biangulata*, *Cerithium*; см. часть IV, главу 2).

Рассматривая в целом местообитания и население Мексиканского побережья, мы видим, что те обстановки, которые в Ферганском палеогеновом заливе сменяли друг друга во времени, сейчас существуют бок о бок в прибрежной части Мексиканского залива. Действительно, здесь мы находим и соленые гипсосадочные лагуны, сходные с лагунами бухарского и сузакского веков, и бухты, хорошо сообщающиеся с открытым морем, населенные относительно разнообразной фауной (аналоги раннесузакского, исфаринского и ханабадского водоемов Ферганы), и в разной степени опресненные бухты, населенные то пресноводными и крайне эвригалинными формами, то многочисленными устрицами (аналоги водоемов алайского и туркестанского веков). Сочетание таких различных по солености обстановок, как гипсосадочная лагуна и море с пониженной соленостью, уже было выявлено при анализе фауны алайского века (Осипова и Ливеровская, 1956), причем в качестве примеров современных водоемов мы приводили опресненные Каспийское и Азовское моря, находящиеся в аридной зоне и имеющие осолоненные заливы. Теперь к этому перечню добавляются бухты и лагуны прибрежной части Мексиканского залива.

Поразительное фациальное сходство местообитаний и характера населения Ферганского палеогенового залива и ныне существующих водоемов является прекрасным примером того, как определенные условия среды воздействуют на весь комплекс фауны и формируют определенный экологический тип населения.

В заключение отметим, что в третичных отложениях Мексиканского побережья находится большинство тех же родов (а нередко и видов) моллюсков и ракообразных, которые обитают сейчас в прибрежных водах Мексиканского залива. Это, наряду с распространением в третичных отложениях *Rangia*, являющихся индикаторами крайне опресненных вод, и мощных устричников, показывает, что в третичную эпоху здесь находились тропические или теплые сильно опресненные и солоноватоводные водоемы, сходные по условиям обитания с современными прибрежными бухтами Мексиканского залива (Hedgpeth, 1953).

Глава 5

ОБ УСЛОВИЯХ НАКОПЛЕНИЯ НЕФТЕМАТЕРИНСКОЙ ОРГАНИКИ В ФЕРГАНСКОМ ЗАЛИВЕ

Проведенные палеоэкологические и литологические исследования позволяют осветить условия накопления нефтематеринской органики.

Как известно, генезис нефтяных месторождений Ферганы трактовался различно. К. П. Калицкий (1936а, б) считал ферганскую нефть первичной в узком смысле, т. е. полагал, что современные залежи нефти образовались на месте захоронения исходного органического вещества, а именно остатков морской травы zostеры. Для обнаружения залежей нефти он считал возможным использовать устричные биоценозы («биоценозы-индикаторы»), которые в современных морях часто располагаются по соседству с зарослями этого растения. И. М. Губкин (1940) показал, что основной ошибкой К. П. Калицкого в исследовании и оценке нефтяных месторождений было то, что он подходил к последним с предвзятой теорией первичного залегания нефти, которой он придавал универсальное значение. Позже геологи-нефтяники подвергли критике представления К. П. Калицкого о первичном залегании нефти, о нефтематеринском веществе, образовании антиклинальных складок и т. д. (см. сб. «Памяти академика И. М. Губкина», 1951; Бакиров, Вассоевич, Вебер и др., 1955). К. П. Калицкий, приводя материалы по ферганскому палеогену в подтверждение своей гипотезы происхождения нефти из морской цветковой растительности, подкреплял свои взгляды данными из области биологии современной морской травы и смежных с ней на дне морей устричных биоценозов. Эта сторона его исследований до сих пор никем не проверялась.

На примере среднесузакских и верхнеалайских отложений мы могли детально проследить смену осадков и фауны и восстановить их распределение на дне моря (кн. 1, рис. 62, 69 и 71). Таким образом, мы установили естественную последовательность фаций и направление фациальных изменений; К. П. Калицкий (1938) считал это необходимой предпосылкой для использования устричников в качестве биоценозов-индикаторов, указывающих на близость нахождения нефтяных залежей.

Следуя К. П. Калицкому, мы должны были бы искать залежи нефти по соседству с устричниками, в сторону бывшего берега, на месте обитания морской травы zostеры, которая в современных морях образует луга на гравистых и песчанисто-илистых осадках литоральной и мелководной зон. Казалось, мы могли бы обнаружить в этих отложениях если не залежи нефти, то хотя бы слабые нефтепроявления. Однако наши исследования показали, что они здесь полностью отсутствуют. Наоборот, нефтепроявления оказались приуроченными к карбонатным морским осадкам, располагавшимся глубже и дальше от берега, чем устричники,

причем эти породы претерпели сильную доломитизацию и последующую кальцитизацию.

Это согласуется с данными В. Б. Татарского (1939), который установил, что в Фергане нефтеносными породами являются не пески, как считал ранее К. П. Калицкий, а доломиты и доломитизированные известняки. Но В. Б. Татарский полагал, что они являются нефтематеринскими породами, образовавшимися в условиях несколько повышенной солености, а мы, как будет показано ниже, держимся несколько иной точки зрения.

В. Б. Порфирьев (1944)) и некоторые другие авторы считали, что источником ферганской нефти могли быть юрские отложения, из которых она мигрировала и образовала залежи в коллекторах палеогена¹. Изученный нами материал подтверждает ранее установленную приуроченность нефтепроявлений к определенным стратиграфическим горизонтам ферганского палеогена, что противоречит представлениям о значительной вертикальной миграции нефти. Какие-либо данные, говорящие в пользу миграции нефти из более глубоких горизонтов (юра, мел), отсутствуют. Однако этим не опровергается возможность нахождения нефти ниже отложений палеогена, где она могла образоваться при благоприятных фациальных и тектонических условиях.

Как известно, основные нефтеносные горизонты Ферганы — верхнеалайский (горизонт *l*) и среднетуркестанский (горизонт *m*) — представлены карбонатными породами (рис. 70). По данным А. М. Габрильяна (1957), они давали до 80% всей добычи.

Авторы последних сводок по нефтеносности Ферганы (Габрильян, 1957; Симаков, Клейнберг и др., 1957) считают, что исходное органическое вещество накапливалось в основном в глинах, слагающих толщи, которые залегают между карбонатными горизонтами, тогда как сами карбонатные горизонты играли роль коллекторов. Мы не отрицаем такой возможности, поскольку в обстановках образования глинистых осадков открытого залива ряд факторов благоприятствовал накоплению и преобразованию органики — тиховодность, слабая вертикальная циркуляция, преобладание монтмориллонита в осадках относительно глубоководной зоны. Однако мы все же считаем, что большое количество органического вещества накапливалось во время формирования самих карбонатных осадков. В пользу этого, прежде всего, говорят данные об опреснении водоема. Как известно, А. Д. Архангельский (1927) считал опреснение важным фактором нефтеобразования. Однако он подчеркивал лишь одну сторону вопроса — создание в таких бассейнах восстановительного режима придонных слоев. Для Ферганского же залива на первый план выступает другой фактор — принос большого количества минеральных питательных веществ, определяющих богатство органической жизни.

Богатая жизнь развивается в тех участках морей, куда поступает большое количество вод, текущих с суши. Именно по этой причине опресненное Азовское море с его качественно однообразной фауной и флорой по биологической продуктивности является первым среди всех морских водоемов мира, тогда как Средиземное море, населенное весьма разнообразными организмами, по продуктивности является очень низким (Зенкевич, 19516).

В таких соотношениях мы видим биологическую сторону закономерности формирования нефтематеринских отложений, установленной И. М. Губкиным (1932), так как именно воды заливов окраинных морей и побережий являются теми участками, где жизнь достигает особенного сгущения.

¹ Сейчас В. Б. Порфирьев, следуя за Н. А. Кудрявцевым (1952), считает, что источником ферганской нефти являются магматические очаги и что она мигрирует по крупным разломам.

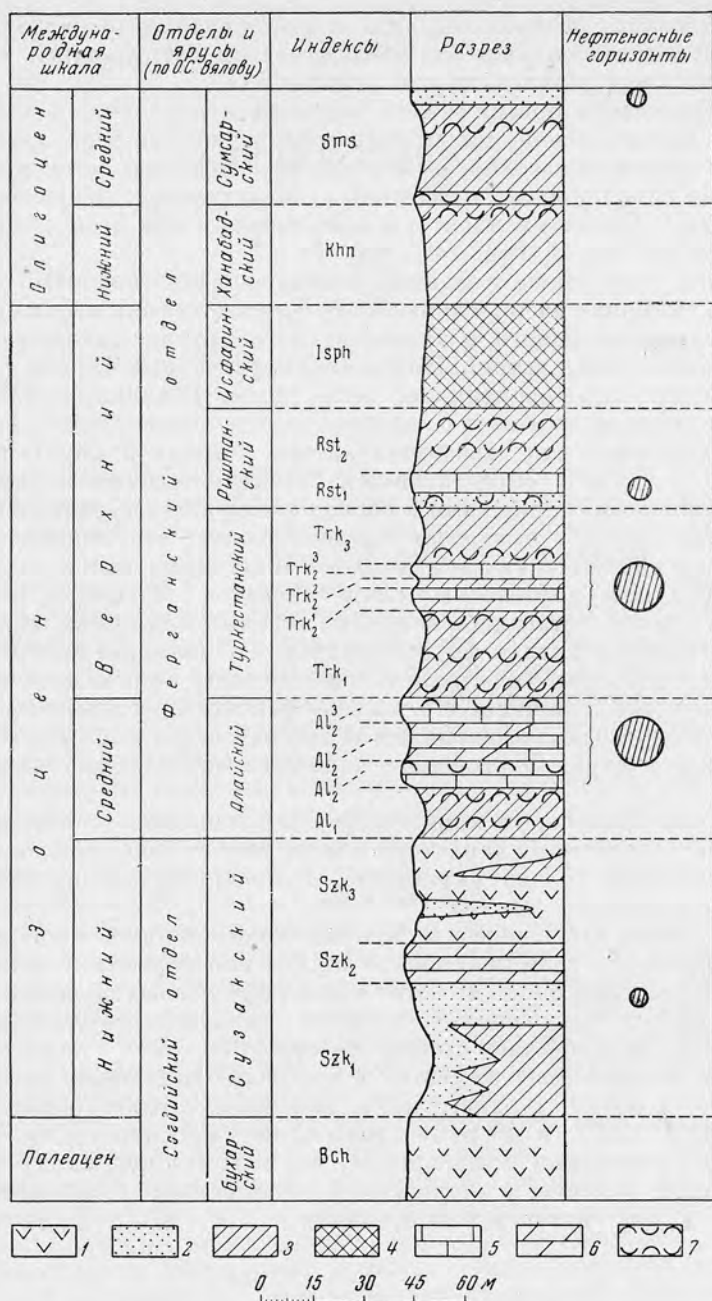


Рис. 70. Сводный разрез отложений ферганского палеогена.

- 1 — гипсоносные пачки; 2 — пески и алевроиты; 3 — глины и мергели;
 4 — кремнистые глины и глинистые опоки; 5 — известняки; 6 — доломиты;
 7 — устричники. Кругиками отмечены основные нефтеносные горизонты

В Ферганский залив речные воды поступали в продолжение всего времени его существования. Поэтому мы имеем основание считать, что он всегда был биологически высокопродуктивным. Но для накопления исходного органического вещества были особенно благоприятны те отрезки времени, когда опреснение было сильнее выражено. В таких условиях осо-

бенно интенсивно развивались фито- и зоопланктон и зообентос, а захоронению органического вещества способствовали затрудненная связь с открытым морем и расчлененность рельефа дна.

Преобразование органического вещества происходило в центральных участках залива, в зоне накопления тонкозернистых доломитовых и глинисто-доломитовых осадков, из которых углеводороды затем мигрировали в смежные слои пористых известняков (детритусовые, ракушечные, оолитовые и др.). Породы-коллекторы претерпевали при этом специфические изменения (см. кн. 1, стр. 247, тип 40).

Геологи, изучавшие нефтяные месторождения Ферганы, уже давно обратили внимание на то, что наиболее богатые залежи нефти приурочены к отложениям алайского и туркестанского ярусов, заключающим многочисленные остатки устриц. Но эта связь «устричных фаций» с нефтеносными свитами либо объяснялась неправильно (Калицкий, 19366, 1944), либо генетический смысл ее оставался вообще нераскрытым. Так, например, указывалось, что «распространение устричной фауны находится, очевидно, в связи с определенными батиметрическими и гидрохимическими условиями, царившими в разное время в палеогеновых бассейнах. Может быть следует высказать предположение, что именно такие условия осадконакопления оказываются благоприятными для формирования в будущем нефтеносных свит» (Симаков, Клейнберг и др., 1957, стр. 406). Однако оставалось неясным, каковы были эти условия.

Экологический анализ фауны показал, что массовое развитие устриц в Ферганском заливе определялось прежде всего пониженной соленостью вод залива и обилием пищи, т. е. теми же факторами, которые обуславливали и накопление большого количества органического вещества. Эта взаимосвязь придает фауне Ферганского палеогена определенное индикаторное значение.

Выше указывалось, что комплекс фауны палеогенового Ферганского залива по экологическому характеру обнаруживает большое сходство с фауной, населяющей сейчас окраинные, в разной степени опресненные участки Мексиканского залива.

Если учесть, что побережье Мексиканского залива, начиная с мезозоя, находилось в зоне накопления прибрежно-морских и дельтовых отложений и является одной из богатейших нефтеносных областей мира (Леворсен, 1958), то экологическое сходство комплексов фауны двух указанных регионов приобретает особый интерес.

В заключение отметим, что нахождение пресноводных элементов (*Protounio*) в фауне верхнего мела (Мартинсон, 1953; Симаков, Клейнберг и др., 1957) и палеогеографические реконструкции Л. Б. Рухина (1955) позволяют предполагать, что и в меловую эпоху в Фергане существовали водоемы с пониженной соленостью, благоприятные для накопления нефтематеринской органики.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. После работ Г. Д. Романовского, описавшего в конце XIX в. фауну палеогена Ферганы, эта область всеми исследователями выделялась как особый зоогеографический район, характеризующийся большим развитием оригинальных устриц. Последующие исследователи (О. С. Вялов, Н. Н. Субботина, В. Г. Морозова, Н. К. Быкова, О. М. Мануйленко, И. А. Коробков) при изучении разных групп фауны выявили преобладание эндемичных форм или форм, имевших большое вертикальное распространение; однако причины такого своеобразия фауны не были выяснены. Тогда же было установлено, что Ферганский бассейн представлял залив, который имел нормальную морскую соленость, но временами превращался в соленую лагуну.

2. Комплексные палеоэкологические и литологические исследования, проведенные сотрудниками Палеонтологического института Академии наук СССР, при участии палеонтологов ВНИГРИ, существенно изменили представления о населении Ферганского залива, его фациях, общем характере залива и истории его развития.

3. Установлено, что, кроме морских и лагунных отложений, охарактеризованных предшествующими исследователями, в ферганском палеогене большое развитие имеют красноцветные дельтовые образования. Обнаружены все переходы от разрезов, представленных морскими и лагунными отложениями, к таким, которые полностью сложены красноцветами. Поэтому должны быть отвергнуты ранее существовавшие представления о том, что красноцветные терригенные толщи, подстилающие неполно развитые разрезы морского палеогена или примыкающие к ним, являются отложениями мелового возраста.

Установление палеогенового возраста красноцветов имеет большое практическое значение, так как позволяет очертить естественные границы морских отложений, заключающих полезные ископаемые.

4. Выделяются следующие основные типы разрезов ферганского палеогена: I — южный, II — северный, III — западный, IV — заградный; их характеристика дана в главе 4 части I.

5. Наиболее изменчивыми по фациальному характеру являются отложения нижних ярусов ферганского палеогена — бухарского и сузакского, что сильно осложняет их расчленение и корреляцию удаленных разрезов.

Последовательное детальное сопоставление разрезов, восстановление геологической истории залива и выяснение связи и зависимости комплексов фауны от изменений среды позволили отнести некоторые толщи, ранее считавшиеся отложениями бухарского яруса, к сузакскому ярусу и распространить трехчленное деление отложений сузакского яруса, наменное О. С. Вяловым для Северной Ферганы, на всю изученную террито-

рию. В связи с этим значительно изменилось и уточнилось сопоставление отложений удаленных частей депрессии (Южная, Северо-Восточная и Северная Фергана) и возникла необходимость изменить ранее принятую границу мела и палеогена. Изменения, внесенные в стратиграфию нижних горизонтов палеогена Ферганской депрессии, и сопоставление со взглядами других авторов даны в табл. 1, кн. 1.

6. Уточнено стратиграфическое значение капланбекского и каратагского комплексов фауны, которые О. С. Вяловым (1945в) считались характерными для бухарского яруса. Выяснилось, что капланбекский комплекс был связан с определенными фациальными условиями (солёные лагуны) и существовал в течение не только бухарского века, но и в сузакском.

По видовому составу комплекс моллюсков сузакского яруса Ферганы близок к каратагскому комплексу бухарского яруса Таджикской депрессии, что объясняется общностью происхождения (западноевропейские формы) и сходством в условиях обитания (мелководные фации полносолёных морей). Но по устрицам эти комплексы хорошо различаются: в бухарском ярусе Таджикской депрессии вместе с западноевропейскими формами всегда присутствуют многочисленные *Gryphaea antiqua* (Schwetz.), а в сходном сузакском комплексе их место занимают *Gryphaea* (*Gigantostrea*) *camelus* Burač., *Ostrea* (*Solidostrea*) *hemiglobosa* Rom., *O. (S.) hemiglobosa* Rom. var. *kafirniganica* Burač., *O. (Bellostrea)* *bellovacina* Lam. и др. Большое сходство обнаруживают комплексы моллюсков, населявшие солёные лагуны бухарского и сузакского веков (капланбекский комплекс О. С. Вялова), а также моллюски (*Eulima*, *Meretrix tshangirtaschensis*, *Unio*), существовавшие в Ферганском заливе в моменты сильного понижения солёности его вод (середина позднеалайского времени, середина туркестанского века). Стратиграфы не придают должного значения этим проявлениям реккурентии и потому, например, комплексы морских моллюсков сузакского яруса Ферганы многие исследователи считают бухарским, а лагунный капланбекский комплекс рассматривают как руководящий для бухарского яруса (Вялов, 1945в; Миронова, 1953, 1960), хотя основные виды этого комплекса теперь обнаружены даже в отложениях алайского и туркестанского ярусов (Архангельская, Бронштейн, Артамонов, 1959).

7. На основе изменений количественного и качественного состава фауны и осадков, отражавших смену условий обитания и осадкообразования в алайском веке, дано детальное расчленение отложений алайского яруса Ферганы (см. кн. 1, табл. 1). Выделенные стратиграфические единицы (Al_1^1 , Al_2^2 , Al_3^3) устанавливаются не только в Ферганской депрессии, но и в Чирик-Ангренском районе. Обнаружение их в разрезах, значительно удаленных друг от друга и сильно разнящихся по литологическому составу, опровергает данные А. М. Габрильяна (1951) о неполноте многих разрезов алайского яруса Северной, Юго-Западной и Юго-Восточной Ферганы. Намечено также расчленение на три пачки среднетуркестанских отложений (горизонт *m*), требующее дальнейших уточнений (см. кн. 1, табл. 4).

8. Наиболее трудным в стратиграфии палеогена Ферганы является вопрос о возрасте местных стратиграфических подразделений. Имеющиеся палеонтологические материалы еще недостаточны для уточнения возрастных сопоставлений, данных О. С. Вяловым (1945в). Большие работы в этом направлении начаты полевой группой палеогеновой комиссии Межведомственного стратиграфического комитета, в решении которой (1960) дано предварительное сопоставление разрезов палеогеновых отложений Средней Азии и Западного Казахстана и намечен план необходимых палеонтологических исследований.

9. Фациальная характеристика разнообразных и изменчивых отложений ферганского палеогена была известна лишь в общих чертах. В настоящее время детально изучены как типы пород, так и захороненные в них организмы, что позволяет восстановить типы осадков и фации Ферганского залива. Последние группируются в три фациальные комплекса: дельтовый, морской и комплекс соленых лагун.

10. При выяснении происхождения осадков рассмотрено соотношение различных типов и восстановлено их распределение на дне Ферганского залива. При этом устанавливались фациальная приуроченность бентонных организмов и изменения в составе их комплексов в связи с изменениями факторов среды.

В осадках более глубоководных зон не встречается сколько-нибудь значительной примеси форм, населявших более мелководные участки; это относится не только к макробентосу, но и к бентонным фораминиферам. Следовательно, перемещение остатков организмов от места жизни к месту захоронения было незначительным, и комплекс форм, захороненных в том или ином типе осадка, в общем отражает состав бентоса, населявшего этот грунт (за исключением бесскелетных организмов).

11. Красноцветные дельтовые отложения, ранее относившиеся А. М. Габрильяном (1948а) к прибрежным морским кластолитам, состояются чередующимися пластами грубых гравийных песчаников с примесью гальки и более тонких песчано-глинистых пород, обычно сильно карбонатных.

Особенности минералогического состава дельтовых образований не позволяют считать, что суша была сильно пенеппенизирована, но подтверждают представление тех авторов, которые полагали, что суша имела характер мелкосопочника (Наливкин, 1928; Берг, 1952). Речные воды были насыщены карбонатами, как это свойственно рекам засушливых областей, они несли много солей магния и незначительное количество органического вещества. Выяснение этих черт обстановки дало ключ к пониманию многих особенностей солевого режима Ферганского залива, состава морских отложений и фауны.

12. Отложения морского фациального комплекса наиболее разнообразны. Среди них различаются осадки прибрежной (литоральной), мелководной и относительно глубоководной зон моря.

При комплексном изучении был установлен надежный признак литоральной зоны — норы роющих десятиногих раков *Callianassa*, что значительно облегчило определение зональной принадлежности того или иного типа осадков. Отложения литоральной зоны, обычно столь редко сохраняющиеся в ископаемом состоянии, в ферганском палеогене представлены исключительно наглядно и разнообразно — галечники, гравийники и песчаники с обильным карбонатным цементом, алевролиты, глины, конгломераты-устричники, гравийные известняки, водорослевые известняки, гастроподовые ракушники, доломитовые и известковые мергели (типы осадков 1—10).

13. Отложения мелководной зоны были распространены в Ферганском заливе наиболее широко. Они представлены различными терригенными, карбонатными и терригенно-карбонатными осадками (типы осадков 11—35). Мелководная зона была густо населена донными организмами, поэтому известковые осадки представлены преимущественно органогенными разностями (устричники, ракушники, детритусовые и фораминиферовые известковые осадки и др.); слабее развиты хемогенные известковые образования (оолиты и др.). Водорослевые известковые отложения были менее распространены, чем в литоральной зоне.

14. Отложения относительно глубоководной зоны Ферганского залива представлены однообразными, но чрезвычайно характерными литологическими разностями (типы осадков 36—39) — это очень тонкоотмученные

глинистые осадки, почти бескарбонатные, изредка доломитистые, в отложениях исфаринского яруса — кремнистые. Они содержат остатки рыб и моллюсков, среди которых преобладают мелкие формы с тонкостенной раковиной, приспособленные к обитанию на слабом илистом грунте. Гастроподы встречаются редко, в осадках этой зоны совершенно отсутствуют водоросли, не обнаружены и устрицы.

15. Отложения лагун, существовавших на территории Ферганского залива, значительно отличались по типам осадков, в основном за счет различного содержания терригенного материала. Осадки лагун с малым поступлением терригенного материала (бухарский век) представлены гипсами, доломитами и, редко, доломитовыми мергелями. Осадки лагун с большим поступлением терригенного материала (конец сузакского и начало алайского веков) представлены гипсами с линзами терригенно-доломитовых пород, доломитовыми алевроитовыми мергелями и глинами, а местами гипсом с грубым галечным материалом.

16. Из отложений трех фациальных комплексов (дельтового, морского и лагунного) наиболее распространенными были отложения морского комплекса. За время существования Ферганского залива сильно менялся их литологический состав: в одни интервалы времени преобладали карбонатные осадки (Al_2 , Trk_2 , Rst_1), в другие — терригенные (Szk_1 , Al_1 , Trk_1 , Trk_3 , Rst_2 , $Isph$, Khn , Sms). Карбонатные толщи разного возраста представлены близкими типами осадков и условия их образования сходны, но сильно отличаются от условий образования глинистых толщ, которые в свою очередь генетически близки. Отложения соленых лагун имели большое распространение в бухарский век (Bch) и позднесузакское время (Szk_3), значительно меньше они были развиты в середине туркестанского века (Trk_2^2).

Таким образом, в истории осадконакопления Ферганского палеогенового бассейна могут быть выделены: 1) периоды лагунного осадконакопления; 2) периоды преимущественно терригенного осадконакопления и 3) периоды преимущественно карбонатного осадконакопления.

17. Сравнительный анализ осадков и связанных с ними комплексов организмов, а также составление 18 карт, характеризующих последовательно палеогеографию, фации и распределение организмов в Ферганском заливе, позволили с большой полнотой восстановить историю бассейна, дать новую трактовку характера залива (его значительное опреснение по временам) и выявить ряд интереснейших особенностей его развития.

18. Преподушими исследователями установлено, что уже в мезозое вокруг Ферганского бассейна существовала суша: на севере и востоке залив вдавался в Азиатский континент, на юге располагался Туркестано-Алайский остров, отделявший Ферганский залив от Таджикского моря. Эти соотношения в общем сохранились и в палеогеновую эпоху.

19. Ферганский залив, по размерам близкий к современному Аральскому морю, находился в зоне сухого и жаркого климата. Залив принимал воды нескольких рек; с более открытыми частями палеогенового моря он сообщался через проливы — западный и юго-восточный.

20. Гидрологический режим залива часто менялся в зависимости от развития тектонических движений, от характера связи с открытым морем, от соотношения притока пресных вод и испарения. Временами, когда восходящие движения проявлялись наиболее сильно и охватывали всю площадь бассейна, залив почти отчленялся от соседних частей моря и превращался в соленую доломито-гипсосадочную лагуну, населенную местами лишь скудной фауной (Bch).

В те моменты палеогенового времени, когда происходило накопление терригенных, преимущественно глинистых отложений (Szk_1 , Trk_1 , Trk_3 , Rst_2 , $Isph$, Khn), западный пролив обычно расширялся и сообщение с открытым морем улучшалось; тогда отсутствовали большие гряды и поднятия

внутри залива, лагунные осадки полностью исчезали, а среди фауны получали распространение формы более глубоководные, требовавшие солености, близкой к нормальной морской, и обитавшие преимущественно в других частях палеогенового моря. Следовательно, залив становился более глубоким и открытым, а рельеф его дна — менее расчлененным, чем во время образования карбонатных и карбонатно-сульфатных отложений. Обильное поступление терригенного материала показывает, что, когда в заливе усиливались нисходящие движения, на суше происходили поднятия, т. е. движения, развивавшиеся в пределах аккумулятивной области и зоны денудации, были разнонаправлены.

Иное соотношение движений наблюдалось в периоды преимущественного карбонатного осадконакопления (Al_2 , Trk_2 , Rst_1). Тогда восходящие движения на суше ослабевали, а в бассейне, как видно по составу и распределению осадков, движения заметно дифференцировались: возникали поднятия или даже суша в западной, слабо прогибавшейся части депрессии и в зонах барьерных гряд; центральная же котловина прогибалась. Вследствие таких изменений залив значительно обособлялся от открытого моря, сообщение с ним затруднялось и сильнее проявлялось опресняющее действие рек.

При постепенном понижении солености происходило отсеивание стеногалинных моллюсков, и в комплексе преобладали эвригалинные формы (Al_2^1). При наиболее сильно выраженном опреснении (Al_2^2 , Trk_2^1) в заливе исчезали многие бентонные организмы, но очень большое распространение получали формы, выносившие понижение солености, а также пресноводные элементы (*Unio*).

Таким образом, каждая из трех стадий существования бассейна — открытый залив (периоды накопления терригенных отложений), обособленный залив (периоды накопления карбонатных отложений) и соленая лагуна — была обусловлена сложным соотношением тектонических движений, развивавшихся в пределах областей аккумуляции и денудации.

21. История Ферганского залива в палеогеновую эпоху исключительно наглядно представляет развитие окраинного водоема, который, несмотря на наличие двух проливов, временами слабо сообщался с открытым морем и превращался в выпаривающуюся лагуну или в опресненное «озеро-море». Такие особенности свойственны бассейнам, отделенным от открытого моря подводным порогом.

22. При сравнении отложений Ферганского залива с отложениями других частей палеогенового моря (Таджикский, Приташкентский бассейны, Кызыл-Кумы и Приаралье) выясняется, что карбонатонакопление в Ферганском заливе было наиболее интенсивным. Это объясняется сочетанием ряда факторов — высокой карбонатностью поступающих в залив речных вод, большой водосборной площадью и затрудненным сообщением с открытым морем.

23. В Ферганском водоеме происходило интенсивное доломитообразование — оно осуществлялось как в соленых лагунах, так и во всем заливе в периоды его сильного обособления и значительного опреснения его вод. Доломитообразующие бассейны последнего типа ранее не были известны.

24. Судя по сохранившимся остаткам, в состав обитателей Ферганского палеогенового залива входили фораминиферы, радиолярии, сверлящие губки, шестилучевые кораллы, черви-трубкожилы, роющие и сверлящие черви, мшанки, двустворчатые и брюхоногие моллюски, иглокожие (морские ежи и офиуры), членистоногие (остракоды, баланусы, среднехвостые раки и крабы), рыбы (акулы, скаты и костистые), а также различные группы водорослей. Преобладали двустворчатые и брюхоногие моллюски, остракоды, среднехвостые роющие раки и мелкие бентонные форамини-

феры; представители других групп животных были малочисленны. Особенно бедно были представлены типично морские группы животных: иглокожие и радиолярии появлялись редко, находки кораллов и планктонных фораминифер единичны, а головоногие моллюски, брахиоподы и нуммулиты в Ферганском заливе совершенно не жили. Такая обедненность была свойственна фауне во все время существования Ферганского залива, поэтому в целом ее нельзя считать нормальной морской, как это полагали раньше.

25. Экологическое изучение почти всех ископаемых остатков и проблематических образований с применением количественных характеристик позволило восстановить население Ферганского залива, установить количественные отношения между основными группами фауны и выявить донные комплексы и их распространение в различных зонах и частях залива.

26. Наиболее полно количественный метод был применен Н. К. Быковой при изучении фораминифер, заключенных в рыхлых осадках. Это, наряду с послойным изучением фораминифер, дало возможность выделить различные донные комплексы фораминифер. В Ферганском заливе преимущественно были распространены нонионидовые и цибидидесовые комплексы, несколько меньшее распространение имели комплексы с преобладанием *Rotalia alatica* N. Вукова и дискорбисовые; при значительном обогащении залива исключительным развитием пользовались мильполидовы комплексы, а временами большое распространение приобретали фораминиферы с песчанистой раковиной.

27. Для большинства этих комплексов удалось очертить вероятные условия обитания (соленость, температура, подвижность воды, газовый режим). Авторы настоящей работы расходятся с Н. К. Быковой (1951, 1953б) в вопросе об условиях обитания комплексов песчанистых фораминифер, развитие которых, по мнению этого исследователя, определялось в основном холодноводностью, связанной с бореальными трансгрессиями, и, в меньшей степени, обитанием в зоне морской растительности, где происходило постоянное разложение растительных остатков.

Разнообразные литологические, экологические и палеогеографические данные, характеризующие условия обитания песчанистых фораминифер, а также тепловодный или тропический характер представителей макрофауны, существовавших одновременно с песчанистыми фораминиферами, противоречат представлениям Н. К. Быковой о холодноводности Ферганского бассейна. Установлено также, что лишь единичные местообитания можно считать приуроченными к зоне морской растительности; большинство же песчанистых фораминифер населяло тиховодные и относительно глубоководные части Ферганского залива, где придонные воды были обогащены углекислотой.

28. Особенно подробно, с широким использованием актуалистических данных, были изучены крупные устрицы — наиболее интересная группа моллюсков Ферганского палеогенового залива. Детальное рассмотрение различных типов устричников всех ярусов, в которых они встречаются, позволило восстановить состав устричных биоценозов, условия жизни и гибели устриц, процессы заселения устрицами различных грунтов, а также зоны, наиболее благоприятные для поселения устричных сообществ.

29. Для существования устричников наиболее благоприятными были мелководные участки Ферганского залива с подвижной водой и несколько пониженной соленостью, богатые кислородом и пищей. Большинство длительно существовавших поселений устриц было переработано волнением. В устричные биоценозы входили также животные, нуждавшиеся в твердом субстрате и подвижной воде, — прираставшие формы (различные червиструбокочилы, мшанки, баланусы и др.), моллюски-камнеточцы, сверлящие губки, сверлящие черви и некоторые другие.

30. Сравнение наблюдений и выводов относительно абиотических и биотических условий существования ферганских палеогеновых устриц с известными данными по современным устрицам показывает, что в своих отношениях к абиотическим факторам ферганские устрицы были близки к современным. Для оценки биотических взаимоотношений весьма существенно то, что в Ферганском заливе отсутствовали морские звезды, многие хищные брюхоногие моллюски и крабы, которые в современных морях являются злейшими врагами устриц; не было здесь также массовых поселений червей-сабеллярий.

31. Сильная изменчивость устриц создает большие трудности для систематиков-зоологов и палеонтологов. Вопросы систематики и филогении устриц слабо изучены; существующая классификация, предложенная О. С. Вяловым, является первым опытом системы всего огромного материала по ископаемым и ныне живущим устрицам, но она полностью лишена генетических элементов.

32. Формальный характер существующей классификации устричных (сем. *Ostreidae*) с большой ясностью выступает при рассмотрении вопроса о генетической связи устриц алайского века (*Turkostrea*) и туркестанского века (*Fatina*), которые до последнего времени относились к разным подсемействам — *Ostreinae* и *Gryphaeinae*. При полевых исследованиях нами были найдены переходные формы между представителями подрода *Turkostrea* и рода *Fatina*. Переход подготавливался постепенно и совершился относительно быстро на границе алайского и туркестанского веков, в связи с сильными изменениями условий обитания (характер субстрата, мутность воды).

33. Крупные тяжелые устрицы *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom., нуждавшиеся в плотном субстрате, начали приспосабливаться к обитанию на илистом дне и изменились в направлении расширения раковины, развития крыловидных выступов у переднего и заднего краев, причем верхняя створка лишилась выпуклости и стала вогнутой; так совершился переход от *Turkostrea* к *Fatina*.

Более длительное воздействие тех же факторов среды повлекло за собой резкую вспышку изменчивости в роде *Fatina*. Из огромного разнообразия форм *Fatina*, существовавших одновременно и совместно, в результате естественного отбора выделились и продолжали развиваться формы с развернутой раковиной, наиболее приспособленной к существованию на илистом дне [*Fatina esterhazyi* (Páv.)].

34. Сходные морфологические изменения обнаружены у другого вида подрода *Turkostrea* — *Ostrea (T.) baissunensis* Böhm, который населял преимущественно западную и юго-западную части Таджикского палеогенового бассейна. Таким образом, изменения условий обитания, происходившие на границе алайского и туркестанского веков, привели к тому, что разные виды *Turkostrea*, населявшие разные части Таджикского моря и Ферганского залива, претерпели сходные изменения и дали начало двум новым ветвям устриц.

35. Рассмотренный материал по развитию среднеазиатских генетических рядов устриц *Turkostrea* — *Fatina* и *Turkostrea* — *Kafirnigania* позволяет говорить о том, что главные изменения в морфологии устриц были следствием не внутривидовой борьбы, как полагает Стензел, изучавший сходное развитие эоценовых устриц Мексиканского залива, а явились результатом изменения определенных условий обитания, повлекших за собой и изменения образа жизни устриц.

36. Развитие устриц генетической ветви *Turkostrea* — *Fatina* было сходно с развитием других устричных рядов из юрских и меловых отложений Европы. Эти ряды рассматривались некоторыми учеными как примеры предопределенно направленного, ортогенетического развития. В действительности же сходство в развитии объясняется тем, что визу-

ченных рядах морфологические изменения были связаны с переходом от прикрепленного образа жизни к свободно лежащему. Многократное возникновение грифей из острей в процессе исторического развития мы можем рассматривать как попытки освоения остреями новых экологических ниш — мягких грунтов, на которых не могли обитать прирастающие формы.

37. Изучение развития ветви *Turkostrea* — *Fatina* показывает, что большинство из выделенных О. С. Вяловым видов и разновидностей представляют формы проявления индивидуальной изменчивости; поэтому они должны быть упразднены. В качестве одного вида с большой индивидуальной изменчивостью следует рассматривать и ранее выделявшиеся два вида и одну разновидность крупных экзогир *Amphidonta* из сумсарского яруса.

38. Раковины брюхоногих и двустворчатых моллюсков (за исключением устриц и пектинид) имеют плохую сохранность, вследствие чего они оставались изученными не полностью. Е. В. Ливеровской были изучены остатки этих моллюсков из всех ярусов ферганского палеогена, выделены донные сообщества и охарактеризованы возможные условия их существования.

39. Комплексы донных форм Ферганского залива по структуре близки к олигомикстным биоценозам; обычно в них резко преобладают немногие виды, что характерно для местообитаний с неблагоприятными условиями. Наоборот, в Ферганском заливе очень редко существовали комплексы, приближающиеся к полимикстным биоценозам, свойственные экологически оптимальным условиям открытых морей.

40. При анализе состава сообществ моллюсков выяснилось, что представители тех родов, которые в современных морях обитают в условиях хорошей солености, в Ферганском заливе редко образовывали отдельные сообщества и были мало распространены. Кроме того, эти роды были менее разнообразны в видовом отношении, чем, например, *Meretrix*, которые выносили некоторое понижение солености и почти во все время существования Ферганского залива образовывали сообщества — то вместе с представителями *Cardita*, то самостоятельные.

41. Наибольшее число сообществ и наиболее многокомпонентные сообщества характерны для тех интервалов палеогеновой эпохи, когда Ферганский залив хорошо сообщался с другими частями огромного палеогенового моря (раннесузакское и раннетуркестанское время, исфаринский век).

42. В отложениях ферганского палеогена нами было впервые обнаружено большое количество скелетных остатков высших ракообразных. Из них Я. А. Бирштейном описаны пять видов среднехвостых раков *Callianassa* и два вида крабов. Кроме того, было установлено, что во многих ярусах палеогена, а также в мелу Ферганы присутствует большое количество нор роющих животных. Изучение этих нор и их сравнение с норами современных морских беспозвоночных привели к заключению, что это норы *Callianassa*; значительно реже встречаются норы других высших ракообразных (*Ophiomorpha*, *Xenohelix*). Имеются и другие следы жизни, природа которых еще не разгадана.

43. Изучение условий захоронения остатков высших ракообразных и фацальной приуроченности их нор показало, что палеогеновые *Callianassa* населяли прибрежную полосу и отмели Ферганского залива. Они достигали массового развития при некотором понижении солености его вод, но при значительном понижении солености численность этих ракообразных сильно сокращалась; в соленых лагунах *Callianassa* не жили. Все эти данные хорошо согласуются с тем, что известно об экологии ныне живущих каллианасс.

44. Крабы, жившие в Ферганском заливе, по сравнению с каллианассами были малочисленны. Они жили в заливе тогда, когда соленость его

вод была наиболее нормальной. Среди крабов обнаружены *Pinnixa*, современные представители которых являются, между прочим, комменсалами раков из сем. *Callinassidae* (живут в их порах).

45. Из других групп животных, населявших Ферганский залив, большое распространение имели остракоды, а временами радиолярии (исфаринский, начало ханабадского веков). В раковинах крупных устриц постоянно селились сверлящие губки и различные другие сверлящие беспозвоночные, природа которых еще не выяснена. Довольно многочисленные мшанки были однообразны по родовому и видовому составу. Это, наряду с малочисленностью иглокожих, усоногих раков (баланусов) и крайней бедностью шестилучевых кораллов, явилось следствием неблагоприятных условий существования. Сравнительно разнообразно были представлены многощетинковые черви. Остатки рыб обнаружены в отложениях всех ярусов, но количество их невелико. В прибрежных морских конгломератах в Юго-Западной Фергане (Андарак) найдена наиболее древняя птица, известная с территории СССР; она относится к семейству журавлиных.

46. Среди остатков водорослей, изученных В. П. Масловым, преобладают сине-зеленые и сифонниковые водоросли, в меньших количествах найдены багряные и харовые водоросли (последние — в красноцветных дельтах северных рек). Диятомовые и жгутиковые водоросли установлены А. П. Жузе только в северо-западной предприливной части Ферганского бассейна. Остатки морской травы *Zostera* в отложениях ферганского палеогена не обнаружены, но большое распространение раков *Callinassa*, которые в современных бассейнах питаются детритом *Zostera*, позволяет предполагать, что в Ферганском заливе существовали заросли морской травы.

47. Находки остатков наземной растительности в отложениях раннесузакского времени и исфаринского века, наряду с обильными остатками разнообразной флоры в туркестанском ярусе Бадхыза (Южная Туркмения), приводят к мысли о том, что появление в отложениях остатков наземной растительности было связано с некоторым увлажнением климата, которое происходило в трансгрессивные этапы развития палеогенового бассейна.

48. Имеющийся материал освещает влияние некоторых факторов абиотической среды (солености, грунта, газового режима) на моллюсков и фораминифер, преобладавших среди населения Ферганского залива. Наиболее сильно, быстро и часто изменялась соленость.

49. При выяснении отношения организма к тому или иному фактору среды принимались во внимание сведения об экологии ныне живущих родственных форм, но решающими были данные морфофункционального анализа и материалы, характеризующие конкретную среду обитания организмов в тот или иной момент палеогеновой эпохи (палеогеографическая обстановка, состав комплексов форм, пространственное распределение и др.), а также сравнение с соответствующими данными для других этапов развития Ферганского залива и для соседних частей палеогенового моря Средней Азии. Это позволило, например, выяснить отношение к солености многих родов и видов моллюсков, на которые не могут быть перенесены данные с ныне живущих форм, а также выявить различное отношение разных видов одного рода к солености.

50. По отношению к солености среди моллюсков, населявших Ферганский залив, выделяются следующие группы: 1) моллюски, обитавшие в водах нормальной морской или близкой к ней солености; 2) эвригалинные моллюски, существовавшие в условиях, близких к нормальным морским, но легко переносившие некоторое понижение солености; 3) моллюски, выносившие значительное опреснение; 4) моллюски, выдерживавшие сильное осолонение. Наиболее хорошо приспособленными к солевому

режиму Ферганского залива были эвригалинные роды моллюсков, которые существовали от начала сузакского и до конца сумсарского века.

51. Установлено, что при постепенном понижении солености происходило отсеивание стеногалинных моллюсков и общее качественное и количественное обеднение их фауны, а затем широкое распространение приобретали немногие роды, приспособленные к обитанию в водах с пониженной соленостью. Но так как понижение солености было относительно кратковременным, эти моллюски не успевали заметно измениться и не заселяли всех возможных биотопов.

52. Бентонные фораминиферы, населявшие Ферганский залив, были значительно более чувствительны к повышению и понижению солености, чем двустворчатые и брюхоногие моллюски. Вследствие этого состав комплексов фораминифер, существовавших даже в открытом заливе, когда среди моллюсков большое распространение имели стеногалинные морские формы, был однообразен. При значительном понижении солености огромного развития достигали миллиолиды.

53. Отклонение солености залива от нормальной морской отражалось на распределении отдельных форм и их комплексов в пределах залива: в предпроливной части и в проливах селились те организмы, которые нуждались в хорошей солености и были широко распространены в открытом море, а внутреннюю часть залива заселяли другие роды моллюсков и фораминифер, представленные эндемичными видами или формами, имеющими широкое вертикальное распространение.

54. Выявлена приуроченность определенных типов бентонных организмов к различным грунтам. Она прослеживается на протяжении всего существования Ферганского залива и показывает, насколько велико было воздействие на них этого фактора. Но особенно сильно это воздействие проявилось в начале раннетуркестанского времени, когда изменение характера донных осадков привело к значительному изменению морфологии устриц и к интенсивному формообразованию, охватившему всю популяцию крупных устриц в пределах Ферганского залива и Таджикского моря.

55. По отношению к кислороду среди населения Ферганского залива намечаются следующие четыре группировки: 1) наиболее стенооксифильные организмы, 2) менее требовательные к кислороду организмы, 3) организмы, выносившие значительное понижение содержания кислорода, и 4) организмы, существовавшие при малом содержании кислорода и при обогащении придонных вод углекислотой.

56. Некоторые отношения между организмами, населявшими Ферганский залив, выясняются при изучении ископаемого материала (явления инквилинизма, эпибонты, хищничество), но о главных взаимоотношениях организмов (пищевые связи, конкуренты по пище и площади, враги) приходится судить преимущественно на основании данных об отношениях между ныне живущими близко родственными представителями.

57. Основная особенность фауны ферганского палеогена — качественная бедность, выражавшаяся как в отсутствии некоторых чисто морских групп, так и в относительно малом числе родов и видов других чисто морских организмов, была главным образом следствием сильных изменений солености вод залива.

Количественное богатство населения Ферганского залива определялось прежде всего большими запасами пищи, а также отсутствием многих организмов-конкурентов и хищников (морские звезды, осьминоги, кальмары, многие хищные гастроподы и др.), которые не могли существовать при солености, отклоняющейся от нормальной морской. Большое развитие устриц объясняется также и тем, что в мелководном, теплом и несколько опресненном Ферганском заливе они находили оптимальные

условия в отношении температуры, солености и пищи, а также достаточно плотный субстрат для поселений.

58. Сравнительный анализ населения различных зон Ферганского залива показал изменения, которые в нем происходили во времени в связи с изменениями различных факторов среды, и выявил, что некоторые роды моллюсков, населявшие залив, с течением времени расширяли диапазон глубин обитания.

59. Население Ферганского палеогенового залива по групповому и даже родовому составу обнаруживает большое сходство с населением прибрежных опресненных бухт современного Мексиканского залива, где среди донной фауны преобладают пелециподы и фораминиферы, очень большое развитие имеют устрицы и роющие ракообразные (в том числе *Callinassa*), но крайне бедны кораллы, мшанки и иглокожие.

60. Большой интерес представляет то, что по периферии Мексиканского залива находятся не только бухты с пониженной соленостью вод, но и пересоленные лагуны, в которых садится гипс. Таким образом, те обстановки, которые в Ферганском палеогеновом заливе сменяли друг друга во времени (соленые гипсосадочные лагуны и морские водоемы, в разной степени опресненные, населенные то относительно разнообразной фауной, то многочисленными устрицами, то крайне эвригалинными и пресноводными формами), сейчас существуют бок о бок в прибрежной части Мексиканского залива.

61. Побережье Мексиканского залива уже с мезозоя находилось в зоне накопления прибрежно-морских и дельтовых отложений и является одной из богатейших нефтеносных областей мира, поэтому экологическое сходство комплексов фауны двух указанных регионов приобретает особый интерес.

62. Высокую биологическую продуктивность Ферганского залива определяло обильное поступление речных вод, несущих минеральные питательные вещества, необходимые для развития организмов. Для накопления нефтематеринской органики были особенно благоприятны те отрезки времени, когда опреснение было сильнее выражено. В таких условиях особенно интенсивно развивались фито- и зоопланктон и зообентос, а захоронению органического вещества способствовали затрудненная связь с открытым морем и расчлененность рельефа дна.

63. Глубокое фациальное сходство местообитаний и характера населения Ферганского залива и ныне существующих водоемов является прекрасным примером того, как определенные условия среды воздействуют на весь комплекс фауны, формируют определенный экологический тип населения и контролируют накопления одинаковых полезных ископаемых.

ЛИТЕРАТУРА

- Аделунг А. С. 1937. Западная часть Чаткальского хребта, Ангренское плато и восточная оконечность Кураминских гор.— Геология Узбек. ССР, т. 1.
- Алексеев А. К. 1945. Среднеэоценовая фауна моллюсков из песчаников Северного Приаралья.— Ежегодн. Всеросс. палеонт. об-ва, 12, 1936—1939.
- Андрянов К. С. 1937а. Фосфориты Исфаринского района.— Агроном. руды СССР, 4.
- Андрянов К. С. 1937б. Исфаринское месторождение селитры.— Агроном. руды СССР, 4.
- Андрусов Н. И. 1897. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии.— Труды СПб. об-ва естеств., отд. геол. и минер., 25, вып. IV.
- Архангельская И. М., Бронштейн Т. Я., Артамонов А. В. 1959. О границе алайского яруса в юго-восточной части Средней Азии.— ВСЕГЕИ, информационный сборник № 22.
- Архангельский А. Д. 1916. Верхнемеловые отложения Туркестана, вып. I. Верхнемеловые отложения северо-западных Кызыл-Кумов и Ферганы.— Труды Геол. ком-та, новая серия, вып. 151.
- Архангельский А. Д. 1927. Условия образования нефти на Северном Кавказе. Серия редакции журнала «Нефть. хозяйство».
- Архангельский А. Д. 1932. Геологическое строение СССР. Геолразведиздат.
- Архангельский А. Д. и Страхов Н. М. 1938. Геологическое строение и история развития Черного моря. Изд. Геол. ин-та АН СССР.
- Архангельский А. Д., Шатский Н. С., Меннер В. В., Павловский Е. В. и др. 1937. Краткий очерк геологической структуры и геологической истории СССР. Изд. АН СССР.
- Бабков К. В. 1950. О распространении некоторых устриц в Таджикской депрессии.— Сообщ. Таджик. фил. АН СССР, вып. 27.
- Бакиров А. А., Вассоевич Н. Б., Вебер В. В., Двали М. Ф. и др. 1955. Происхождение нефти. Гостехиздат.
- Балахматова В. Т. 1949. Фораминиферы палеогена Кызыл-Кумов и их значение для стратиграфии и палеогеографии. Автореферат диссертации.
- Балахматова В. Т. 1953. Новые данные о фауне пелеципод палеоцена Ферганы.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 73.
- Барковская М. Г. 1938. К палеогеографии мела Ферганской долины.— Изв. Гос. геогр. об-ва, № 1.
- Батурин В. П. 1947. Петрографический анализ геологического прошлого по территориальным компонентам. Изд. АН СССР.
- Бедер Б. А. 1949. Воды нефтяных месторождений Средней Азии.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, вып. 3.
- Безобразова Н. Ф. 1929. К стратиграфии северо-восточной части Ферганской котловины.— Труды Ср.-Аз. гос. ун-та, серия VII-а, геол., вып. 14.
- Безобразова Н. Ф. 1930. К палеогеновым отложениям Средней Азии.— Бюлл. Ср.-Аз. геол.-разв. упр., № 3.
- Бельская Т. Н. 1954. К палеогеографии Ферганской депрессии в конце палеогена.— Изв. АН СССР, серия геол., № 6.
- Берг Л. С. 1947. Климат и жизнь. Географгиз.
- Берг Л. С. 1952. Физико-географические зоны СССР, т. 2. Географгиз.
- Бирштейн Я. А. 1956. Десятиногие ракообразные палеогена Ферганы.— Бюлл. МОИП, новая серия, 61, отд. геол., 31, вып. 1.
- Богачев В. В. 1909. Проблематическая водоросль *Taonurus* в русском палеогене.— Ежегодн. по геол. и минерал. России, 10, вып. 7—8.

- Богачев В. В. 1913. Новые находки *Taonurus* в Южной России.— Труды Тифлесск. Бот. сада, вып. 12, кн. 2.
- Богданович К. 1890. К геологии Средней Азии. Описание некоторых осадочных образований Закаспийского края и части северной Персии.— Записки СПб. минер. об-ва, ч. 26.
- Борисяк А. А. 1948. Обзор местонахождений третичных наземных млекопитающих СССР.— Труды Палеонт. ин-та АН СССР, 15, вып. 3.
- Борисяк А. А. 1899. Введение в изучение ископаемых пелеципод. Зап. СПб. мин. об-ва, серия II, ч. 37, вып. 1.
- Борнеман Б. А. 1940. Меловые отложения юго-востока Средней Азии. Изд. Научно-иссл. геол. ин-та Узбек. фил. АН СССР.
- Борнеман Б. А., Бурачек А. Р. и Вялов О. С. 1934. К вопросу о распространении третичных и меловых устриц в Средней Азии.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 12, вып. 2.
- Бранд Т. 1951. Анаэробизм у беспозвоночных. Изд-во иностр. лит-ры.
- Бродская Н. Г. 1949. Карбонатообразование в Аральском море.— Изв. АН СССР, серия геол., № 6.
- Бурачек А. Р. 1939. Раздел «Третичные отложения» в главе «Стратиграфия».— Геология Узбек. ССР, т. III.
- Быкова Н. К. 1939. Фораминиферы верхнемеловых и палеогеновых отложений Ферганской долины.— Труды Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 121.
- Быкова Н. К. 1945. Итоги изучения микрофауны меловых и палеогеновых отложений Средней Азии и перспективы ее использования.— Труды первой Среднеаз. нефт. конфер. (1941). Изд. Геол. ин-та АН Узбек. ССР.
- Быкова Н. К. 1951. Палеоэкология фораминифер палеогеновых отложений Ферганской долины. (Рукопись).
- Быкова Н. К. 1953а. Фораминиферы сузакского яруса Таджикской депрессии.— Микрофауна СССР, сб. 6.
- Быкова Н. К. 1953б. Материалы к палеоэкологии фораминифер сузакского яруса палеогена Ферганской долины.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 73.
- Быкова Н. К. 1956. Стратиграфия и фауна фораминифер палеогеновых отложений Южно-Эмбенского района. (О цикличности филогенетического развития у фораминифер). Авторефераты научн. трудов ВНИГРИ, вып. 16.
- Быкова Н. К. 1959. Материалы к палеоэкологии фораминифер алайского и туркестанского ярусов палеогена Ферганской долины.— Микрофауна СССР, сб. 10. Труды ВНИГРИ, вып. 136.
- Бэр К. М. 1862. О проекте разведения устриц у русских берегов Балтийского моря и содержание соли в разных частях его. Приложение к I тому Зап. имп. Акад. наук, № 2.
- Варенцова-Мануйленко О. М. 1953а. Пелециподы сузакского яруса палеогена Ферганы и Таджикской депрессии.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 73.
- Варенцова-Мануйленко О. М. 1953б. Некоторые виды пелеципод ферганского отдела палеогена Ферганы и Таджикской депрессии.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 73.
- Василевская Н. Д. 1949. О полтавской ксерофитной флоре Туркмении.— Докл. АН СССР, 68, № 4.
- Васильковский Н. П. 1948а. Тектоническое развитие Ферганской депрессии в кайнозой.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, вып. 1.
- Васильковский Н. П. 1948б. К открытию послелюрских гранитов в Западном Тянь-Шане.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, вып. 2.
- Вассоевич Н. Б. 1948а. К изучению слоистости осадочных горных пород.— Литол. сб., 2. Гостоптехиздат.
- Вассоевич Н. Б. 1948б. Эволюция представлений о геологических фациях.— Литол. сб., 1, изд. ВНИГРИ.
- Вассоевич Н. Б. 1951. Условия образования флиша. Гостоптехиздат.
- Вассоевич Н. Б., Клейнберг А. Т. и Шнейдер Г. Ф. 1944. К стратиграфии, петрографии и палеонтологии моласс Южной Ферганы. (Рукопись).
- Вахрамеев В. А., Пейве А. В., Херасков Н. П. 1936. Мезозой Таджикистана. Юрские и нижнемеловые отложения Гиссарского хребта и Таджикстанской депрессии.— Труды Тадж.-Памирск. экспед., вып. 58.
- Вебер В. Н. 1934. Геологическая карта Средней Азии. Лист VII-6 (Исфара), северная половина.— Труды ВГРО, вып. 194.
- Вебер В. Н. 1937. Южная Фергана.— Геология Узбек. ССР, т. I.
- Вернадский В. И. 1934. Очерки по геохимии. ОНТИ.
- Виноградов А. П. 1937 и 1944. Химический элементарный состав организмов моря.— Труды Биогехим. лабор. АН СССР, 4 и 6.
- Властов Е. В. 1940. Хозяйственное значение моллюсков. В кн.: «Руководство по зоологии», т. II. Изд. АН СССР.
- Войновский-Кригер К. Г. 1945. О значении проблематических окаменелостей и о необходимости их сбора и изучения.— Ежегодн. Всеросс. палеонт. об-ва, 12 (1936—1939).

- В о н г а з Л. Б. 1956. К стратиграфии и вулканизму меловых и третичных отложений Тоюнской депрессии.— Материалы по регион. геологии. Труды Всесоюзн. аэрогеолог. треста, вып. 2.
- В о р о б ь е в В. П. 1949. Бентос Азовского моря.— Труды Азов.-Черномор. научно-исслед. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии, вып. 13.
- В о с к р е с е н с к и й К. А. 1946. Биофильтры литорали и соображение к построению биогидрологии побережья.— Докл. Гос. океаногр. ин-та, № 58.
- В о с к р е с е н с к и й К. А. 1948. Пояс фильтраторов как биогидрологическая система моря.— Труды Гос. океаногр. ин-та, 6, вып. 18.
- В я л о в О. С. 1934. Заметка о нижнем палеогене Бухары.— Докл. АН СССР, новая серия, 1, № 1.
- В я л о в О. С. 1935. Схема деления третичных отложений Ферганы.— Докл. АН СССР, 2, № 3—4.
- В я л о в О. С. 1936а. К стратиграфии мела и палеогена Ферганы.— Материалы Тадж.-Памирск. экспед. 1934 г., вып. 47. Изд. АН СССР.
- В я л о в О. С. 1936б. К вопросу о распространении третичных устриц в Средней Азии.— Там же.
- В я л о в О. С. 1936в. Бухарский ярус.— Труды Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 75.
- В я л о в О. С. 1936г. О классификации устриц.— Докл. АН СССР, 4 (13), № 1.
- В я л о в О. С. 1936д. Краткий очерк меловой и третичной истории Ферганы.— Изв. Гос. геогр. об-ва, 68, вып. 5.
- В я л о в О. С. 1937. Руководящие устрицы палеогена Ферганы.— Труды геол.-разв. службы треста «Средазнефть», вып. 1. Ташкент.
- В я л о в О. С. 1938. Замечания о среднеазиатских *Fatima Vial* и *Turkostrea Vial*.— Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук.
- В я л о в О. С. 1939. Стратиграфия палеогена Таджикской депрессии.— Труды Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 129.
- В я л о в О. С. 1940. Палеогеновые устрицы Средней Азии. (Рукопись).
- В я л о в О. С. 1944а. Новые данные по стратиграфии третичных отложений Алайского хребта.— Докл. АН СССР, 45, № 5.
- В я л о в О. С. 1944б. Палеоген Бордобы (Заалайский хребет).— Докл. АН СССР, 44, № 5.
- В я л о в О. С. 1944в. Граница мела и палеогена в Фергане.— Докл. АН СССР, 42, № 2.
- В я л о в О. С. 1945а. Типы меловых отложений Ферганы.— Докл. АН СССР, 49, № 4.
- В я л о в О. С. 1945б. О палеогене Наукатской котловины.— Докл. АН СССР, 49, № 8.
- В я л о в О. С. 1945в. Опыт комплексного изучения третичных отложений Средней Азии.— Труды первой Среднеаз. нефт. конфер. (1941). Изд. Геол. ин-та АН Узбек. ССР.
- В я л о в О. С. 1946. О распространении алайского яруса.— Изв. Туркм. фил. АН СССР, № 2.
- В я л о в О. С. 1947а. О нефтеносности Ферганы.— Докл. АН СССР, 56, № 1.
- В я л о в О. С. 1947б. Сопоставление разрезов палеогена Туркмении с Кавказом и Средней Азией.— Изв. АН СССР, серия геол., № 3.
- В я л о в О. С. 1948а. Принципы классификации семейства *Ostreidae*.— Труды Львовск. геол. об-ва при Гос. ун-те им. Ивана Франко, палеонт. серия, вып. 1.
- В я л о в О. С. 1948б. Палеогеновые устрицы Таджикской депрессии.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 38.
- В я л о в О. С. 1948в. О палеогеновых устрицах из Кашгарии.— Докл. АН СССР, новая серия, 62, № 3.
- В я л о в О. С. 1951. Краткий очерк палеогеографии Туркмении в нижнетретичное время.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 26, вып. 1.
- В я л о в О. С. 1952. Палеоген ашхабадского типа.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 27, вып. 2.
- В я л о в О. С. 1953. К стратиграфии мела и палеогена Северной Ферганы.— Вопросы петрогр. и минер., 1. Изд-во АН СССР.
- В я л о в О. С. 1956. О сопоставлении палеогена Средней Азии, Кавказа и Крыма.— Докл. АН СССР, 110, № 4.
- В я л о в О. С., Г а б р и л ь я н А. М., З у б о в И. П. и др. 1947. Геологическое строение и перспективы нефтеносных районов Средней Азии.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 24.
- В я л о в О. С. и К о р о б к о в И. А. 1939. О стратиграфическом значении *Restinidae* из палеогена Средней Азии.— Изв. АН СССР, серия геол., № 3.
- В я л о в О. С. и М а н у й л е н к о О. М. 1939. Морские ежи палеогена Ферганы.— Пробл. палеонт., 5.
- В я л о в О. С., М а ш к о в ц е в С. Ф. и Ш а т о в Г. И. 1935. Меловой базальт в Фергане.— Докл. АН СССР, 2, № 3—4.

- Вялов О. С. и Солун В. И. 1936. О палеогеновых Turtnellidae из Ферганы.— Докл. АН СССР, 4 (13), № 4.
- Вялов О. С. и Солун В. И. 1950. Гастроподы палеогена Ферганы.— Вопросы палеонт., 1.
- Вялов О. С. и Солун В. И. 1957. Зарождение туркестанских *Fatina* в алайском ярусе.— Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии.— Труды первой сессии Всес. палеонт. об-ва 24—28 янв. 1955 г.
- Габрильян А. М. 1944. О вещественном составе карбонатных пород ряда «известняк-доломит».— Бюлл. АН Узбек. ССР, № 5—6.
- Габрильян А. М. 1945. Результаты литологических исследований нефтеносных свит Ферганы.— Труды первой Среднеаз. нефт. конфер. (1941). Изд. Геол. ин-та АН Узбек. ССР.
- Габрильян А. М. 1946. Об одном генетическом типе доломитовых образований.— Бюлл. АН Узбек. ССР, № 1.
- Габрильян А. М. 1948а. Палеогеография мезокайнозой Ферганской депрессии.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, вып. 1.
- Габрильян А. М. 1948б. Петрографо-минералогическая характеристика отложений риптанского и сумсарского ярусов Ферганской долины.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, вып. 2.
- Габрильян А. М. 1950. О характере тектонических движений на границе мела и палеогена в Северной Фергане. Докл. АН Узбек. ССР, № 7.
- Габрильян А. М. 1951. Схема ритмостратиграфии верхнемеловых и палеогеновых отложений Ферганской депрессии.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, вып. 6.
- Габрильян А. М. 1952. Химические карбонатные фации верхнего мела и палеогена Ферганской, Приташкентской и Южнотаджикской депрессий.— Зап. Узбек. отд. Всес. мин. об-ва, вып. 1.
- Габрильян А. М. 1957. Литология, палеогеография и вопросы нефтеносности верхнего мела и палеогена Ферганской депрессии. Изд. АН Узбек. ССР.
- Геккер Р. Ф. 1933. Положение и инструкция для исследований по палеоэкологии.— Изд. Сев.-Зап. геол.-разв. треста.
- Геккер Р. Ф. 1935а. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля.— Труды Палеозоол. ин-та АН СССР, 4.
- Геккер Р. Ф. 1935б. Жизнь в девонском море. Изд. АН СССР.
- Геккер Р. Ф. 1948а. Очередные проблемы палеоэкологии.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 23, вып. 1.
- Геккер Р. Ф. 1948б. Примеры палеоэкологического изучения осадочных толщ.— Литол. сб., 1. Изд. ВНИГРИ.
- Геккер Р. Ф. 1953. Устричники и устрицы Ферганского палеогена (палеоэколого-эволюционный анализ).— Бюлл. МОИП, отд. геол., 28, вып. 3.
- Геккер Р. Ф. 1954. Методы работы палеоэколога.— Третья экологическая конференция. Тезисы докладов, ч. I. Киев.
- Геккер Р. Ф. 1955. Наставление для исследований по палеоэкологии. 2-е изд. Палеонтол. ин-т АН СССР.
- Геккер Р. Ф. 1956. Экологический анализ десятиногих ракообразных Ферганского залива палеогенового моря Средней Азии.— Бюлл. МОИП, новая серия, 61, отд. геол., 31, вып. 1.
- Геккер Р. Ф. 1957. Введение в палеоэкологию. Госгеолтехиздат.
- Геккер Р. Ф. 1960. Ископаемая фация гладкого каменного морского дна. (К вопросу о типах морского каменного дна).— Труды Ин-та геологии АН ЭССР, 5.
- Геккер Р. Ф. 1961. За полное использование палеонтологии в геологической практике.— Труды V сессии Всесоюз. палеонтол. об-ва.
- Геккер Р. Ф. и Мерклин Р. Л. 1946. Об особенностях захоронения рыб в майкопских глинистых сланцах Северной Осетии.— Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 6.
- Геккер Р. Ф. и Осипова А. И. 1946. Ферганский залив палеогенового моря, его осадки и население. (Рукопись).
- Геккер Р. Ф. и Осипова А. И. 1948. Предварительный отчет о работах Ферганской палеоэкологической экспедиции в 1946 и 1947 гг. (Рукопись).
- Геккер Р. Ф. и Осипова А. И. 1951. К вопросу о состоянии и развитии советской литологии.— Изв. АН СССР, серия геол., № 3.
- Геккер Р. Ф. и Осипова А. И. 1957. Наблюдения над органическими остатками. Глава в кн.: «Методы изучения осадочных пород», т. I. Госгеолтехиздат.
- Геккер Р. Ф., Осипова А. И. и Бельская Т. Н. 1951. Ферганский залив палеогенового моря, история его развития, осадки, фауна и флора и условия их обитания. (Рукопись).
- Геккер Р. Ф., Осипова А. И. и Бельская Т. Н. 1952. 1. Ферганский залив палеогенового моря, история его развития, осадки, фауна и флора и условия их обитания. 2. Экологическая характеристика населения Ферганского залива палеогенового моря.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 27, вып. 4.

- Геккер Р. Ф., Осипова А. И., Бельская Т. Н. 1960. Ферганский залив палеогенового моря, его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развитие.— Междунаро. геол. конгресс, XXI сессия, доклады советских геологов, проблема 12. Региональная палеогеография.
- Геккер Р. Ф. и Ушаков П. В. 1961. Черви. Основы палеонтологии. (Справочник для палеонтологов и геологов СССР). Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. Изд. АН СССР.
- Герасимов П. А. 1960. Губки подмосковной юры и нижнего мела.— Материалы по геол. и полезн. ископ. центр. районов Европейской части СССР, вып. 3.
- Гинзбург И. И. и Руквишников И. А. 1951. Минералы древней коры выветривания Урала. Изд. АН СССР.
- Глазовская М. А. 1953. К истории развития современных природных ландшафтов внутреннего Тянь-Шаня. В сб.: «Памяти П. П. Семенова-Тян-Шанского». Изд. Ин-та геогр. АН СССР.
- Глесснер М. Ф. 1937. Меловые и третичные фораминиферы Кавказа.— Пробл. палеонт., 2—3.
- Головин Е. А. 1959. К палеогеографии палеогена Чирчик-Ангренского региона.— Бюлл. МОИП, новая серия, 64, отд. геол., 34, вып. 6.
- Головин Е. А., Шмариович Е. М. 1960. К стратиграфии палеогеновых отложений северо-западного склона Чаткальского хребта.— Узбек. геол. журнал, № 3.
- Гориздров З. Ф. 1915. Материалы к изучению фауны третичных отложений Туркестана.— Труды Петрогр. об-ва. естеств., 37, вып. 5.
- Грамм М. Н. 1948. О нахождении *Platygena asiatica* Rom. в Южно-Таджикской депрессии.— Докл. АН СССР, 60, № 2.
- Грамм М. Н. 1949. Использование остракод для биостратиграфического расчленения кайнозойских моласс в Ферганской и Южно-Таджикской депрессиях.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, вып. 4.
- Грамм М. Н. 1951. Некоторые новые данные о третичных красноцветных отложениях Юго-Западной Ферганы.— Докл. АН Узбек. ССР, № 9.
- Губкин И. М. 1932. Учение о нефти. Гос. н.-техн. нефт. издат.
- Губкин И. М. 1940. Урало-Волжская нефтеносная область. Изд. АН СССР.
- Гуреев А. А. 1949. Первая находка птицы в нижнем палеогене СССР.— Докл. АН СССР, 64, № 2.
- Давиташвили Л. Ш. 1936. К изучению закономерностей изменения величины тела в филогенетических рядах.— Пробл. палеонт., 1.
- Давиташвили Л. Ш. 1937. К истории и экологии моллюсковой фауны морских бассейнов нижнего плиоцена (мэртис — нижний понт).— Пробл. палеонт., 2—3.
- Давиташвили Л. Ш. 1948. Теоретические основы синхронизации верхнетретичных отложений Черноморско-Каспийского бассейна.— Материалы ВСЕГЕИ, палеонт. и стратигр., сб. 5.
- Давиташвили Л. Ш. 1949. Курс палеонтологии Гостеоиздат.
- Добролюбова Т. А. 1948. Изменчивость кораллов филогенетического ряда *Dibunophyllum bipartitum* (McCoу) — *Caninia okensis* Stuck.— Изв. АН СССР, серия биол., № 2.
- Дьяконов А. М. 1955. О способности иглокожих выдерживать понижение нормальной океанической солености.— Докл. АН СССР, 102, № 2.
- Ефремов И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись. Книга 1.— Труды Палеонт. ин-та АН СССР, 24.
- Жемчужников Ю. А. 1940. Вводная статья в сб. «Косая слоистость и ее геологическая интерпретация». Гостеоиздат.
- Жемчужников Ю. А. 1948. Что такое фауна.— Литол. сб., 1. Изд. ВНИГРИ.
- Жигаченко Б. П. 1958. Принципы стратиграфии и унифицированная схема кайнозоя. Гостоптехиздат.
- Жинько М. 1952. Стратиграфическая геология. Изд-во иностр. лит-ры.
- Зацепин В. И. 1948. Класс Polychaeta — многощетинковые черви. В кн.: «Определитель фауны и флоры северных морей СССР». Изд-во «Советская наука».
- Зеленова О. И. и Воловикова И. М. 1956. Туфогенные породы в морских отложениях алайского яруса Таджикской депрессии.— Докл. АН СССР, 108, № 3.
- Зенкевич Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II. Изд-во «Советская наука».
- Зенкевич Л. А. 1951а. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. I. Изд-во «Советская наука».
- Зенкевич Л. А. 1951б. Моря СССР, их фауна и флора. Учпедгиз.
- Зернов С. А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря.— Записки Акад. наук, III серия, 32, № 1.
- Иванов Е. В. 1926. Гидрогеологические исследования северной части Ташкентского уезда в 1923 г. (предварительный отчет).— Вестн. ирриг., № 4.
- Иванов Н. В. 1937. Юго-восточный склон Чаткальского хребта от р. Чанач до западных отрогов Атойнакского хребта. — Геология Узбек. ССР, т. I.

- Иванова Е. А. 1947. Биостратиграфия среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины.— Труды Палеонт. ин-та АН СССР, 12, вып. 1.
- Иванова Е. А. 1948. Основы биостратиграфии среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины.— Материалы ВСЕГЕИ, палеонтол. и стратигр., сб. 5.
- Иванова Е. А. 1949. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины.— Труды Палеонт. ин-та АН СССР, 21.
- Иванова Е. Н. 1953. Пластинчатожаберные моллюски рипшанского яруса Ферганы.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 66.
- Ильина А. П. 1953. Крупные фораминиферы и моллюски эоцена Мангышлака.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 73.
- Ильина А. П. 1955. Моллюски палеогена Северного Устьурта.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 89.
- Кабанов К. А. 1959. Признаки опреснения готеривского моря в Ульяновском Поволжье.— Докл. АН СССР, 124, № 4.
- Казакова В. П. 1952. Стратиграфия и фауна пластинчатожаберных моллюсков среднемиоценовых отложений Ополя.— Труды Моск. геол.-разв. ин-та им. Орджоникидзе, 27.
- Калицкий К. П. 1915. Рипшанское месторождение нефти (Ферганская область).— Труды Геол. ком-та, вып. 127.
- Калицкий К. П. 1921. Геология нефти. Изд-во «Нефтяное и сланцевое хозяйство».
- Калицкий К. П. 1924. О зостерите.— Зап. Росс. мин. об-ва, II серия, ч. 52.
- Калицкий К. П. 1936а. Об условиях залегания нефти в Ферганском районе.— Труды Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 73.
- Калицкий К. П. 1936б. Происхождение и условия залегания ферганской нефти. Там же, серия А, вып. 89.
- Калицкий К. П. 1937. Происхождение нефти из остатков растительных сообществ моря. Там же, серия А, вып. 105.
- Калицкий К. П. 1938. Поиски залежей нефти по протяжению горизонтов. Там же, серия А, вып. 108.
- Калицкий К. П. 1940. Остатки водорослей как возможный исходный материал для образования нефти. Там же, новая серия, вып. 13.
- Калицкий К. П. 1944. Научные основы поисков нефти. ВНИИ. Гостоптехиздат.
- Каптаренко-Черноусова О. К. 1951. Киевский ярус и элементы его палеогеографии.— Труды Ин-та геол. наук АН Укр. ССР, серия страт. и палеонт. вып. 3.
- Карпов В. 1903. Отчет о командировке на Черное море для изучения устричного дела.— Вестн. рыбпром., 18, № 6 и 7.
- Келлер Б. М. 1950. Стратиграфические подразделения.— Изв. АН СССР, серия геол., № 6.
- Кешман Д. 1933. Фораминиферы. ОНТИ.
- Клейнберг В. Г. 1948. Схема расчленения моласс Северной Ферганы.— Докл. АН СССР, 60, № 7.
- Клейнберг В. Г. 1953. О возрасте третичных красноцветов Ферганы.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 73.
- Клейнберг В. Г. 1956. Ферганская впадина.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 96.
- Кленова М. В. 1948. Геология моря. Учпедгиз.
- Книпович Н. М. 1938. Гидрология морей и солоноватых вод. Изд. ВНИРО.
- Колядный С. Н. 1955. Об определении вертикальных движений берега моря по отметкам нор сверлящих моллюсков.— Геол. сборн. 3(6).
- Коробков И. А. 1946. Материалы к истории нижнетретичной эпохи на территории СССР.— Вестн. Ленингр. гос. ун-та, № 3.
- Коробков И. А. 1950а. Введение в изучение ископаемых моллюсков.— Изд. Ленингр. гос. ун-та.
- Коробков И. А. 1950б. О некоторых видах моллюсков из эоценовых отложений окрестностей Кушки (Туркмения).— Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, серия геол., вып. 1.
- Коробков И. А. 1951. Pectinidae палеогена Средней Азии.— Труды Ленингр. об-ва естеств., 48, вып. 2.
- Коробков И. А. 1954. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Пластинчатожаберные. Гостоптехиздат.
- Коробков И. А. 1955а. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Брюхоногие. Гостоптехиздат.
- Коробков И. А. 1955б. Моллюски среднего эоцена Северного Кавказа и условия их обитания.— Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, № 189, серия геол. наук, вып. 6.
- Коробков И. А. 1957. К систематике семейства Pectinidae. (Сообщение первое).— Вестн. Ленингр. ун-та, № 18, серия геол. и географ., вып. 3.
- Крашенинников В. А. 1956. Эльфидинды миоценовых отложений Подолии. Автореферат диссертации, ВНИГРИ.

- Криштофович А. Н. 1948. Задачи и методы изучения ископаемой флоры для целей стратиграфии.— Материалы ВСЕГЕИ, палеонт. и стратигр., сб. 5.
- Криштофович А. Н. 1954. Растительные остатки. В кн.: «Методическое руководство по геологической съемке и поискам». Гостеолтехиздат.
- Криштофович А. Н. 1957. Палеоботаника. Гостоптехиздат.
- Кротов Б. П. 1925. Доломиты, их образование, условия устойчивости в земной коре и изменения в связи с изучением доломитов верхних горизонтов казанского яруса в окрестностях г. Казани.— Труды Об-ва естеств. при Казанск. гос. ун-те, вып. 6.
- Кудрявцев Н. А. 1952. О происхождении нефти.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 27, вып. 2.
- Курдюков К. В. 1950. Некоторые вопросы палеогеографии Ферганской котловины и скорость современных процессов эрозии и аккумуляции в ее пределах.— Изв. АН СССР, серия геол., № 5.
- Кушнар С. А. 1937. Береговой уступ нижнемелового моря в юго-западных Кызыл-Кумах.— Бюлл. МОИП, 45, отд. геол., 15, вып. 5.
- Леворсен А. И. 1958. Геология нефти. Гостоптехиздат.
- Леонов Г. П. 1953. К вопросу о принципе и критериях регионально-стратиграфического расчленения осадочных образований. В сб.: «Памяти проф. А. Н. Мазаровича». Изд. МОИП.
- Ливеровская Е. В. 1949. К вопросу об оценке условий осадконакопления по фауне моллюсков палеогена Ферганы. (Рукопись).
- Ливеровская Е. В. 1953. Материалы к восстановлению условий осадконакопления в палеогене Ферганы по фауне моллюсков.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 66.
- Липман Р. Х. 1948. О стратиграфическом значении радиолярий.— Материалы ВСЕГЕИ, общая серия, сб. 8.
- Липман Р. Х. 1950. Радиолярии эоцена Кызыл-Кумов.— Труды ВСЕГЕИ, вып. 1.
- Липман Р. Х. 1953. Материалы к изучению радиолярий палеогена западных районов Средней Азии.— Ежегодн. Всес. палеонт. об-ва, 14 (1948—1953).
- Макаров В. В. 1938. Апотима. Фауна СССР. Ракообразные, X, вып. 3.
- Максимова С. В. 1949. О некоторых особенностях залегания и сохранности раковин моллюсков.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 4.
- Максимова С. В. и Осипова А. И. 1950. Опыт палеоэкологического исследования верхнепалеозойских терригенных толщ Урала.— Труды Палеонт. ин-та АН СССР, 30.
- Мандельштам М. И. 1937. Материалы к изучению верхнемеловых и третичных Ostracoda Ферганской долины, Бухары и Гиссаро-Зеравшанской горной системы. (Рукопись).
- Мандельштам М. И. 1959. Остракоды из отложений палеогена Средней Азии.— Микрофауна СССР, сб. X. Труды ВНИГРИ, вып. 136.
- Маркевич В. П. 1957. Понятие «фация». Изд. АН СССР.
- Марков К. К. 1951. Палеогеография. Географиз.
- Марковский А. П. 1936. Геология южной части бассейна рек Ляйляк и Ак-Су.— Труды Тадж.-Пам. эксп. АН СССР, вып. 53.
- Марковский А. П. 1937. Северо-западные предгорья Туркестанского хребта.— Геол. Узбек. ССР, 1.
- Марковский Б. П. 1948. Тезисы доклада «Термин и понятие фация».—Литол. сб., 1. Изд. ВНИГРИ.
- Марковский Ю. М. 1953. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Ч. I. Изд. АН Укр. ССР.
- Мартинсон Г. Г. 1953. Новые мезозойские пресноводные пластинчатожаберные из Ферганы.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 73.
- Маслов В. П. 1937. Атлас карбонатных пород. Ч. I. ОНТИ.
- Маслов В. П. 1956а. Ископаемые известковые водоросли СССР.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 160.
- Маслов В. П. 1956б. Фациальная шкала палеогена Ферганы и Таджикской депрессии по водорослям.— Тезисы докл. I сессии Всес. палеонт. об-ва.
- Маслов В. П. 1960. Ацикулярии и их значение для стратиграфии СССР.— Палеонт. журнал, № 3.
- Месарош Н. 1954. Стратиграфия и фауна моллюсков палеогеновых отложений Трансильванского бассейна. Автореферат диссертации.
- Меркли Р. Л. 1949. К познанию палеоэкологии моллюсковой фауны верхнетарханских (спиралисовых) глин Керченского полуострова.— Изв. АН СССР, серия геол., № 6.
- Меркли Р. Л. 1950. Пластинчатожаберные спиралисовых глин, их среда и жизнь.— Труды Палеонт. ин-та АН СССР, 28.
- Меркли Р. Л. 1961. Камнеточец из палеогена Ферганы.— Палеонт. журнал, № 3.
- Милашевич К. О. 1909. Список видов моллюсков, собранных С. А. Зерновым в 1908 г. в северо-западной части Черного моря на пароходе «Академик Бэр».— Ежегодн. Зоол. музея имп. Акад. наук, 14.

- М и л а ш е в и ч К. О. 1916. Моллюски русских морей, т. 1. Моллюски Черного и Азовского морей.— Фауна России и сопредельных стран.
- М и н а к о в а Н. Е.— 1941. К стратиграфии меловых и третичных отложений Чулей.— Изд. Узбек. фил. АН СССР.
- М и н а к о в а Н. Е. 1945. Результаты изучения микрофауны палеогена Ферганы.— Труды первой Среднеаз. нефт. конф. (1941). Изд. Геол. ин-та АН Узбек. ССР.
- М и н а к о в а Н. Е. 1948а. Итоги и очередные задачи в области изучения микрофауны мезокайнозоя Средней Азии.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, вып. 1.
- М и н а к о в а Н. Е. 1948б. Стратиграфия палеогеновых отложений Ферганы и Приташкентского района по фауне фораминифер.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, вып. 2.
- М и н а к о в а Н. Е. 1952. Новые данные о микрофауне и условиях образования отложений сумсарского яруса Юго-Западной Ферганы.— Изв. АН Узбек. ССР, вып. 6.
- М и н а к о в а Н. Е. 1953. Фораминиферы палеогеновых отложений Ферганы и Приташкентского района.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, сб. 2.
- М и н а к о в а Н. Е. 1958. Стратиграфия палеогеновых отложений Средней Азии.— Тезисы докладов к совещанию по унификации стратиграфических схем Средней Азии. Госгеолтехиздат.
- М и р о н о в а Л. В. 1952. Стратиграфия и фауна моллюсков бухарского яруса Средней Азии. Автореферат диссертации.
- М и р о н о в а Л. В. 1953. Некоторые спорные вопросы стратиграфии низов палеогена Средней Азии.— Вестн. Ленингр. ун-та, № 10.
- М и р о н о в а Л. В. 1954. Возраст отложений бухарского яруса и схема палеогеографии Средней Азии.— Вестн. Ленингр. ун-та, № 1.
- М и р о н о в а Л. В. 1958. О границе бухарской и сузакской свит.— Тезисы докладов к совещанию по унификации стратиграфических схем Средней Азии. Госгеолтехиздат.
- М и р о н о в а Л. В. 1960. Бухарская свита палеогена Средней Азии (Стратиграфия и руководящие комплексы моллюсков).— Труды ВСЕГЕИ, новая серия, 38.
- М и х а й л о в с к и й С. Н. 1914. Геологические исследования в Центральной Бухаре.— Записки Горн. ин-та, 5, вып. 2—3.
- М о р о з о в а В. Г. 1949. Стратиграфическое распределение фораминифер в палеогене Туркмении.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 24, вып. 3.
- М у ш к е т о в Д. И. 1913. Алайку. Отчет о геологических исследованиях в Восточной Фергане в 1912 г.— Изв. Геол. ком-та, 32.
- М у ш к е т о в Д. И. 1928. Геологическая карта Средней Азии. Листы VI-7 и VII-7 (Восточная Фергана). Ч. 1.— Труды Геол. ком-та, новая серия, вып. 169.
- Н а л и в к и н Д. В. 1926. Очерк геологии Туркестана. Ташкент—Москва.
- Н а л и в к и н Д. В. 1928. Палеогеография Средней Азии в кенозойскую эру.— Изв. Геол. ком-та, 47, № 2.
- Н а л и в к и н Д. В. 1933. Учение о фациях. ОНТИ.
- Н а л и в к и н Д. В. 1956. Учение о фациях, т. I и II. Изд. АН СССР.
- Н и к и т и н В. Н. 1934. Гудзутская устричная банка.— Труды научн. рыбохоз. и биол. станции Грузии, 1, вып. 1.
- Н и к о л а е в В. А. 1926. Заметка о щелочных породах бассейна Тоюна в Кашгарии.— Записки Росс. минер. об-ва, ч. 4, вып. 2.
- Н о и н с к и й М. Э. 1913. Самарская Лука.— Труды Об-ва естеств. при Казанск. ун-те, 45, вып. 4—6.
- О б р у ч е в В. А. 1940. Пограничная Джунгария. Изд. АН СССР, т. III, вып. 2.
- О в е ч к и н Н. К. 1954. Отложения среднего палеогена Тургайской впадины и Северного Приаралья.— Труды ВСЕГЕИ.
- О в ч и н н и к о в П. Н. 1940. К истории растительности юга Средней Азии.— Сов. ботаника, № 3.
- О г н е в В. Н. 1937. Ак-Бель, Ак-Чоп и Супе-Тау.— Геология Узбек. ССР, т. I.
- О г н е в В. Н. 1949. Палеогеография р. Нарын в геологической истории западного Тянь-Шаня.— Изв. Всес. геогр. об-ва, 81, вып. 4.
- О с и п о в а А. И. 1947. Осадки и бентос нижнеалайского моря в районе Исфары (Ю. Фергана).— Докл. АН СССР, 58, № 9.
- О с и п о в а А. И. 1949. Материалы к литологической и фациальной характеристике отложений палеогена Юго-Восточной Ферганы.— Докл. АН СССР, 64, № 3.
- О с и п о в а А. И. 1954. Ферганский залив палеогенового моря, история его развития и условия обитания населявшей его фауны и флоры. Автореферат диссертации.
- О с и п о в а А. И. 1955. Палеоэколого-литологический анализ осадочных толщ как основа детальной стратиграфии.— Вопросы геол. Азии, II. Изд. АН СССР.
- О с и п о в а А. И. 1956а. О стратиграфическом значении фауны капланбекского комплекса палеогена Средней Азии.— Докл. АН СССР, 111, № 5.
- О с и п о в а А. И. 1956б. Условия образования доломитов в Ферганском заливе палеогенового моря. В сб.: «Типы доломитовых пород и их генезис» — Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 4.

- Осипова А. И. 1958. О спорных вопросах стратиграфии нижних горизонтов палеогена юго-востока Средней Азии.— Изв. АН СССР, серия геол., № 8.
- Осипова А. И. 1961. О нижней границе алайского яруса палеогена Ферганы и о сопоставлении алайских отложений Ферганы и Таджикской депрессии.— Геол. сб. Львовск. геол. об-ва, № 7—8.
- Осипова А. И. и Ливеровская Е. В. 1956. К характеристике таджикского палеогенового моря и его фауны в сузакский и алайский века.— Изв. АН СССР, серия геол., № 2.
- Основы палеонтологии. (Справочник для палеонтологов и геологов СССР). Общая часть. Простейшие. 1959. Изд. АН СССР.
- Основы палеонтологии. (Справочник для палеонтологов и геологов СССР). Моллюски—панцирные, двусторчатые, лопатоногие. 1960. Изд. АН СССР.
- Перельман А. И. 1954. К вопросу о геохимических условиях образования красноцветной формации.— Докл. АН СССР, 94, № 2.
- Петрушевский Б. А. 1940. Палеогеография и тектоника Афганистана и Таджикистана.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, серия геол., вып. 8.
- Петрушевский Б. А. 1951. О природе азиатского горного пояса. В сб.: «Памяти А. Д. Архангельского». Изд. АН СССР.
- Петрушевский Б. А. и Зайцев Н. С. 1936. Палеогеновые отложения южного склона Гиссарского хребта. Материалы Тадж.-Памирск. экспед. 1934 г., вып. 57. Изд. АН СССР.
- Пидопличко И. Г. и Макеев П. С. 1952. О климатах и ландшафтах прошлого. Изд. АН Укр. ССР.
- Попов В. И. 1938. История депрессий и поднятий Западного Тянь-Шаня. Изд. Ком-та наук Узбек. ССР.
- Попов В. И. 1954. Литология кайнозойских моласс Средней Азии. Изд. АН Узбек. ССР.
- Порфирьев В. Б. 1941. Условия образования нефти и нефтяных месторождений в республиках Средней Азии. Изд. Узбек. фил. АН СССР.
- Пустовалов Л. В. 1940. Петрография осадочных пород, т. I и II. Гостоптехиздат.
- Разин А. И. 1934. Морские промысловые моллюски Южного Приморья.— Изв. Тихоок. научн. ин-та рыбн. хоз., 8.
- Ратеев М. А. и Осипова А. И. 1958. Глинистые минералы в отложениях аридной зоны палеогена Ферганы.— Докл. АН СССР, 123, № 1.
- Раузер-Черноусова Д. М. 1950. Фауны верхнекаменноугольных и артинских отложений Стерлитамакско-Ишимбайского Приуралья (на основе изучения фузулиний).— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, геол. серия (№ 43), вып. 119.
- Резвой Д. П. и Биличева Г. И. 1954. К вопросу о положении береговой линии палеогенового моря в Юго-Западной Фергане.— Геол. сб. Львовск. геол. об-ва, № 1.
- Ренгартен В. П. 1934. Заалайский хребет.— Труды Тадж. компл. эксп. 1932 г., вып. 2.
- Решение полевой группы палеогеновой комиссии Межведомственного стратиграфического комитета по составлению опорных стратиграфических разрезов палеогена Средней Азии и Западного Казахстана, 1960. Изд. ВСЕГЕИ.
- Родина А. Г. 1948. Роль бактерий и дрожжевых грибов в питании *Cladocera* (*Daphnia magna*).— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 8, вып. 3.
- Рожкова Е. В. и Горецкий Ю. К. 1945. Современные кремневые отложения.— Труды Всес. научно-исслед. ин-та минер. сырья, вып. 177.
- Романовский Г. Д. 1878, 1884, 1890. Материалы для геологии Туркестанского края, I, II и III.
- Романовский Г. Д. 1879. Два новых вида, из семейства Устричных раковин, найденных в Ферганской области.— Зап. СПб. минер. об-ва, серия II, ч. 14.
- Романовский Г. Д. 1882. Ферганский ярус меловой почвы и палеонтологический его характер.— Зап. СПб. минер. об-ва, серия II, ч. 17.
- Руководство по зоологии. Под ред. В. А. Догеля и Л. А. Зенкевича, т. II, 1940.
- Рухин Л. Б. 1953. Основы литологии. Гостоптехиздат.
- Рухин Л. Б. 1955. Палеогеография Юго-Восточной Ферганы в меловом периоде.— Уч. зап. Ленингр. гос. ин-та, № 189, серия геол. наук, вып. 6.
- Рыжков О. А. 1951. Тектоническое развитие Ферганской депрессии в мезозое и кайнозое.— Труды Ин-та геол. наук АН Узбек. ССР, вып. 6.
- Сапожников Д. Г. 1951. Современные осадки и геология озера Балхаш.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, геол. серия (№ 53), вып. 132.
- Сборник «Памяти академика И. М. Губкина». 1951. Изд-во АН СССР.
- Сигаль Ж. 1956. Фораминиферы. Гостоптехиздат.
- Симаков С. Н. 1952. К стратиграфии палеогена Ферганы и Таджикской депрессии.— Докл. АН СССР, 82, № 1.
- Симаков С. Н. 1953. Вопросы стратиграфии палеогена Ферганы и Таджикской депрессии.— Труды ВНИГРИ, новая серия, вып. 66.

- Симаков С. Н., Клейнберг В. Г., Воробьев А. А., Запрудская М. А., Нарижная В. Е., Пояркова З. Н. и Хуторов А. М. 1957. Геологическое строение и нефтеносность Ферганы.— Труды ВНИГРИ, вып. 410.
- Симпсон Д. Г. 1948. Темпы и формы эволюции. Изд-во иностр. лит-ры.
- Скарлато О. А. 1960. Двустворчатые моллюски дальневосточных морей СССР (отряд *Dysodonta*). Определители по фауне СССР, изд. Зоол. ин-та АН СССР, 71.
- Слодкевич В. С. 1929. Некоторые новые или мало изученные *Corbulidae* из эоценовых отложений Туркестана.— Изв. Геол. ком-та, 43, № 3.
- Смирнов В. П. 1929. Десарода из рыбных пластов на Черной реке в окрестностях Владикавказа.— Труды Сев.-Кавк. асс. научно-иссл. ин-тов, № 59.
- Смирнов В. П. 1936. Рыбы северо-кавказского олигоцена (Чернореченский район). 1.— Труды Узбек. гос. ун-та.
- Смит П. В. 1956. Исследование по проблеме происхождения нефти. Госгостехиздат.
- Соколов Д. В. 1910. К вопросу о ферганском ярусе.— Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., 23 (1909).
- Соколов Д. В. 1912. Об отношениях между ферганским ярусом и верхним мелом в Фергане.— Ежегодн. геол. и мин. России, 14, вып. 4—5.
- Солун В. И. 1954. О сопоставлении риптанского яруса Ферганы и Таджикской депрессии.— Геол. сб. Львовск. геол. об-ва, № 1.
- Солун В. И. 1958. Стратиграфия палеогеновых отложений восточной части Туркменской ССР.— Тезисы докладов к совещанию по унификации стратиграфических схем Средней Азии. Госгостехиздат.
- Степанов Д. Л. 1959. Политипическая концепция вида в палеонтологии.— Палеонт. журнал, № 3.
- Страхов Н. М. 1945а. О значении современных озерных и лагунных водоемов для познания процессов осадкообразования.— Изв. АН СССР, серия геол., № 1.
- Страхов Н. М. 1945б. Климатическая зональность в верхнем палеозое на северо-западе Евразии.— Сов. геол., № 6.
- Страхов Н. М. 1947а. О карбонатном режиме рек.— Сов. геол., № 18.
- Страхов Н. М. 1947б. К познанию закономерностей и механизма морской седиментации, I. Черное море.— Изв. АН СССР, серия геол., № 2.
- Страхов Н. М. 1948. Основы исторической геологии, ч. 1. Госгеолиздат.
- Страхов Н. М. 1951. Известково-доломитовые фации современных и древних водоемов.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, серия геол. (№ 45), вып. 124.
- Субботина Н. Н. 1947. Фораминиферы датских и палеогеновых отложений Северного Кавказа. В сб.: «Микрофауна нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии». Ленгостехиздат.
- Субботина Н. Н. 1950. О биомических особенностях эпохи отложения осадков горизонта горячего ключа.— Докл. АН СССР, 75, № 2.
- Субботина Н. Н., Быкова Н. К., Морозова В. Г. 1935. Стратиграфическое распределение фораминифер в палеогене Ферганы (Средняя Азия). (Рукопись).
- Суворов А. И. 1954. Тектоническое районирование Ферганской впадины по генетическим признакам.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, геол. серия (№ 68), вып. 158.
- Татарский В. Б. 1939. Литология нефтеносных карбонатных пород Средней Азии и происхождения нефтеносных доломитов.— Труды Нефт. геол.-разв. ин-та, серия А, вып. 112.
- Татарский В. Б. 1949. О распространенности раздоломиченных пород.— Докл. АН СССР, 69, № 6.
- Татарский В. Б. 1953. Раздоломичивание и связанные с ним вопросы.— Вестн. Ленингр. ун-та, № 1.
- Татарский В. Б. 1955. Петрографические типы, расчленение и условия образования бухарского яруса Таджикской депрессии.— Уч. зап. Ленингр. ун-та, № 189, геол. серия, вып. 6.
- Теодорович Г. И. 1946. О генезисе доломита осадочных образований.— Докл. АН СССР, 53, № 9.
- Теодорович Г. И. 1950. Литология карбонатных пород Урало-Волжской области. Изд. АН СССР.
- Тесленко Г. И. 1949. Днатомовые опоки сузакского яруса Ферганы.— Труды Ин-та геол. АН Узбек. ССР, вып. 4.
- Уклонский А. С. 1940. Парагенезис серы и нефти. Изд. Узбек. фил. АН СССР.
- Ферсман А. Е. 1913. Исследования в области водных магнетизальных силикатов группы циллерита, церматита и палыгорскита.— Зап. Акад. наук, 32, вып. 2.
- Фурсенко А. В. 1959. Подкласс *Foraminifera*. Общая часть. В справочнике: «Основы палеонтологии». Изд. АН СССР.
- Хан В. Е. 1950. О некоторых основных понятиях в учении о фациях и формациях.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 25, вып. 6.
- Халилов Д. М. 1948. Стратиграфия верхнемеловых и палеогеновых отложений Малого Балхана по фауне фораминифер. Азнефтеиздат.

- Х в о р о в а И. В. 1953. История развития средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы.— Труды Палеонт. ин-та АН СССР, 43.
- Х у а н Б о - д и н ь. 1952. Основные черты тектонического строения Китая. Изд-во иностр. лит-ры.
- Ц е й с л е р В. М. 1958. Сверлящие моллюски из альбских отложений Крыма.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 33, вып. 3.
- Ч е р н ы ш е в Ф. Н., Б р о н н и к о в М. М., В е б е р В. Н. и Ф а а с А. В. 1910. Андижанское землетрясение 3/16 декабря 1902 г.— Труды Геол. ком-та, новая серия, вып. 54.
- Ш в е ц о в М. С. 1934. Петрография осадочных пород. ОНТИ.
- Ш в е ц о в М. С. 1948. Петрография осадочных пород. Гостеоллиздат.
- Ш м и д т О. И. 1953. О третичных морских ежах Средней Азии. В сб.: «Стратиграфия и фауна меловых и третичных отложений Средней Азии». Изд. ВНИГРИ.
- Ш н е й д е р Г. Ф. 1947. К стратиграфии кайнозойских моласс Ферганы.— Докл. АН СССР, 58, № 6.
- Ш у л ь ц С. С. 1943. О соотношении процессов кайнозойского осадкообразования, складчатости и формирования гор в Тянь-Шане.— Изв. АН СССР, серия геол., № 2.
- Ш у л ь ц С. С. 1948. Анализ новейшей тектоники и рельеф Тянь-Шаня. Географиз.
- Э б е р з и н А. Г. 1951. Об изменении состава черноморской конхилиофауны в связи с инвазией *Rapana* и о значении этого явления для палеонтологии.— Докл. АН СССР, 89, № 5.
- Ю с у п о в а С. М. 1939. Монтмориллонит из Зап. Сулюкты.— Докл. АН СССР, 25, № 3.
- Ю с у п о в а С. М. 1945. Физико-химические свойства бентонитовых глин Чангыртапа и применение их в нефтяной промышленности.— Труды первой Среднеаз. нефт. конфер. (1941). Изд. Геол. ин-та АН Узбек. ССР.
- Я н ш и н А. Л. 1950. Палеоген Мангышлака.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 25, вып. 4.
- Я н ш и н А. Л. 1953. Геология Северного Приаралья.— Материалы к позн. геол. строения СССР. Изд. МОИП, новая серия, вып. 15 (19).
- Я н ш и н А. Л. 1955. Современное состояние стратиграфии третичных отложений в Западной Европе и задачи ее разработки в СССР.— Тезисы докладов совещания по разработке унифицированной стратиграфической шкалы третичных отложений Крымско-Кавказской области. Изд. АН Азерб. ССР.
- Я р ц е в а М. В. 1951. О верхнеэоценовых миллиолидах Никопольского района и среде их обитания.— Труды Ин-та геол. наук АН Укр. ССР, серия стратигр. и палеонтол., вып. 6.
- Я ш н о в В. А. 1948. Подкласс Radiolaria. В кн.: «Определитель фауны и флоры северных морей СССР». Изд-во «Советская наука».
-
- A b e l O. 1935. Vorzeitliche Lebensspuren. Jena.
- A m e m i y a I. 1928. Ecological studies of Japanese oysters with special reference to the salinity of their habitats.— J. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo, v. 9, № 5 (1926—1928).
- A n d r é e K. 1920. Geologie des Meeresbodens, Bd. II.
- A v i a s J. 1957. Sur l'origine de certains Problematia pétrifiés des marais côtiers de la Nouvelle-Calédonie.— C. r. Soc. Géol. France, № 15—16.
- A z p e i t a M. F. 1932. Datos para el estudio paleontológico del flysch de la costa Cantábrica y de algunos puntos de España.— Bol. Inst. Geol. Min. España, v. 53.
- B a d e r R. G. 1954. The role of organic matter in determining the distribution of pelecypods in marine sediments.— J. Marine Res., v. 13, № 1.
- B a l s s H. 1956. Decapoda. В кн.: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, V Bd., I Abt., 7 Buch, 11 Lief.
- B a t h e r F. A. 1909. Fossil representatives of the lithodomous worm *Polydora*.— Geol. Mag., n. ser., dec. V, v. VI.
- B e r g e r W. 1957. Eine spiralförmige Lebensspur aus dem Rupel der bayerischen Beckenmolasse.— N. Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., № 12.
- B e u r l e n K. 1958. Die Exogyren. Ein Beitrag zur phyletischen Morphogenie der Austern.— N. Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., № 5.
- B l e g v a d H. 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. — Reports Danish Biol. Station, 22.
- B o e t t g e r C. R. 1934. Die Ausbildung sekundärer Schalenskulptur bei festsitzenden Muscheln.— Paläontol. Zs., Bd. 16.
- B ö h m J. 1899. Über einige Fossilien aus Buchara.— Zs. Deutsch. Geol. Gesellsch., Bd. 51.
- B ö h m J. 1902. Über cretaceische und eocäne Versteinerungen aus Ferghana. In: K. F u t t e r e r. Durch Asien. Erfahrungen, Forschungen und Sammlungen während der von Amtmann Dr. Helderer unternommenen Reise. Bd. III. Naturwissenschaftliche und meteorologische Ergebnisse. Berlin.

- Böhm J. 1933 Die palaeogene Fauna Ost-Turkestan.— Zs. Deutsch. Geol. Gesellsch., Bd. 85, H. 2.
- Bro tzen F. 1948. The Swedish Paleocene and its foraminiferal fauna.— Sver. geol. undersökn., ser. C, № 493, Årsbok 42, № 2.
- Caspers H. 1950. Die Lebensgemeinschaft der Helgoländer Austernbank.— Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuch., Bd. 3.
- Castle W. E. 1932. Body size and body proportions in relation to growth rates and natural selection.— Science, v. 76.
- Clarke G. L. 1954. Elements of ecology. New York.
- Cottreau et Alexat. 1908—1910. Sur une Scutelline nouvelle de l'Asie Centrale.— Bull. Soc. Géol. France, 4-me sér., t. 8.
- Cowles R. P. 1915. The habits of some tropical Crustacea, II.— Philippine J. Sci., v. 10, Sect. D, № 1.
- Dacqué E. 1921. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin.
- Danton J. et Heldt H. 1932. L'ostréiculture en Tunisie.— Bull. Station océanograph. Salamba, № 30.
- Déchaseaux C. 1945. L'adaptation chez les lamellibranches jurassiques et crétacées.— Ann. paléontol., 34.
- Deecke W. 1913. Paläobiologische Betrachtungen. II. Über Zweischaler.— N. Jahrb. Min. etc., BBd. 35.
- Douvillé H. 1907. Perforations d'Annélides.— Bull. Soc. Géol. France, 4-me sér., t. 7.
- Dryden L. 1933. *Xenohelix* in the Maryland Miocene.— Proc. Nation. Acad. Sci. USA, v. 19, № 1.
- Ehrenberg K. 1938. Bauten von Decapoden (*Callianassa* sp.) aus dem Miozän (Burdigal) von Burghschleinitz bei Eggenburg im Gau Nieder-Donau (Niederösterreich).— Paläontol. Zs., Bd. 20, № 3/4.
- Ehrenberg K. 1944. Ergänzende Bemerkungen zu den seinerzeit aus dem Miozän von Burghschleinitz beschriebenen Gangkernen und Bauten dekapoder Krebse.— Paläontol. Zs., Bd. 1923, H. 3/4.
- Eichwald E. 1865. Lethaea rossica ou Paléontologie de la Russie, pt. II, 1.
- Ercegovič A. 1957. Principes et essai d'un classement des étages benthiques.— Rec. Trav. Stat. Marine Endoume, № 22.
- Fairbridge R. W. 1957. The dolomite question.— Soc. Econom. Paleontol. a. Mineral., a Symposium, Spec. publ., № 5.
- Fenton C. L. 1937. Life long ago. (The story of fossils). New York.
- Fischer P. H. 1880. Sur les conditions d'existence de l'*Ostrea angulata* Lamarck.— J. Conchylol., 3 sér., t. 20, v. 28.
- Fischer P. 1943. La répartition actuelle des mollusques marins envisagé comme base d'appréciation pour les géologues.— Bull. Soc. Géol. France, 5 sér., t. 13.
- Fox H. M. 1927. Zoological results of the Cambridge expedition to the Suez Canal. I. General part.— Trans. Zool. Soc. London, v. 22, № 1.
- Freise F. W. 1938. Untersuchungen am Schlick der Mangroveküste Brasiliens.— Chemie der Erde, Bd. 11.
- Fuchs A. 1895. Studien über Fucoiden und Hieroglyphen.— Denkschr. Akad. Wissensch. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 62.
- Gail C. H. 1909. Austernzucht in norwegischen Pollern.— Naturwissensch. Wochenschrift, N. F., VIII.
- Galtsoff P. a. Luce R. 1930. Oyster investigations in Georgia Appen. 5. Rep. U. S. Commiss. Fishery for 1930. Bureau of Fisheries, Dec. № 1077.
- George T. N. 1933. Palingenesis and paleontology.— Biol. Rev., Cambridge, v. 8, № 2.
- Gilliland W. N. a. La Rocque A. 1952. A new *Xenohelix*? from the Paleocene of Utah.— J. Paleontol., v. 26, № 3.
- Götz G. 1931. Bau und Biologie fossiler Serpuliden.— N. Jahrb. Miner., Geol., Paläontol., BBd. 66, Abt. B.
- Grewingk K. 1853. Die geognostischen und geographischen Verhältnisse des nördlichen Persien.— Verhandl. Russ. Kais. Min. Gesellsch. St.-Petersburg (1852—1853).
- Gunter G. 1947. Paleoecological importance of certain relationships of marine animals to salinity.— J. Paleontol., v. 21.
- Gunter G. 1950. The generic status of living oysters and the scientific name of the common American species.— Amer. Midland Naturalist, v. 43, № 2.
- Haa s F. 1941. Брн.: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III, 3 Abt., Bivalven, T. II, Lief. 3.
- Hagmeier A. u. Kändler R. 1925—1927. Neue Untersuchungen im nordfriesischen Wattenmeer und auf den fiskalischen Austerbänken.— Wissensch. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland, N. F., Bd. 16, H. 6.
- Hallam A. 1959a. On the supposed evolution of *Gryphaea* in the Lias.— Geol. Mag., v. 96, № 2.
- Hallam A. 1959b. The supposed evolution of *Gryphaea*.— Geol. Mag., v. 96, № 5.

- Häntzschel W. 1934. Schraubenförmige und spirale Grangänge in turonen Sandsteinen des Zittauer Gebirges.— *Senckenbergiana*, Bd. 16, H. 4/6.
- Häntzschel W. 1935. *Xenohelix saxonica* n. sp. und ihre Deutung.— *Senckenbergiana*, Bd. 17, № 1/2.
- Häntzschel W. 1952. Die Lebensspur *Ophiomorpha* Lundgren im Miozän bei Hamburg, ihre weltweite Verbreitung und Synonymie.— *Mitteil. Geol. Staatsinst. Hamburg*, H. 21.
- Häntzschel W. 1955a. Lebensspuren als Kennzeichen des Sedimentationsraumes.— *Geol. Rundschau*, Bd. 43, H. 2.
- Häntzschel W. 1955b. Rezenten und fossile Lebensspuren, ihre Deutung und geologische Auswertung.— *Experientia*, v. XI/10.
- Hayasaka I. 1935. The burrowing activities of certain crabs and their geological significance.— *Amer. Midland Natur.*, v. 16, № 1.
- Heberer G. 1930. Am Mangrovestrand von Ekas. In: B. Rensch. Eine biologische Reise nach den Kleinen Sunda-Inseln. Berlin.
- Hedgpeth J. W. 1953. An introduction to the zoogeography of the northwestern Gulf of Mexico with reference to the invertebrate fauna.— *Publ. Inst. Mar. Sci.*, v. 3, № 1.
- Hedgpeth J. W. 1954. A problem in oyster taxonomy.— *Syst. Zool.*, v. 3, № 1.
- Hill R. Th. a. Vaughan Th. W. 1898. The Lower Cretaceous Gryphaeas of the Texas region.— *Bull. U. S. Geol. Survey*, № 151—152.
- Hopkins S. H. 1957. Oysters. Treatise on marine ecology and paleoecology, v. 1. Ecology.— *Geol. Soc. Amer.*, mem. 67, v. 1.
- Hummel K. 1930. Tierfährtenbilder vom Tropenstrand.— *Natur u. Museum*, Bd. 60, H. 2.
- Imlay R. W. 1957. Paleocology of Jurassic seas in the Western Interior of the United States. Treatise on marine ecology and paleoecology, v. 2. Paleocology.— *Geol. Soc. Amer.*, mem. 67, v. 2.
- Jackson R. T. 1880. The development of the oyster with remarks on allied genera.— *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, v. 26.
- Jourdy E. 1924. Histoire naturelle des Exogyres.— *Ann. paléontol.*, t. XIII.
- Joysey K. E. 1959. A review of the evolution of *Gryphaea incurva*.— *Proc. XV-th Intern. Congr. Zool.*, sect. II, pap. 15.
- Kieh J. 1930. Observations sur le genre *Ostrea* dans l'éocène des régions Mésogénnes.— *Bull. Soc. Géol. France*, 4-me sér., t. 30, fasc. 1—2.
- Korringa P. 1951. The shell of *Ostrea edulis* as a habitat.— *Arch. Néerland Zool.*, t. 10, l. 1.
- Korringa P. 1952. Recent advances in oyster biology.— *Quart. Rev. Biol.*, v. 27, 3 a. 4.
- Krejci-Graf K. 1935. Bauten und Fährten von Krabben. Beobachtungen am Tropenstrand, I.— *Senckenbergiana*, Bd. 17, H. 1/2.
- Krejci-Graf K. 1937. Über Fährten und Bauten tropischer Krabben.— *Geol. d. Meere und Binnengewässer*, Bd. 1, H. 2/3.
- Kükenthal W. u. Krumbach T. 1923—1925. Handbuch der Zoologie, Bd. 1.
- Ladd H. S. 1951. Brackish-water and marine assemblages of the Texas coast, with special reference to mollusks.— *Publ. Inst. Mar. Sci.*, v. 2, № 1.
- Ladd H. S., Hedgpeth J. W. a. Post R. 1957. Environments and facies of existing bays on the Central Texas coast. Treatise on marine ecology and paleoecology, v. 2. Paleocology.— *Geol. Soc. Amer.*, mem. 67, v. 2.
- Lange W. 1932. Über spirale Wohngänge, *Labispira bispiralis* gen. nov. spec. nov., ein Leitfossil aus der Schlothemenstufe des Lias Norddeutschlands.— *Zs. Deutsch. Geol. Gesellsch.*, Bd. 84, H. 7.
- Laubenfels M. W. 1955. Porifera. Treatise on invertebrate paleontology. Edit. R. C. Moore. Part E. Archaeocyatha and Porifera.
- Lessertisseur J. 1955. Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique.— *Mém. Soc. Géol. France*, n. sér., 74.
- Leuthardt F. 1929. Über merkwürdige Wachstumsbeziehungen zwischen Ober- und Unterschale bei festsitzenden fossilen Austern.— *Verhandl. Schweiz. naturf. Gesellsch.*, 190 Jahresversaml. T. II.
- Lunz G. R. 1941. *Polydora*, a pest in South Carolina oysters.— *Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, v. 57, № 2.
- MacGinitie G. E. 1930. The natural history of the mud shrimp *Upogebia pugettensis* (Dana).— *Ann. Mag. Nat. Hist.*, v. 6, ser. 10.
- MacGinitie G. E. 1934. The natural history of *Callianassa californiensis* Dana.— *Amer. Midland Natur.*, v. 15, № 2.
- MacGinitie G. E. 1935. Ecological aspects of a California marine estuary. *Amer. Midland Natur.*, v. 16, № 5.
- MacGinitie G. E. a. MacGinitie N. 1949. Natural history of marine animals. McGraw-Hill.
- MacLennan R. M. a. Trueman A. E. 1942. Variation in *Gryphaea incurva* (Sow.) from the Lower Lias of Loch Aline, Argyll.— *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, B, v. LXI.

- Mansfield W. C. 1927. Some peculiar fossil forms from Maryland.— Proc. U. S. Nat. Mus., Washington, v. 71, art. 16.
- Mansfield W. C. 1930. Some peculiar spiral fossil forms from California and Mexico.— Proc. U. S. Nat. Mus., Washington, v. 77, art. 13.
- Martin C. W. 1928. Experimental feeding of oysters.— Ecology, v. 9, № 1.
- Mészáros M. 1957. Adatok a Kolozvártól nyugatra található mérai szintben előforduló *Callianassa* nem paleoökológiai viszonyaihoz.— Kolozsvári egyet. közl. Természettud. sor., 2, № 1—2.
- Mészáros N. 1957. Fauna de moluste a depozitelor paleogene din nord-vestul Transilvaniei. Monografia de geologie si paleontologie, I. Bucuresti.
- Metzger A. u. Meyer H. A. 1875. Mollusca. B. Die Expedition zur phys.-chemischen u. biologischen Untersuchung der Nordsee im Sommer 1872. V. Zoologische Ergebnisse.— Ber. Komiss. zur wissenschaft. Untersuch. deutschen Meere in Kiel.
- Möbius K. 1877. Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin.
- Myers E. H. 1941. Ecological studies of the Foraminifera.— Rep. Subcommit. Ecol. of marine organisms, № 1.
- Nassonov N. 1924. Sur l'éponge perforante *Clione stationis* Nason. et le procédé du creusement des galeries dans les valves des huîtres.— Докл.Росс. акад. наук, срп. 113—115.
- Nelson T. C. 1938. The feeding mechanism of the oyster. I. On the pallium and the branchial chambers of *Ostrea virginica*, *O. edulis* and *O. angulata*, with comparisons with other species of the genus.— J. Morphol., v. 63, № 1.
- Nelson T. C. 1960. The feeding mechanism of the oyster. II. On the gills and palps of *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica* and *C. angulata*.— J. Morphol., v. 107, № 2.
- Nestler H. 1960. Ein Bohrschwamm aus der weissen Schreibkreide (Unt. Maastricht) der Insel Rügen (Ostsee).— Geologie, Bd. 9, № 6.
- Nichols D. T. a. Treadwell D. 1946. Fishes and shells of the Pacific world. New York.
- Norris R. M. 1953. Buried oyster reefs in some Texas bays. J. Paleontol., v. 27, № 4.
- Panzer W. 1935. Sandkrabben-Spuren an der Küste von Neu-Guinea.— Natur u. Museum, Bd. 65, H. 3.
- Parker R. H. 1959. Macro-invertebrate assemblages of Central Texas coastal bays and Laguna Madre.— Bull. Amer. Assoc. petrol. geologists, v. 43, № 9.
- Pearse A. S. 1945. Ecology of *Upogebia affinis* (Say).— Ecology, v. 26, № 3.
- Pearse A. S., Humm H. J. a. Wharton G. W. 1942. Ecology of sand beaches of Beaufort.— N. C. Ecol. Mon., v. 12, № 2.
- Peres I. M. 1957. Essai de classement des communautés benthiques marines du globe.— Rec. trav. Stat. Marine Endoume, № 22.
- Pfannenstiel M. 1928. Organisation und Entwicklung der Gryphäen. Palaeobiologica, Bd. 1, T. 2., H. 5—7.
- Pfannenstiel M. 1930. Über die Einbettungslage der *Gryphaea dilatata* im Callov der Normandie und im heutigen Strandsediment.— Senckenbergiana, Bd. 12, H. 2/3.
- Phleger F. B. 1954. Ecology of Foraminifera and associated microorganisms from Mississippi Sound and environs.— Bull. Amer. Assoc. petrol. geologists, v. 38, № 4.
- Pohl M. E. 1946. Ecological observations on *Callianassa major* Say at Beaufort, North Carolina.— Ecology, v. 27, № 1.
- Post R. 1951. Foraminifera of the South Texas coast.— Publ. Inst. Mar. Sci., v. 2, № 1.
- Prell H. 1926. Fossile Wurmröhren. Beiträge zur paläobiologischen Beurteilung der Polydorinen-Horizonte.— N. Jahrb. Min., Geol., Paläontol., BBd. 53 Abt. B.
- Ranson G. 1943. La vie des huîtres. Gallimard, Paris.
- Ranson G. 1948a. *Gryphaea angulata* Lmk. est l'espèce «type» du genre *Gryphaea* Lmk.— Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, 2-me sér., t. 20, № 6.
- Ranson G. 1948b. Écologie et repartition géographique des Ostréidés vivants.— Rév. scient., Paris, t. 86, fasc. 8.
- Ranson G. 1949. Quelques observations sur la biologie de *Gryphaea angulata* Lmk.— Bull. Mus. Hist. Nat., Paris, 2-me sér., t. 21.
- Ranson G. 1951. Les huîtres des «bancs naturels» sont seules susceptibles d'assurer la pérennité de l'espèce.— Basteria (Tijdschrift van de Nederlandse Malacologische Vereniging), v. 15, № 1, 2.
- Reuling H. T. 1934. Der Sitz der Dolomitisierung: Versuch einer neuen Auswertung der Bohr-Ergebnisse von Funafuti.— Abhandl. Senckenberg. Natur. Gesellsch., № 428.
- Richter Rud. 1926. Bau, Begriff und paläogeographische Bedeutung von *Corophioides luniformis* (Blanckenhorn, 1917).— Senckenbergiana, Bd. 8, H. 3/4.
- Richter Rud. 1927. Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer.— Palaeontol. Zs., Bd. 9, H. 13.

- Richter Rud. 1929. Gründung und Aufgaben der Forschungsstelle für Meeresgeologie «Senckenberg» in Wilhelmshaven.— Natur u. Museum, Bd. 59, H. 1.
- Richter Rud. 1942. Die Einkippungsregel.— Senckenbergiana, Bd. 25, № 4/6
- Rivière A. 1940. L'eau de mer et les sédiments calcaires.— C. r. Comm. Soc. Géol. France, № 5.
- Rodgers J. 1940. Distinction between calcite and dolomite on polished surfaces.— Amer. J. Sci., v. 238, № 11.
- Schäffle L. 1929. Über Lias- und Doggeraustern.— Geol. u. Paläontol. Abhandl., N. F., Bd. 17, H. 2.
- Schindewolf O. H. u. Seilacher A. 1955. Beiträge zur Kenntnis des Kambrium in der Salt Range (Pakistan). Abhandl. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. u. Liter. in Mainz, № 10.
- Schmid F. 1949. Orientierte Anheftung von *Ostrea vesicularis* Lamarck, *Dimyodon nilssoni* Hagenow und *Crania parisiensis* DeFrance.— Mitteil. Geol. Staatsinst. Hamburg, H. 19.
- Schmidt H. 1951. Aufgeprägte Form bei Tieren.— Natur u. Volk, Bd. 81, H. 3/4
- Seibold E. 1955. Beobachtungen zur Tätigkeit von Bohrmuscheln.— N. Jahrb. Geol. u. Paläont., Monatsh., № 6.
- Seilacher A. 1957. An-aktualistisches Wattenmeer? — Paläontol. Zs., Bd. 31, H. 3/4.
- Shepard F. P. a. Moore D. G. 1955. Central Texas coast sedimentation: characteristics of sedimentary environment, recent history and diagenesis.— Bull. Amer. Assoc. petrol. geologists, v. 39.
- Simpson G. G. 1953a. The major features of evolution. New York.
- Simpson G. G. 1953b. Life of the past.
- Stauber L. A. 1950. The problem of physiological species with special reference to oysters and oyster drills.— Ecology, v. 31, № 1.
- Stenzel H. B. 1934. Decapod crustaceans from the Middle Eocene of Texas.— J. Paleontol., v. 8, № 1.
- Stenzel H. B. 1938. The geology of Leon County, Texas.— Publ. Univ. Texas, № 3818.
- Stenzel H. B. 1945. Paleoecology of some oysters.— Rep. Commit. Marine Ecol. as related to Paleontol., № 5, (1944—1945).
- Stenzel H. B. 1947. Nomenclatural synopsis of supraspecific groups of the family Ostreidae (Pelecypoda, Mollusca).— J. Paleontol., v. 21.
- Stenzel H. B. 1949. Successional speciation in paleontology: the case of the oysters of the *sellaeformis* stock.— Evolution, v. 3, № 1.
- Stevens B. A. 1929. Ecological observations on Callianassidae of Puget Sound.— Ecology, v. 10, № 4.
- Swinerton H. H. 1932. Unit characters in fossils.— Biol. Rev., Cambridge, v. 7, № 4.
- Swinerton H. H. 1939. Palaeontology and the mechanics of evolution.— Quart. J. Geol. Soc. London, v. 95, pt. 2.
- Swinerton H. H. 1940. The study of variation in fossils.— Quart. J. Geol. Soc. London, v. 96, pt. 3.
- Swinerton H. H. 1959. Concerning Mr. A. Hallam's article on *Gryphaea*.— Geol. Mag., v. 96, № 4.
- Sylvester-Bradley P. C. 1959. Iterative evolution in fossil oysters.— Proc. XV-th Internat. Congr. Zool., 1958, sect. II, pap. 15.
- Takahashi S. 1935. Ecological notes on the ocypodian crabs (Ocypodidae) in Formosa, Japan.— Ann. Zool. japon., v. 15, № 1.
- Tauber A. 1944. Über praemortalen Befall von rezenten und fossilen Molluskenschalen durch tubicole Polychaeten (Spionidae).— Palaeobiologica, Bd. 8.
- Taylor W. R. 1954. Sketch of the character of the marine algal vegetation of the shores of the Gulf of Mexico.— Fish. Bull., U. S. Fish and Wildlife Serv., № 89.
- Termier H. et Termier G. 1952. Histoire géologique de la Biosphère. Paris.
- Thiele J. 1931. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Bd. 1, Jena.
- Topsent E. 1900. Etude monographique des Spongiaires de France. III. Monaxonida (Hadromerina).— Arch. zool. expér. et gén., 3, v. 8.
- Trueman A. E. 1922. The use of *Gryphaea* in the correlation of the Lower Lias.— Geol. Mag., v. 59, № 6.
- Trueman A. E. 1930. Results on some recent statistic investigations of invertebrate fossils.— Biol. Rev., Cambridge, v. 5, № 4.
- Voigt E. 1929. Die Lithogenese der Flach- und Tiefwassersedimente des jungen Oberkreidemeeres.— Jahrb. Halleschen Verbandes f. d. Erforsch. mitteldeutsch. Bodenschätze u. ihre Verwertung, Bd. 8, N. F., Lief. 2.
- Volz P. 1939. Die Bohrschwämme (Clioniden) der Adria.— Thalassia, v. III, № 2.
- Weigelt J. 1923. Angewandte Geologie und Paläontologie der Flachseegesteine und das Erzlager von Salzgitter.— Fortschr. Geol. u. Paläontol., H. 4.
- Weigelt J. 1929. Fossile Grabschächte brachyurer Decapoden als Lokalgeschiebe in Pommern und das Rhizocoralliumproblem.— Zs. Geschiebeforsch., Bd. V, H. 1/2.

- Werner B. 1948. Die amerikanische Pantoffelschnecke *Crepidula fornicata* L. im Nordfriesischen Wattenmeer.— Zool. Jahrb., Abt. f. System., Ökol. u. Geographie d. Tiere, Bd. 77, H. 6.
- Westoll T. S. 1950. Some aspects of growth studies in fossils. (A discussion on the measurement of growth and form).— Proc. Roy. Soc., ser. B, № 888, Biol. Sci., v. 137.
- Worsnop E. a. Orton J. H. 1923. The cause of chambering in oysters and other Lamellibranches.— Nature, v. 111.
- Wright F. 1932. Report of investigation into the past and present condition of the natural oyster beds of South Wales.— Fish. Investig., ser II, v. 12, № 4.
- Yonge C. M. 1946. On the habits of *Turritella communis* Risso.— J. Marine Brit. Assoc. Unit. Kingdom, v. XXVI, № 3.
- Yonge C. M. 1955. Adaptations to rock boring in *Botula* and *Lithophaga* with a discussion on the evolution of this habit.— Quart. Journ. Microscop. Sci., v. 96, p. 3.
- Zeuner F. 1933. Die Lebensweise der Gryphäen. Palaeobiologica, Bd. 5, Lief. 3.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

- Фиг. 1. Майли-Сай, разрез складки. Туркестанский ярус. Стена устричников Trk_1 выше известняковая пачка $Trk_2(m)$ (см. рис. 15).
 Фиг. 2. Там же. Слои устричников (14 и 16 разреза, рис. 15), разделенные слоем глины (15).

Т а б л и ц а II

- Фиг. 1. Майли-Сай, разрез складки. Туркестанский ярус. Стена устричников Trk_1 . Деталь устричника слоя 16. Крупные раковины *Fatina* среди обломков раковин.
 Фиг. 2. Таш-Рават. Алайский ярус. Устричник, образованный крупными двустворчатыми раковинами *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom., разрозненными створками и обломками раковин.
 Фиг. 3. Шураб, восточный разрез. Створки *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom., рассеянные в алевроитовом мергеле нижней половины алайского яруса.

Т а б л и ц а III

- Фиг. 1. Ура-Тюбе. Устричник алайского яруса на палеозойском известняке, заключающий в своем основании глыбы и гальки этого известняка. (См. кн. 1, рис. 32, а).
 Фиг. 2. Там же. Раковины *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom., выросшие на скалистое дно алайского моря, образованное палеозойскими известняками. Видны также вскрытые абразией норы *Lithophaga*.

Т а б л и ц а IV

- Фиг. 1. Ура-Тюбе. Отверстия нор *Lithophaga* в поверхности палеозойских известняков.
 Фиг. 2. Там же. Абрадированная и иссверленная *Lithophaga* поверхность палеозойских известняков.

Т а б л и ц а V

- Фиг. 1. *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. Раковина с обеими створками: а — вид сбоку; б — вид со стороны правой створки. Южная Фергана, Риштан, Сары-Камыш-Сай, у «ворот» в Северо-Риштанской складке, обн. 109, граница слоев 1 и 2. Самая верхняя часть алайского яруса, отвечает слою 43 обн. 105.³/₅ нат. вел. (№ 736—1).
 Фиг. 2. То же. Раковина с обеими створками: а — вид сбоку; б — вид со стороны правой створки. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада, нижняя часть алайского яруса. ³/₅ нат. вел. (№ 736—2).
 Фиг. 3. То же. а — вид сбоку; б — вид со стороны правой створки. Оттуда же, ⁴/₅ нат. вел. (№ 736—3).⁴

Т а б л и ц а VI

- Фиг. 1. *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. Раковина с обеими створками, вид со стороны правой створки. Юго-Западная Фергана, Об-Джувоз, обн. 83, слой 15 (середина). Алайский ярус, ³/₄ нат. вел. (№ 736—4).
 Фиг. 2. То же. а — вид сбоку; б — вид со стороны правой створки. Оттуда же. ³/₄ нат. вел. (№ 736—5).

Т а б л и ц а VII

- Фиг. 1. *Fatina böhmi* Vial var. *transversa* Vial. Наружная поверхность левой створки. Майли-Сай. Толща нижнетуркестанских глин. ³/₅ нат. вел. (№ 736—6).

- Фиг. 2. *Fatina böhmi* Vial. Раковина с обеими створками, с выпуклой начальной частью правой створки. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада, обн. 5, сл. 30 (первый устричный слой, 2,10 м мощности, на высоте 9 м над слоем со смешанной фауной устриц в основании туркестанского яруса). $\frac{3}{5}$ нат. вел. (№ 736—7).
- Фиг. 3. *Fatina böhmi* Vial. var. *transversa* Vial. Раковина с обеими створками, с плоской начальной частью правой створки, из самого основания туркестанского яруса. Южная Фергана, Риштан, Сары-Камыш-Сай, Сарыкамышская складка, обн. 105, сл. 44. Основание туркестанского яруса. $\frac{3}{5}$ нат. вел. (№ 736—8).
- Фиг. 4. То же. Раковина с обеими створками, с вогнутой начальной частью правой створки: *a* — вид со стороны правой створки, *b* — вид сбоку. Оттуда же. $\frac{3}{5}$ нат. вел. (№ 736—9).

Т а б л и ц а VIII

- Фиг. 1. *Fatina esterházyi* (Páv.) var. *buhsei* Vial. Раковина с обеими створками: *a* — вид со стороны правой створки, *b* — вид со стороны левой створки, *c* — вид левой створки изнутри. Южная Фергана, Шураб. Туркестанский ярусу $\frac{3}{5}$ нат. вел. (№ 736—10).

Т а б л и ц а IX

- Фиг. 1. То же. *a* — вид правой створки изнутри, *b* — вид раковины сбоку. Южная Фергана, Шураб. Туркестанский ярус. $\frac{3}{5}$ нат. вел. (№ 736—10).
- Фиг. 2. *Fatina beldersaiensis* (Gor.) var. *romanowskii* (Böhm). Раковина с обеими створками: *a* — вид со стороны правой створки, *b* — вид со стороны левой створки. Южная Фергана, Кызыл-Арча. Основание толщи нижнетуркестанских глин. $\frac{3}{5}$ нат. вел. (№ 736—11).

Т а б л и ц а X

- Фиг. 1. *Fatina esterházyi* (Páv.) var. *buhsei* Vial. Раковина с обеими створками: *a* — вид со стороны правой створки, *b* — вид со стороны левой створки. Южная Фергана, Риштан, Северо-Риштанская складка у «ворот» Сары-Камыш-Сая (обн. 109). Верхи толщи нижнетуркестанских глин. $\frac{1}{2}$ нат. вел. (№ 736—12).
- Фиг. 2. *Fatina esterházyi* (Páv.). Раковина с обеими створками: *a* — вид со стороны правой створки, *b* — вид со стороны левой створки. Южная Фергана, Риштан, Северо-Риштанская складка, Тютак-Сай, у «ворот». Верхи толщи нижнетуркестанских глин. $\frac{1}{2}$ нат. вел. (№ 736—13).

Т а б л и ц а XI

- Фиг. 1. *Fatina esterházyi* (Páv.) var. *alpha* Vial. Раковина с обеими створками: *a* — вид со стороны правой створки, *b* — со стороны левой створки. Северная Фергана, Майли-Сай, западный склон долины. Верхи (слой 18) толщи нижнетуркестанских глин. $\frac{3}{4}$ нат. вел. (№ 736—14).
- Фиг. 2. *Fatina esterházyi* (Páv.). Правая створка снаружи. Южная Фергана, Риштан, Северо-Риштанская складка, Тютак-Сай. Основание толщи верхнетуркестанских глин. $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№ 736—15).

Т а б л и ц а XII

- Фиг. 1. *Fatina esterházyi* (Páv.) Левая створка: *a* — вид изнутри, *b* — вид сбоку. Южная Фергана, Северо-Риштанская складка, Тютак-Сай. Основание толщи верхнетуркестанских глин. $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№ 736—16).

Т а б л и ц а XIII

- Фиг. 1. Молодь *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom. на поверхности левой створки крупного экземпляра того же вида. Северная Фергана, Караункур. Риштанский ярус. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (№ 736—17).
- Фиг. 2. Устричная молодь *Turkostrea* с эмбриональными раковинками. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Алайский ярус. $\frac{3}{1}$ нат. вел. (№ 736—18).
- Фиг. 3. Отображение гладкого слабо выпуклого субстрата на макушках левой и правой створок *Fatina*. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Нижняя часть туркестанского яруса (Trk₁). Нат. вел. (№ 736—19).
- Фиг. 4. След от нарастания левой створки *Ostrea (Turkostrea) turkestanensis* Rom. на левую, ребристую створку другого экземпляра того же вида устриц (ребра этого второго экземпляра кажутся продолжающимися в ребра первого экземпляра). Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Алайский ярус, верхи Al₁. Нат. вел. (№ 736—20).
- Фиг. 5. Отпечаток раковины *Turritella* на макушке левой створки *Ostrea (Turkostrea)*

- turkestanensis* Rom. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Нижняя часть алайского яруса (Al₁). Нат. вел. (№ 736—21).
- Фиг. 6. *Ostrea (Turkostrea) baissunensis* Böhm. Раковина с обеими створками. а — вид со стороны правой створки, б — вид со стороны левой створки. Таджикская депрессия. Алайский ярус. (Сборы К. В. Бабкова). Нат. вел. (№ 736—22).
- Фиг. 7. *Kafirigania orientalis* n. gen. n. sp. Раковина с обеими створками: а — вид со стороны левой створки, б — вид со стороны правой створки. Таджикская депрессия. Баба-Таг, сай Коп-Чека у Кон-Булака. Глины туркестанского яруса. (Сборы Н. Ю. Черняк). Нат. вел. (№ 736—23).

Т а б л и ц ы XIV и XV

Amphidonta ferganensis (Rom.). Различные формы раковин молодых и взрослых экземпляров. Южная Фергана, Риштан, Северо-Риштанская складка, Тютак-Сай. Сумсарский ярус.

Табл. XIV, фиг. 1 (№ 736—24) и табл. XV, фиг. 1 (№ 736—25) — левые створки молодых экземпляров снаружи (а) и изнутри (б), без выдающейся макушки (табл. XIV) и с выдающейся макушкой (табл. XV). Табл. XIV, фиг. 2 (№ 736—26) — правая створка небольшой раковины, вид снаружи и изнутри. Табл. XIV, фиг. 3 (736—27) — правая створка крупной раковины. Табл. XIV, фиг. 4 до табл. XV, фиг. 4 (№ 736—28, 29, 30, 31 и 32) — левые створки крупных и очень крупных раковин, вид изнутри или изнутри и снаружи, показывающие различную степень развития замочной площадки, макушки и изогнутости последней.

Табл. XIV, фиг. 1 и табл. XV, фиг. 1— $\frac{4}{5}$ нат. вел.; табл. XIV, фиг. 3 и 4 — $1\frac{1}{2}$, остальные изображения — $\frac{3}{5}$ нат. вел.

Т а б л и ц а XVI*

Сузакский ярус

- Фиг. 1. *Pectunculus* sp. Наружное ядро левой створки. Северная Фергана, Чарвак. Нат. вел. (Сообщество *Pectunculus*) (№ 6/246).
- Фиг. 2. То же. Наружное ядро двустворчатого экземпляра. Северная Фергана, Кара-Арт. Нат. вел. (То же сообщество). (№ 7/246).
- Фиг. 3. *Modiola elegans* Sow. Северная Фергана, Сурхи. $\frac{4}{1}$ нат. вел. (Сообщество *Modiola elegans*) (№ 4/246).
- Фиг. 4 и 5. *Corbula karaunkurica* Liwer. Северная Фергана, Караункур. $\frac{4}{1}$ нат. вел. (Сообщество *Corbula karaunkurica*) (№ 11/246 и 12/246).
- Фиг. 6 и 7. *Potamides romanovskyi* Vial. var. Северная Фергана, Караункур. $\frac{4}{1}$ нат. вел. (То же сообщество) (№ 8/246 и 9/246).
- Фиг. 8 и 9. *Potamides ossipowae* Liwer. Северная Фергана, Варзык-Танге, гора Айляма. Нат. вел. (Сообщество *Potamides ossipowae*) (№ 3/246 и 1/246).

Алайский ярус

- Фиг. 10. *Ampullaria* (?) *ivanowi* Rom. Ядро крупного экземпляра. Юго-Западная Фергана, Андарак. Нат. вел. (Сообщество *Ampullaria*) (№ 31/246).
- Фиг. 11 и 12. *Turritella soluni* Liwer. Раковины, замещенные кальцитом. Северная Фергана, Майли-Сай. Нат. вел. (Сообщество *Turritella*) (№ 27/246 и 28/246).
- Фиг. 13. *Eulima* sp. Раковинный известняк. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Нат. вел. (Сообщество *Eulima-Meretrix*) (№ 39/246).

Т а б л и ц а XVII

Алайский ярус (продолжение)

- Фиг. 1—3. *Meretrix tschangirtaschensis* Liwer. 1 — раковина; 2 и 3 — ядра. Северо-Восточная Фергана, Чангырташ. 1 — $\frac{2}{1}$ нат. вел., 2 и 3 — $\frac{4}{1}$ нат. вел. (Сообщество *Eulima-Meretrix tschangirtaschensis*) (№ 33/246, 35/246 и 34/246).
- Фиг. 4. *Meretrix incrassata* Sow. Внутреннее ядро двустворчатого экземпляра. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Нат. вел. (Сообщество *Meretrix-Cardita*) (№ 15/246).
- Фиг. 5. *Meretrix sublunularia* Arch. То же. Южная Фергана, Шураб. Нат. вел. (То же сообщество) (№ 18/246).

* Фотографии, помещенные на табл. XVI—XIX, приведены также в работе Е. В. Ливеровской (1953); коллекция хранится в музее ВНИГРИ.

- Фиг. 6. *Meretrix* cf. *ovalina* Desh. Ядро двустворчатого экземпляра. Сев.-Вост. Фергана, Чангырташ. Нат. вел. (То же сообщество) (№ 19/246).
- Фиг. 7. *Meretrix* sp. Ядро правой створки. Южная Фергана, Риштан. Нат. вел. (То же сообщество) (№ 17/246).
- Фиг. 8—10. *Meretrix* aff. *sulcataria* Desh. 8 — внутреннее ядро левой створки, 9 — то же правой створки, 10 — наружное ядро правой створки. Восточная Фергана, Кочкар-Ата. Нат. вел. (То же сообщество) (№ 24/246, 20/246 и 21/246).
- Фиг. 11. *Cardita astieri* Orb. Наружное ядро правой створки. Южная Фергана, Риштан. Нат. вел. (То же сообщество) (№ 12/246).
- Фиг. 12. То же. Наружное ядро левой створки. Северо-Восточная Фергана, Кызыл-Яр. Нат. вел. (То же сообщество) (№ 13/246).
- Фиг. 13. *Unio* sp. Внутреннее ядро с частично сохранившейся раковиной. Северо-Западная Фергана, Шайдан Аштский. Нат. вел. (Сообщество *Unio*) (№ 30/246).
- Фиг. 14. *Diplodonta* aff. *renulata* Desh. Внутреннее ядро правой створки. Южная Фергана, промысел КИМ, слой известняка с абрадированной поверхностью. Нат. вел. (Сообщество *Diplodonta*) (№ 40/246).
- Фиг. 15 и 16. *Panopaea* sp. Ядра двустворчатых экземпляров. Южная Фергана, Кызыл-Арча. Нат. вел. (Сообщество *Panopaea*) (№ 25/246 и 26/246).

Т а б л и ц а XVIII

Туркестанский ярус

- Фиг. 1 и 2. *Cardita* aff. *astieri* Orb. 1 — отпечаток наружной поверхности правой створки, 2 — внутреннее ядро правой створки. Юго-Западная Фергана, Сулюкта (восточный разрез). Нат. вел. (Сообщество *Meretrix* — *Cardita*) (№ 42/246 и 41/246).
- Фиг. 3. *Cardium dungramense* Liwer. Ядро правой створки. Северная Фергана, Дунграме (левобережье р. Кара-Унгул, ниже Чарвака). Нат. вел. (То же сообщество) (№ 43/246).
- Фиг. 4. *Tellina surchinensis* Liwer. Ядро двустворчатого экземпляра. Северная Фергана, Сурхи. Нат. вел. (Сообщество *Tellina surchinensis*) (№ 46/246).
- Фиг. 5. *Panopaea* sp. Ядро правой створки. Северная Фергана, Ортотокой. Нат. вел. (Сообщество *Panopaea*) (№ 45/246).

Риштанский ярус

- Фиг. 6. *Cardium* aff. *edwardsi* Desh. а — внутреннее ядро левой створки, б — отпечаток наружной поверхности того же экземпляра. Южная Фергана, Самаркандек. Нат. вел. (Сообщество *Cardium* aff. *edwardsi* — *Leda*) (№ 48/246 и 47/246).
- Фиг. 7. *Nucula ferganensis* Ivan. Внутреннее ядро двустворчатого экземпляра. Оттуда же. Нат. вел. (То же сообщество) (№ 50/246).
- Фиг. 8. *Meretrix* sp. Внутреннее ядро. Оттуда же. Нат. вел. (То же сообщество) (№ 51/246).
- Фиг. 9. *Calyptraea* cf. *squamulata* Renieri. Внутреннее ядро. Оттуда же, обн. 41. Нат. вел. (То же сообщество) (№ 49/246).
- Фиг. 10. *Turritella ferganensis* Vial. et Sol. Раковины на породе. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (Сообщество *Turritella*) (№ 54/246).
- Фиг. 11. *Meretrix* sp. Ядро правой створки. Северная Фергана, Ортотокой. Нат. вел. (Сообщество *Meretrix*) (№ 53/246).]

Исфаринский ярус

- Фиг. 12. *Leda* sp. Отпечаток левой створки. Южная Фергана, Шураб, из средней части толщи глин. $\frac{4}{1}$ нат. вел. (Сообщество *Leda* — *Nucula*) (№ 55/246).
- Фиг. 13. *Leda* cf. *westendorpii* Nyst. Отпечаток правой створки. Оттуда же. $\frac{4}{1}$ нат. вел. (То же сообщество) (№ 56/246).
- Фиг. 14. *Isocardia eichwaldiana* Rom. Ядро правой створки с частично сохранившейся раковиной. Северная Фергана, Сурхи, сл. 23. Нат. вел. (Сообщество *Isocardia* — *Cyprina*) (№ 57/246).

Т а б л и ц а XIX

Исфаринский ярус (продолжение)

- Фиг. 1. *Cyprina* sp. Ядро двустворчатого экземпляра с частично сохранившейся раковиной. Северная Фергана, Сурхи. Нат. вел. (Сообщество *Isocardia* — *Cyprina*) (№ 59/246).

Ханабадский ярус

- Фиг. 2. *Meretrix incrassata* Sow. Ядро крупного экземпляра с частично сохранившейся раковинной. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Нат. вел. (Сообщество *Meretrix incrassata*) (№ 63/246).
- Фиг. 3. *Leda schurabica* Liw. Отпечаток наружной поверхности левой створки. Южная Фергана, Шураб (восточный разрез). $\frac{1}{4}$ нат. вел. (Сообщество *Leda* — *Nucula*) (№ 60/246).
- Фиг. 4. *Leda khanabadensis* Ivan. var. Ядро двустворчатого экземпляра; створки немного сдвинуты. Оттуда же. $\frac{2}{1}$ нат. вел. (То же сообщество) (№ 62/246).
- Фиг. 5. *Nucula* sp. Отпечаток левой створки. Оттуда же. $\frac{2}{1}$ нат. вел. (То же сообщество) (№ 61/246).
- Фиг. 6. *Turritella ferganensis* Vial. et Sol. Раковина, замещенная кальцитом. Южная Фергана, Риштан. Нат. вел. (Сообщество *Turritella*) (№ 64/246).

Сумсарский ярус

- Фиг. 7. *Voluta* sp. Фосфоритизированное ядро. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Основание яруса. Нат. вел. (№ 65/246).
- Фиг. 8. *Ispharina erro* Vial. et Sol. Наружное ядро со скульптурой. Северная Фергана, Караункур. Нат. вел. (№ 68/246).
- Фиг. 9. *Turritella sumsarica* Vial. et Sol. То же. Оттуда же. Нат. вел. (№ 67/246).

Т а б л и ц а XX

Скопление раковин *Unio* sp. Южная Фергана, Риштан, уроч. Сары-Ток. Алайский ярус. пачка Al_2^2 . Около $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№ 736—80).

Т а б л и ц а XXI

- Фиг. 1. Нижняя поверхность слоя алевролита с карбонатным цементом с массой ядер нор *Callianassa* sp. Южная Фергана, правый берег р. Исфары около Ханабада. Сузакский ярус (кн. 1, стр. 35).
- Фиг. 2. Норы *Callianassa* и других беспозвоночных (внизу) в толще глауконитовых песков. Южная Фергана, Шураб (восточный разрез). Сузакский ярус (см. рис. 55).

Т а б л и ц а XXII

- Фиг. 1. Обломки ядер нор *Callianassa* sp. со скульптурой — продольными «морщинками». Южная Фергана, правый берег р. Исфары около Ханабада. Основание сумсарского яруса. Нат. вел. (№ 736—88).
- Фиг. 2. Слепой конец ядра норы *Callianassa* sp. со скульптурой. Северная Фергана, Кызыл-Ата. Сумсарский ярус. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (№ 736—35).
- Фиг. 3. Обломок ядра норы *Callianassa* с поперечными морщинками. Оттуда же. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (№ 736—36).
- Фиг. 4. *Xenohelix babkovi* Неск. Ядро штопоровидной норы высшего ракообразного (?) Таджикская депрессия, Кулябская область, Кызыл-Мазар. Сумсарский ярус. Нат. вел. (№ 736—37).
- Фиг. 5. *Branchioplax* (?) *bidentata* Birst. Карапакс сверху. Южная Фергана, Шураб (восточный разрез). Верх ханабадского яруса. $\frac{2}{1}$ нат. вел. (Бирштейн, 1956) (№ 810—16).
- Фиг. 6. Представитель сем. Leucosiidae. Карапакс. Оттуда же. $\frac{5}{2}$ нат. вел. (Бирштейн, 1956) (№ 810—18).
- Фиг. 7. *Pinnixa heckeri* Birst. Карапакс самки сверху (а) и снизу (б). Северная Фергана, Кызыл-Ата. Сумсарский ярус. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (Бирштейн, 1956) (№ 810—21).
- Фиг. 8. *Dardanus* sp. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Ханабадский ярус. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (Бирштейн, 1956) (№ 810—13).
- Фиг. 9. *Callianassa alaica* Birst. Проподит левой клешнеоносной ноги с наружной стороны. Южная Фергана, Шураб, рудничный поселок. Алайский ярус. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (Бирштейн, 1956) (№ 810—2).
- Фиг. 10. То же. Карпоподит правой клешнеоносной ноги с внутренней стороны. Оттуда же. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (Бирштейн, 1956) (№ 810—4).
- Фиг. 11. То же. Дактилоподит правой клешнеоносной ноги с наружной стороны (а) и левой клешнеоносной ноги снизу (б). Оттуда же. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (Бирштейн, 1956) (№ 810—7 и 9).
- Фиг. 12. *Callianassa turkestanica* Birst. Проподит правой клешнеоносной ноги с наружной стороны. Южная Фергана, Шураб, ст. Канатная. Туркестанский ярус. $\frac{2}{1}$ нат. вел. (Бирштейн, 1956) (№ 810—10).
- Фиг. 13. Глинистый известняк, переполненный клешнями *Callianassa alaica* Birst. Южная Фергана, Шураб, рудничный поселок. Алайский ярус. Нат. вел. (№ 736—38).

Т а б л и ц а XXIII

- Фиг. 1 и 2. Левые створки *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom. с поселениями на них баланусов, более крупных на фиг. 1 и более мелких на фиг. 2. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Риштанский ярус. $\frac{3}{4}$ нат. вел. (№ 736—39 и 40).
- Фиг. 3. Повторение раковины *Balanus* sp. во время роста неровностей субстрата — скульптуры раковины *Chlamys sokhiensis* Korob. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Риштанский ярус. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (№ 736—79).
- Фиг. 4. *Anomia* ex gr. *albertiana* Nyst. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Риштанский ярус. Нат. вел. (№ 736—84).
- Фиг. 5 и 6. *Eoscutum alexati* (Cottreau). 5 — вид сверху, 6 — вид снизу. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Песчанистый известняк алайского яруса (основание Al_2^1). Нат. вел. (№ 736—94 и 42).

Т а б л и ц а XXIV

- Фиг. 1 и 4. Различные каналы сверлящих губок, видимые как на поверхности *Turkostrea*, так и внутри раковины при удалении поверхностных слоев. Юго-Западная Фергана, Тогап (Майдан-Тау). Нижняя часть алайского яруса. Нат. вел. (№ 736—43 и 46).
- Фиг. 5. Заполнения густо расположенных тонких каналов типа № 1 в раковине двустворчатого моллюска. Южная Фергана. Ханабадский ярус на границе с исфаринским. $\frac{4}{1}$ нат. вел. (№ 736—47).
- Фиг. 6. Высверленные каналы ветвистой формы типа № 2 в раковине *Platygena*. Южная Фергана, Риштан, Северо-Риштанская складка. Риштанский ярус. $\frac{2}{3}$ нат. вел. (№ 736—48).

Т а б л и ц а XXV

- Фиг. 1. Трубочки серпул на внутренней поверхности створки *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom. Южная Фергана. Риштанский ярус. Нат. вел. (№ 736—49).
- Фиг. 2. Агглютинированные трубочки червей типа *Sabellaria* и колонии инкрустирующих мшанок на раковине *Fatina*. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Нижнетуркестанские глины. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (№ 736—50).
- Фиг. 3. Каналы, высверленные червем *Polydora* sp. в раковине *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Риштанский ярус. $\frac{2}{1}$ нат. вел. (№ 736—41; см. рис. 57).
- Фиг. 4. Каналы типа № 3, высверленные животными неизвестной систематической принадлежности в раковине *Fatina*. Южная Фергана, кишлак Сулюкта. Верх туркестанского яруса. Нат. вел. (№ 736—52).
- Фиг. 5. Каналы типа № 4, высверленные животными неизвестной систематической принадлежности в раковине *Fatina*. Южная Фергана, Риштан, Северо-Риштанская складка, у «ворот». Туркестанский ярус. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (№ 736—53).
- Фиг. 6 и 7. Одиночные шестилучевые кораллы на створке *Amphidonta ferganensis* (Rom.). Южная Фергана, Риштан, Северо-Риштанская складка, Тютак-Сай. Сумсарский ярус. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (№ 736—54 и 55).

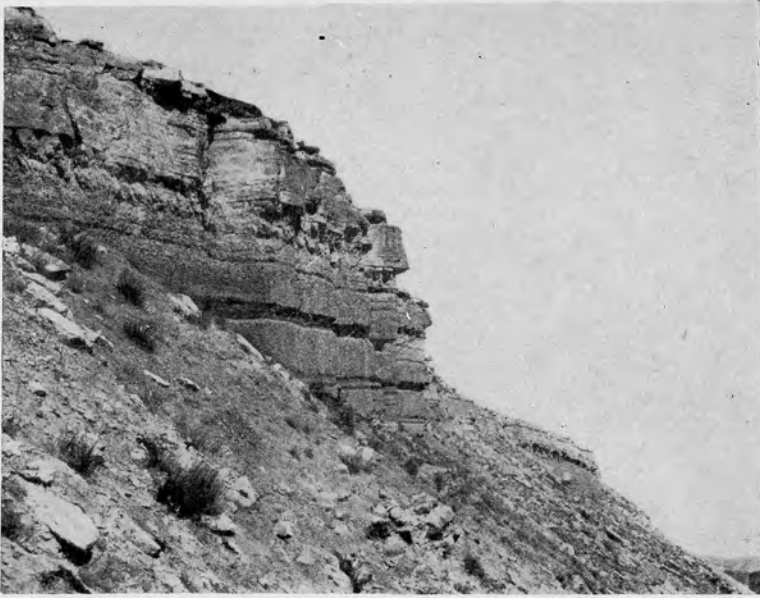
Т а б л и ц а XXVI

- Фиг. 1. Небольшая компактная колония меандрических мшанок *Steginoporella* sp. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Алайский ярус. Нат. вел. (№ 1779—1).
- Фиг. 2. Колония инкрустирующей мшанки *Ferganula turkestanensis* Feofan. на правой створке *Fatina*. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Туркестанский ярус. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (№ 1779—2).
- Фиг. 3. Колония инкрустирующей мшанки *Ferganula alaica* Feofan. на раковине *Turkostrea*. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Алайский ярус, верхи Al_1 . $\frac{20}{1}$ нат. вел. (№ 1779—3).
- Фиг. 4. Колония инкрустирующей мшанки *Ferganula turkestanensis* Feofan. на раковине *Fatina*. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Туркестанский ярус, нижняя глинистая толща. $\frac{20}{1}$ нат. вел. (№ 1779—4).
- Фиг. 5. Колония инкрустирующей мшанки *Cribrilina ferganensis* Feofan. на раковине *Turkostrea*. Южная Фергана. Алайский ярус. $\frac{20}{1}$ нат. вел. (№ 1779—5).
- Фиг. 6. Колония меандрической мшанки *Steginoporella* sp. Южная Фергана, Шураб (восточный разрез). Алайский ярус. Нат. вел. (№ 1779—6).

Т а б л и ц а XXVII

- Фиг. 1. *Lithophaga isfarensis* Merkl. a — норы в крупной и толстой створке *Ostrea (Platygena) asiatica* Rom.; в одной из них сохранилась тонкая раковина *L. isfarensis*, заполненная породой; б — она же, извлеченная из норы. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Риштанский ярус. Нат. вел. (№ 736—56).

- Фиг. 2. Многочисленные норы *Lithophaga* sp., иссверливших левую створку *Fatina* sp. На сохранившейся части поверхности раковины устрицы видны мелкие устьевые отверстия нор литофаг. Оттуда же. Нат. вел. (№ 736—57).
- Фиг. 3. Случай внедрения *Lithophaga*? в полость раковины *Amphidonta ferganensis* (Rom.). а — в верхней части снимка видна сохранившаяся часть известковой капсулы, образовавшейся вокруг части раковины *Lithophaga*?, внедрившейся в полость раковины устрицы; в нижней части снимка, благодаря сколу внутренних слоев створки устрицы, вскрыта полость норы *Lithophaga*?; б — необычной формы выход норы сверлящего моллюска на наружной разрушенной поверхности раковины устрицы, с одной стороны выстланный известковыми слоями. Южная Фергана, Риштан, Северо-Риштанская складка, Тютак-Сай. Сумсарский ярус. Нат. вел. (№ 736—58).
- Фиг. 4. Болезненное разрастание раковины *Fatina* sp. под связочной площадкой, по-видимому вызванное какими-то организмами, проникшими в устрицу после пролома раковины. Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Туркестанский ярус (Trk₁). Нат. вел. (№ 736—59).
- Фиг. 5 и 6. Устья каналов хищных брюхоногих моллюсков (*Natica*?) на наружной поверхности правой и левой створок *Ostrea* (*Cymbulostrea*) *pygmaea* Vial. Южная Фергана, Шураб. Сумсарский ярус. $\frac{3}{2}$ нат. вел. (№ 736—60 и 61).
- Фиг. 7. Известковые образования неизвестных организмов на раковине *Fatina beldersaiensis* (Gor.). Южная Фергана, р. Исфара около Ханабада. Нижнетуркестанские глины (Trk₁). $\frac{3}{2}$ нат. вел. (№ 736—62).



1



2



1



2



3



1



2



1



2



1a



1b



2a



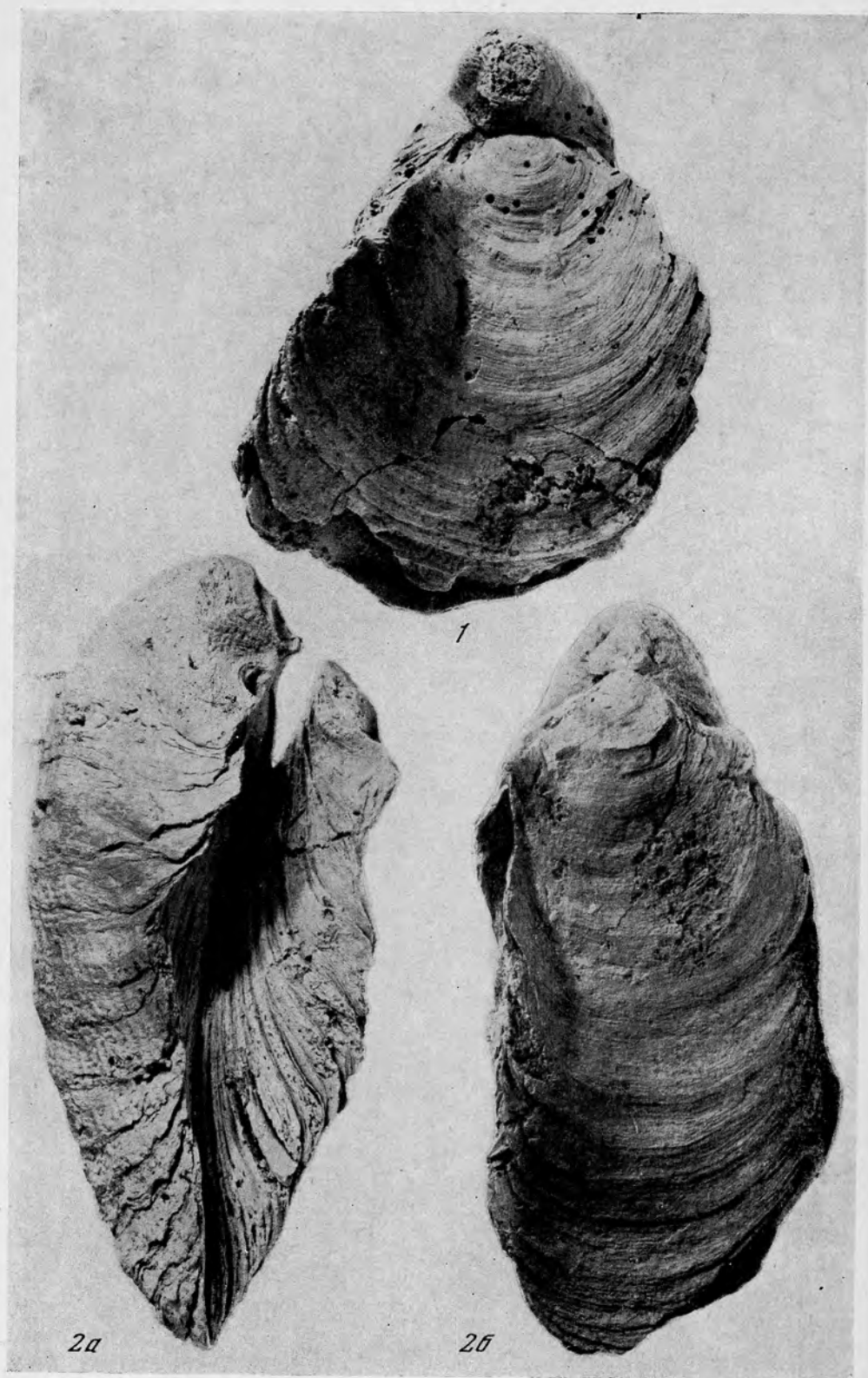
2b

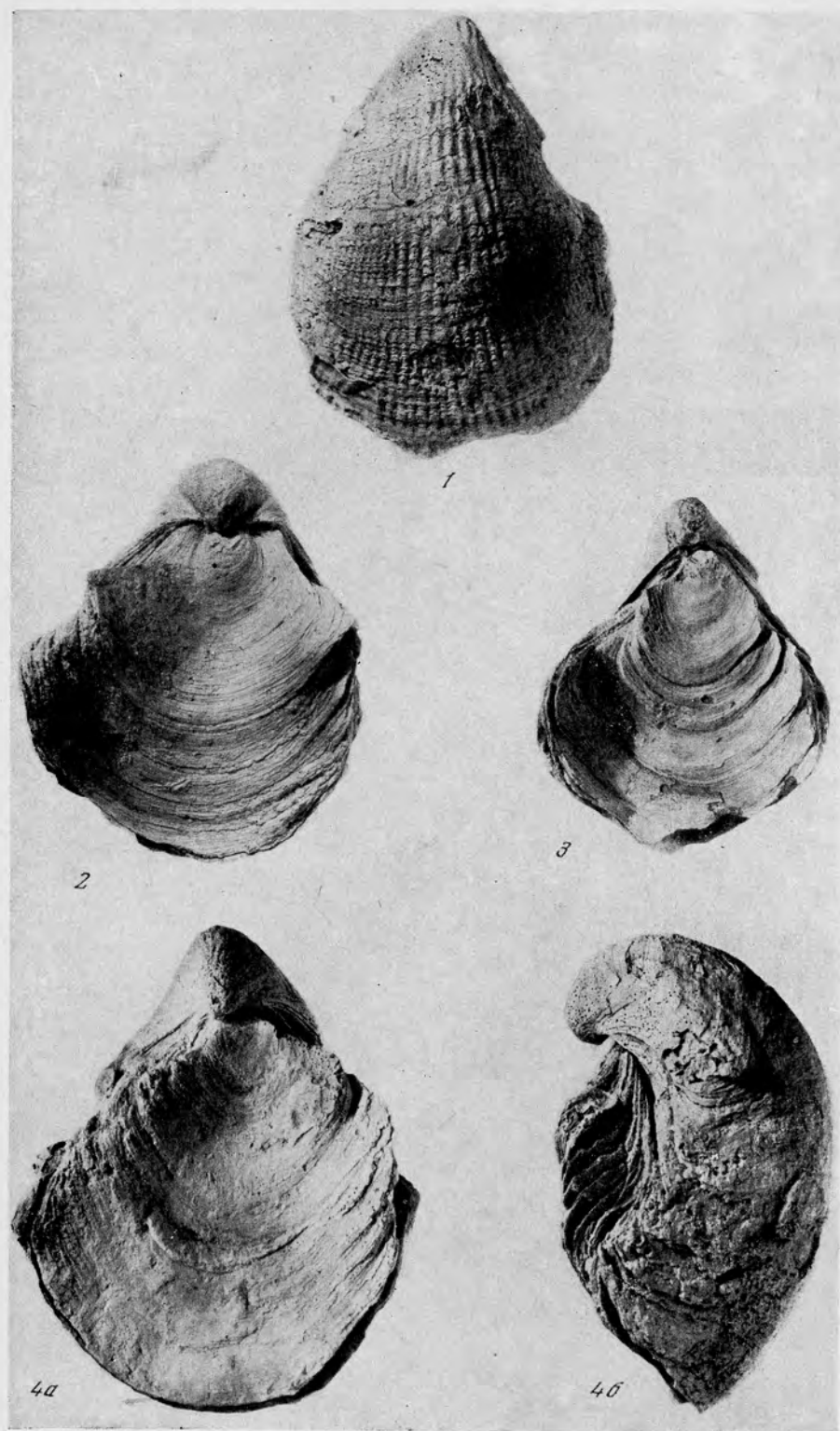


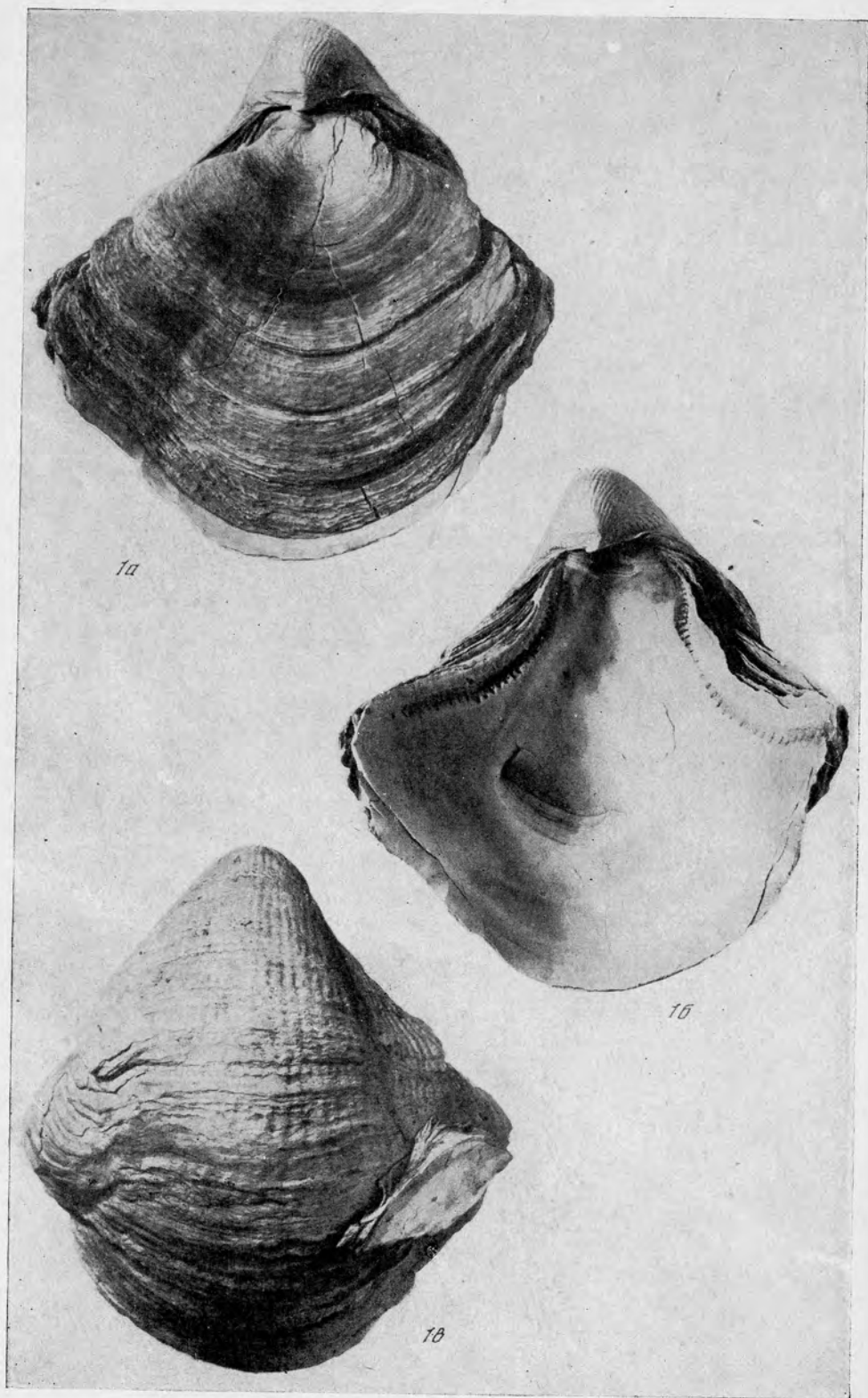
3a

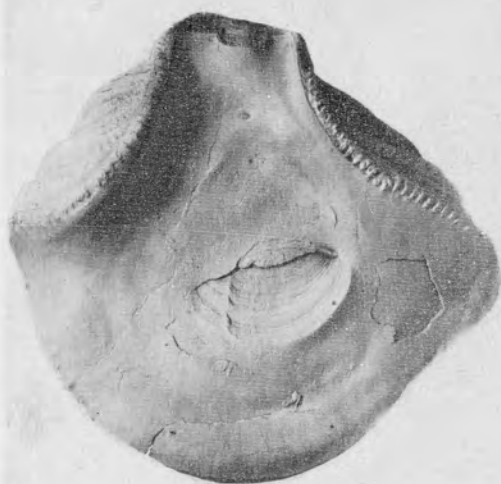


3b









1a



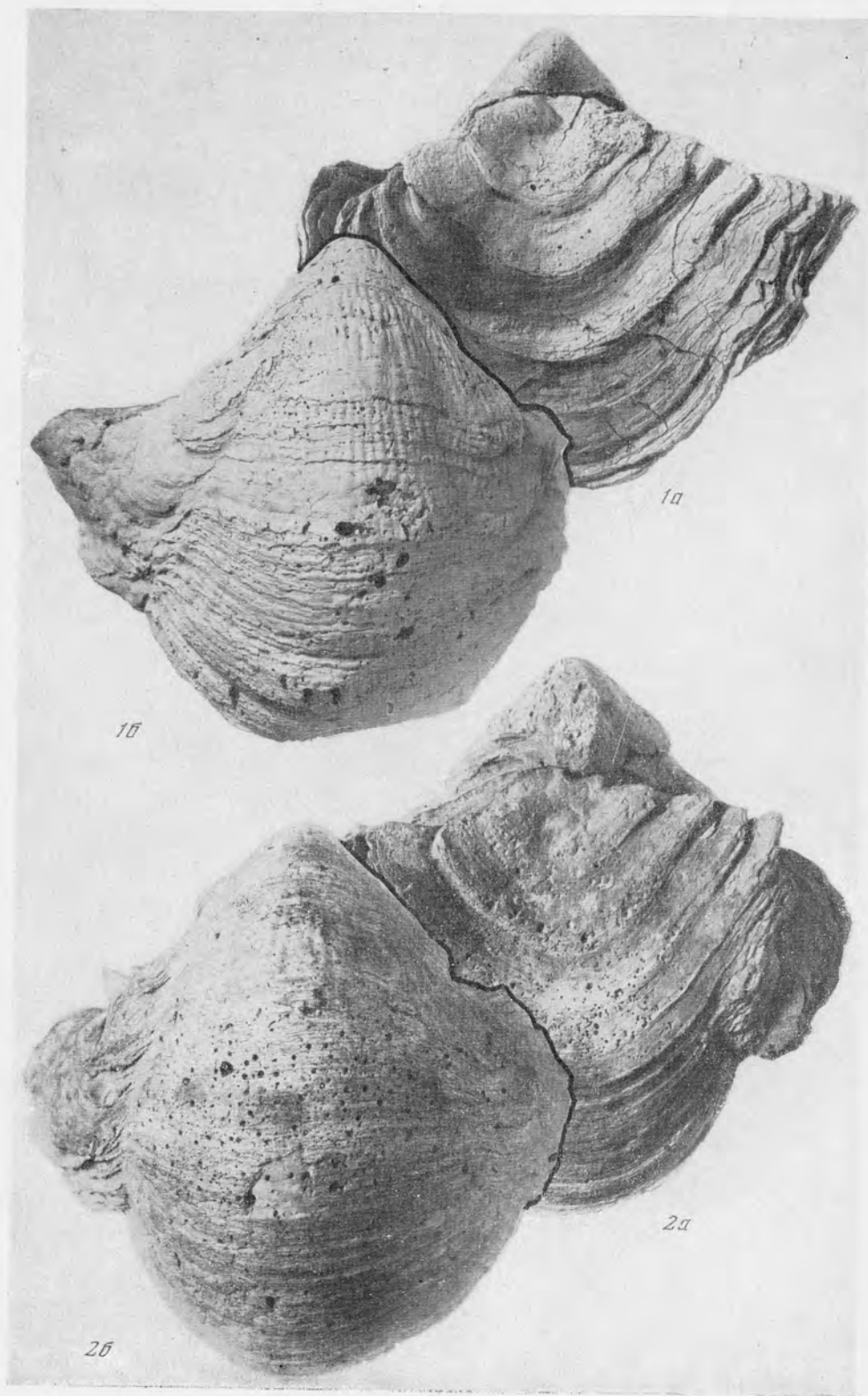
1b

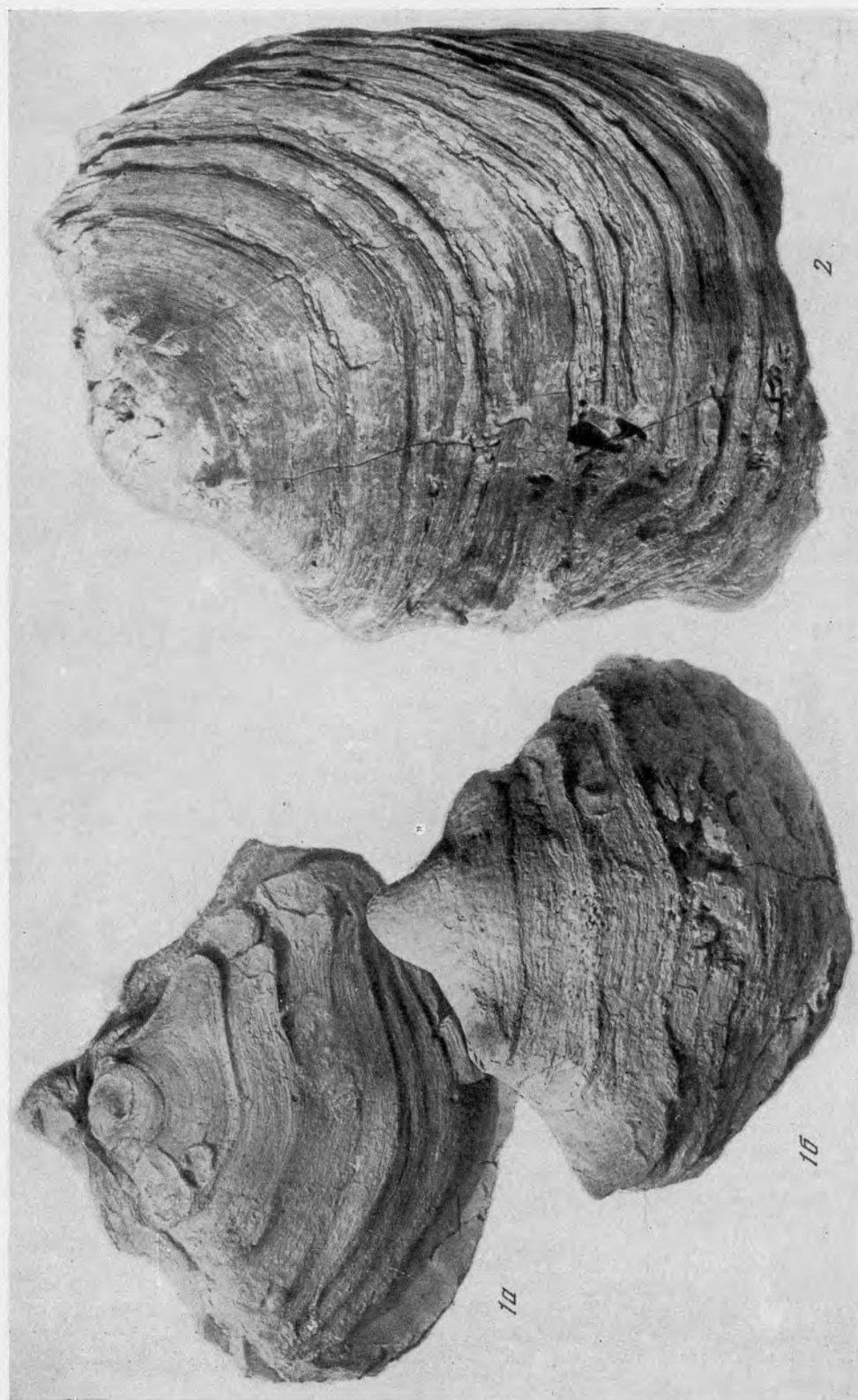


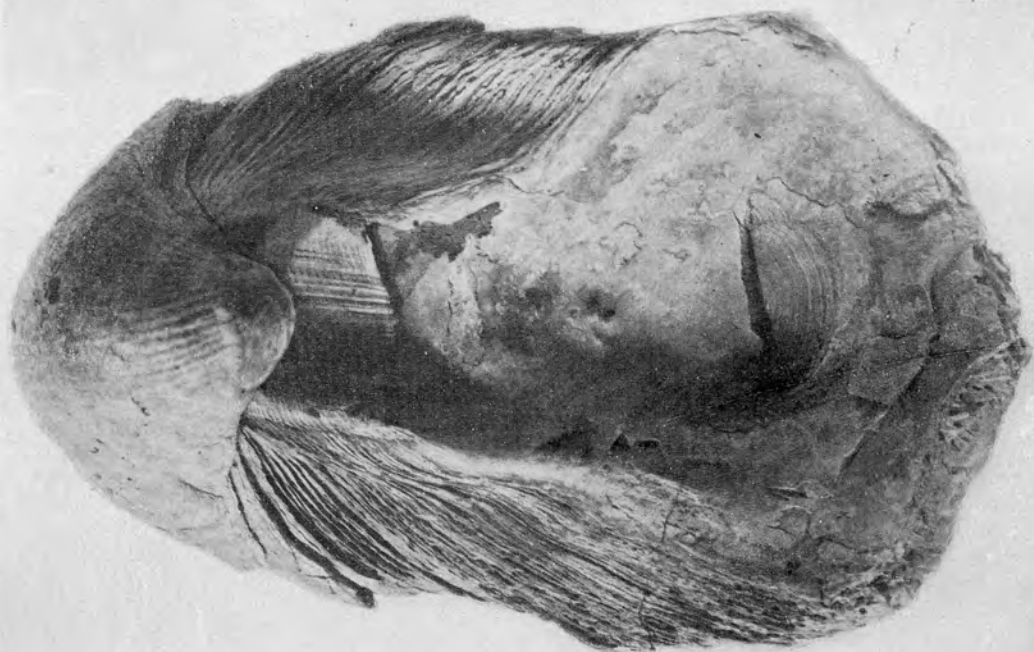
2a



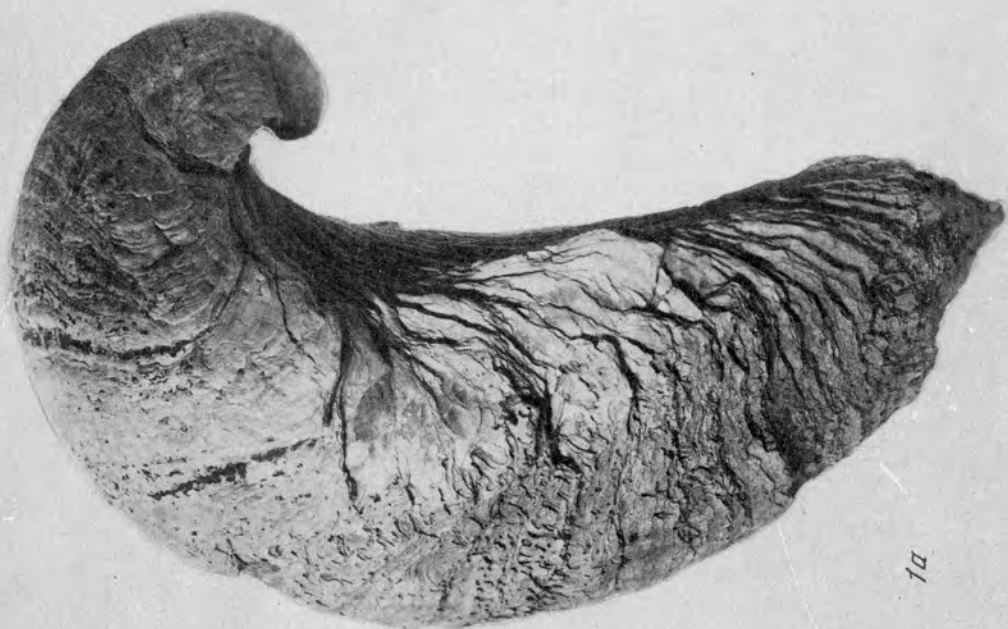
2b







16



1a



2



1



3

4



5



75



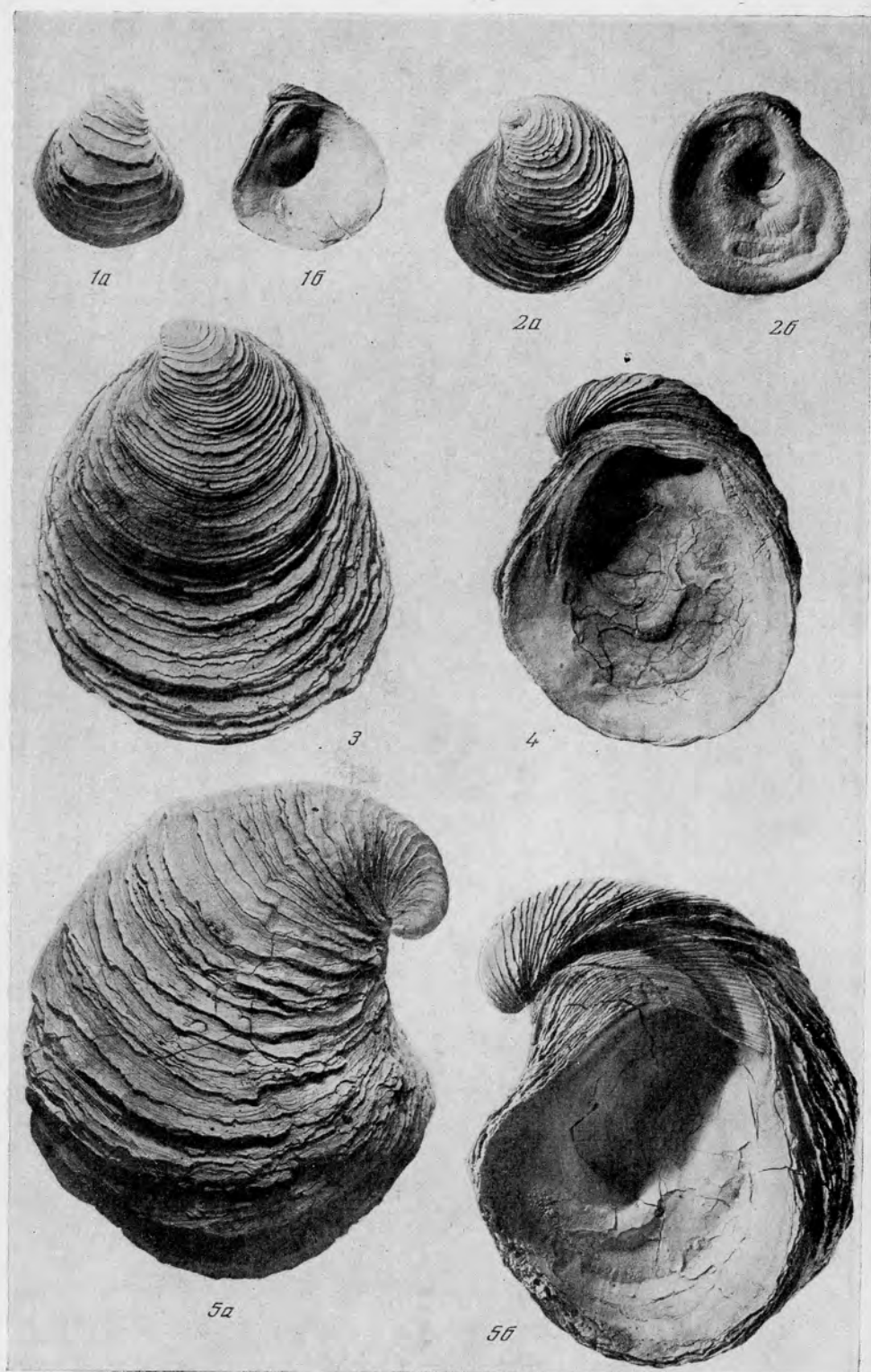
6a

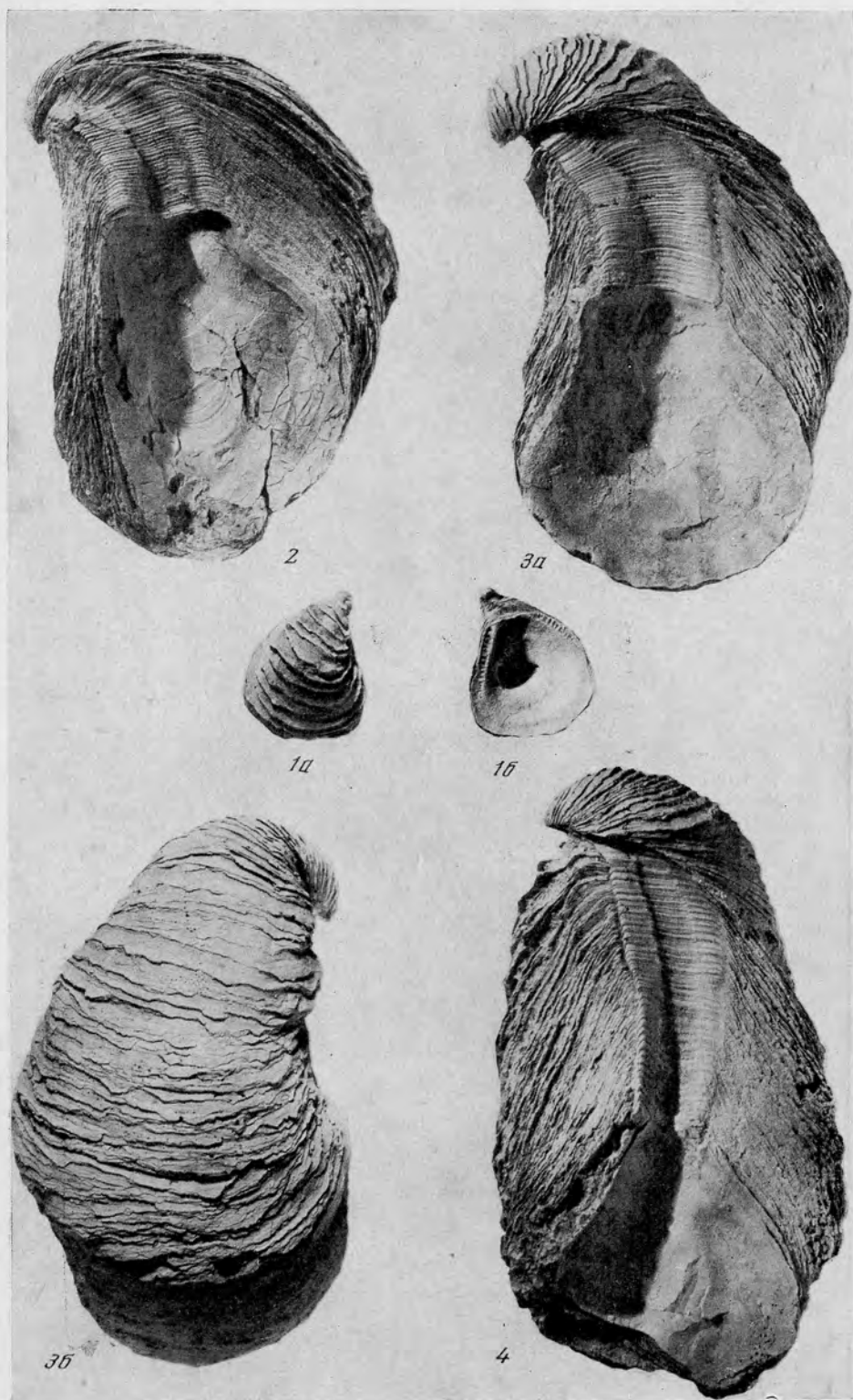


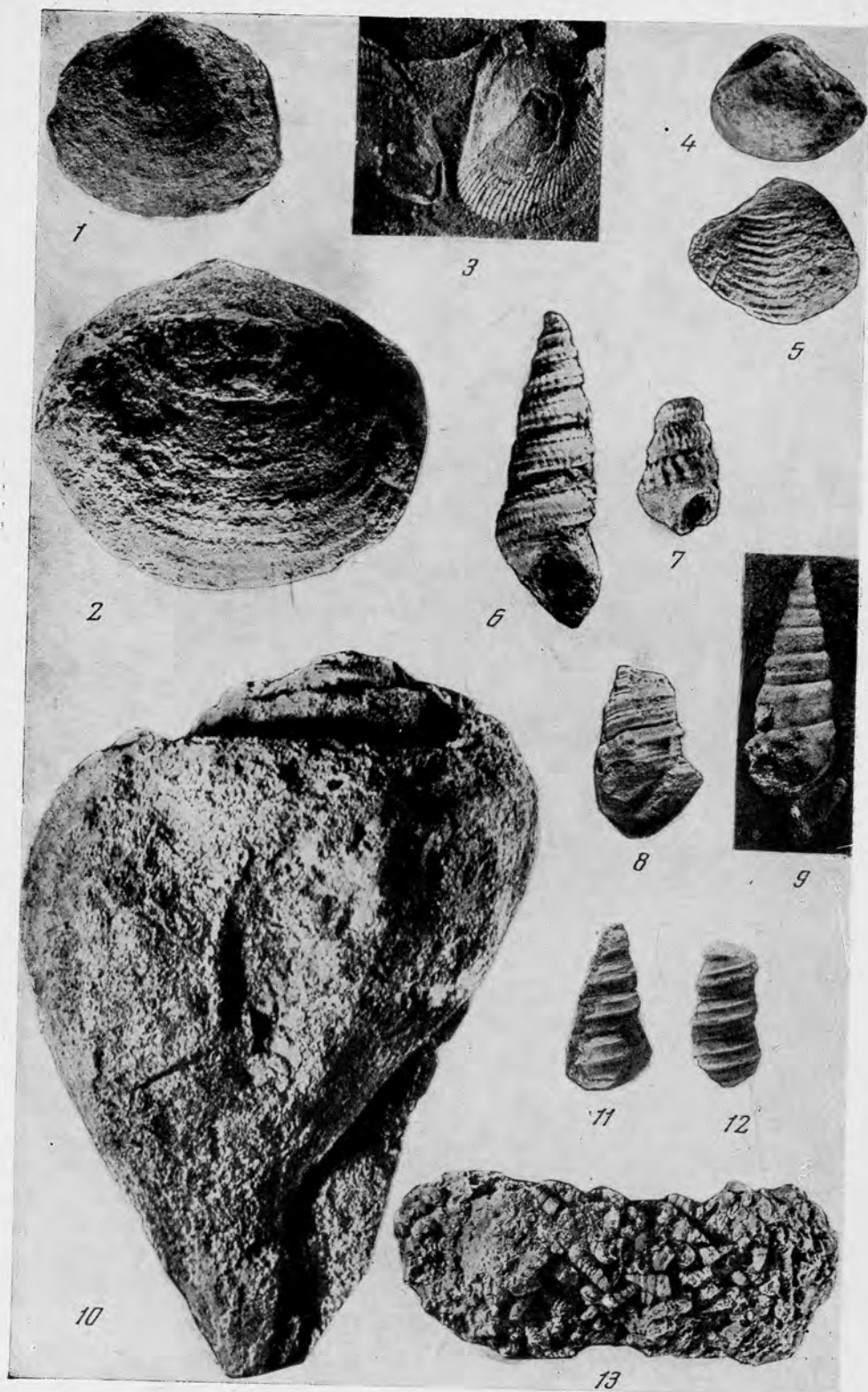
66

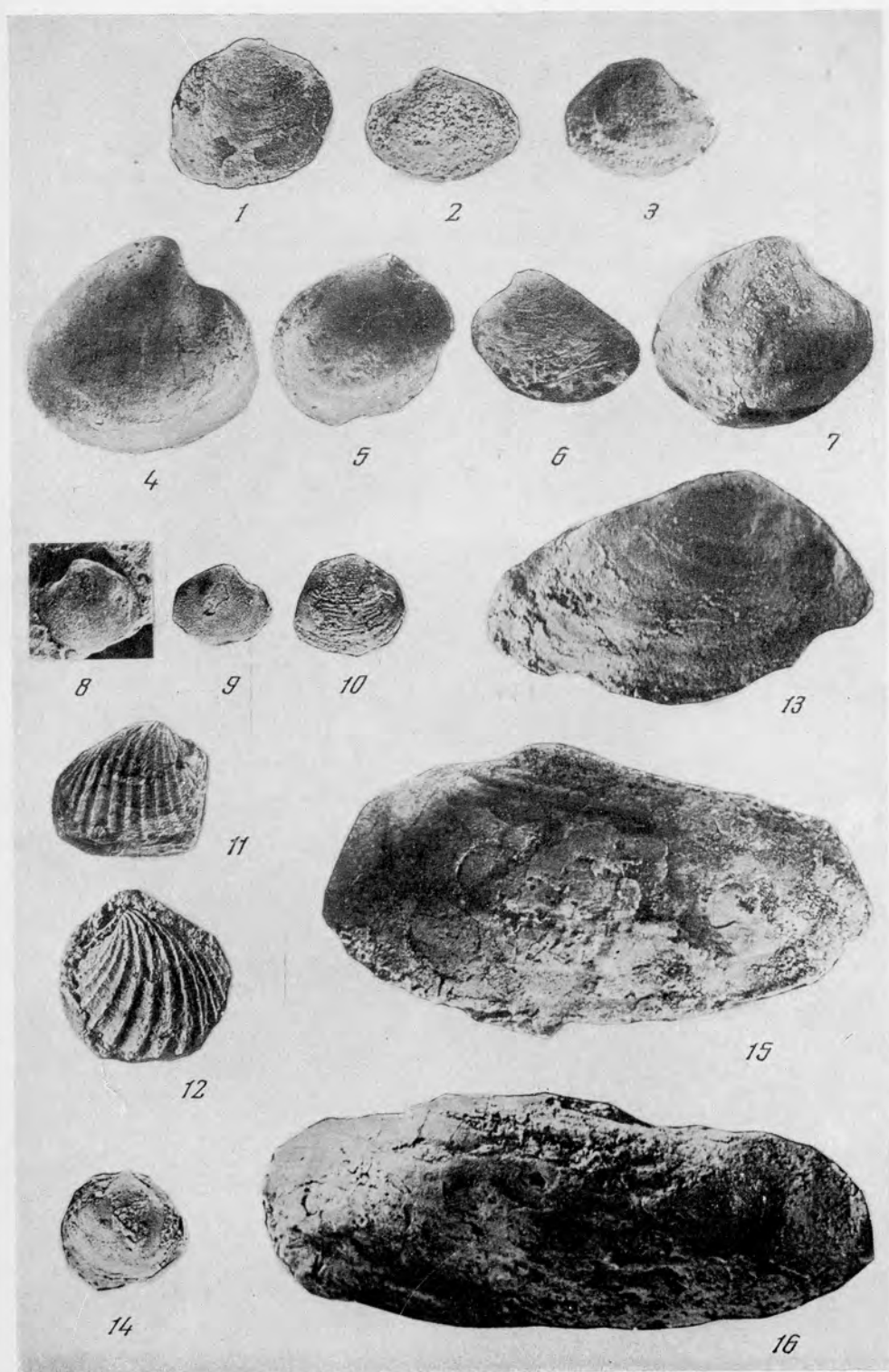


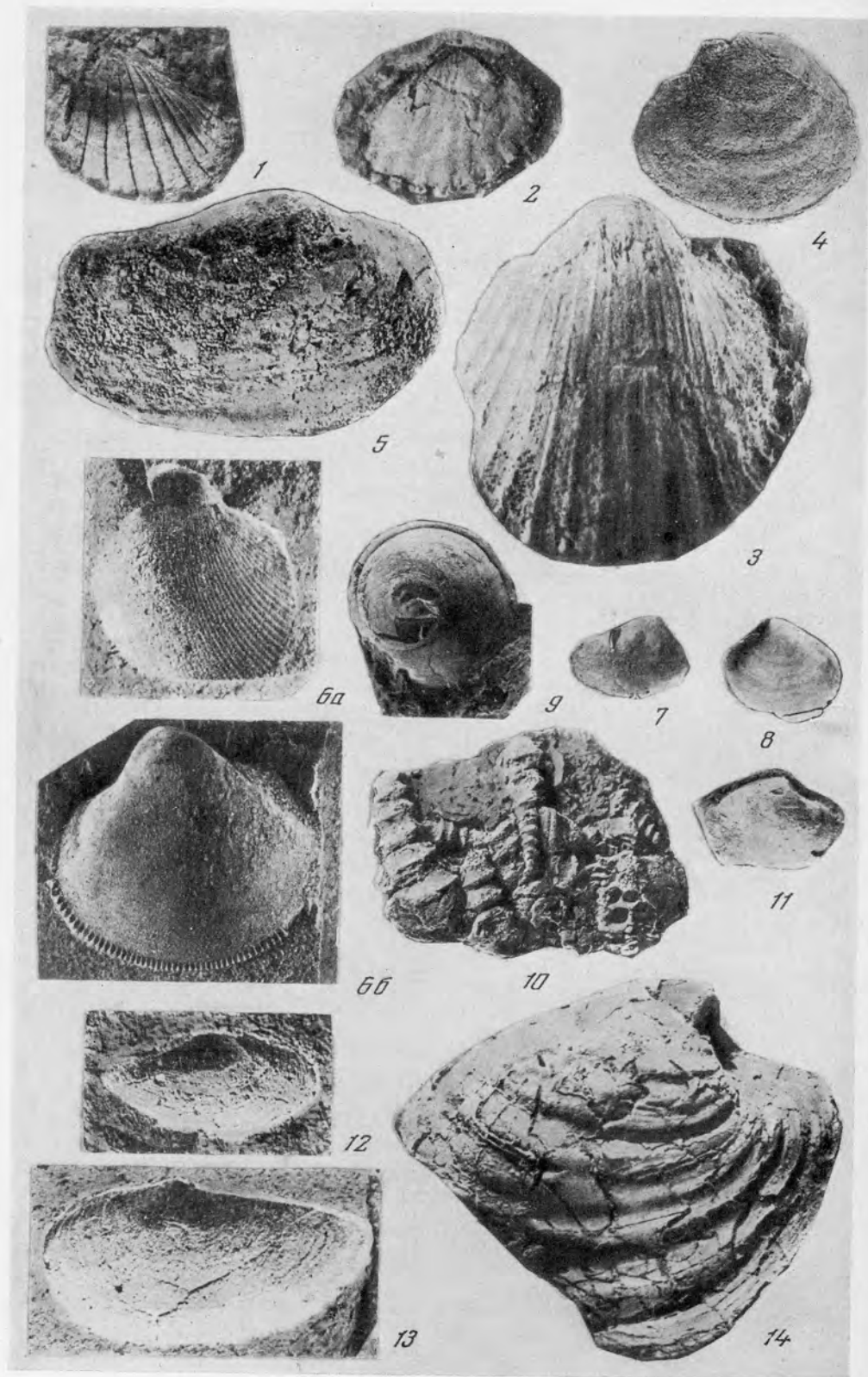
7a

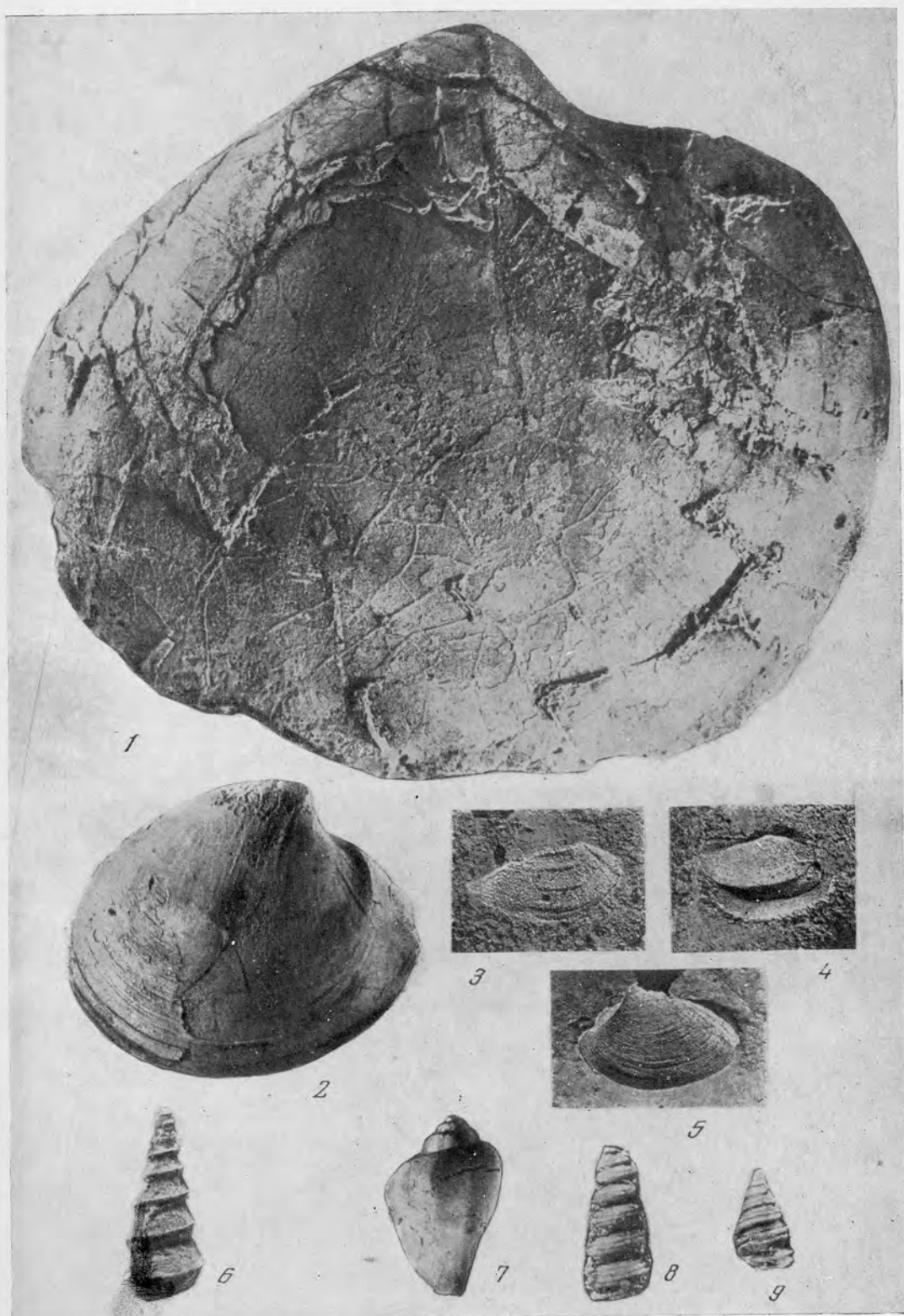


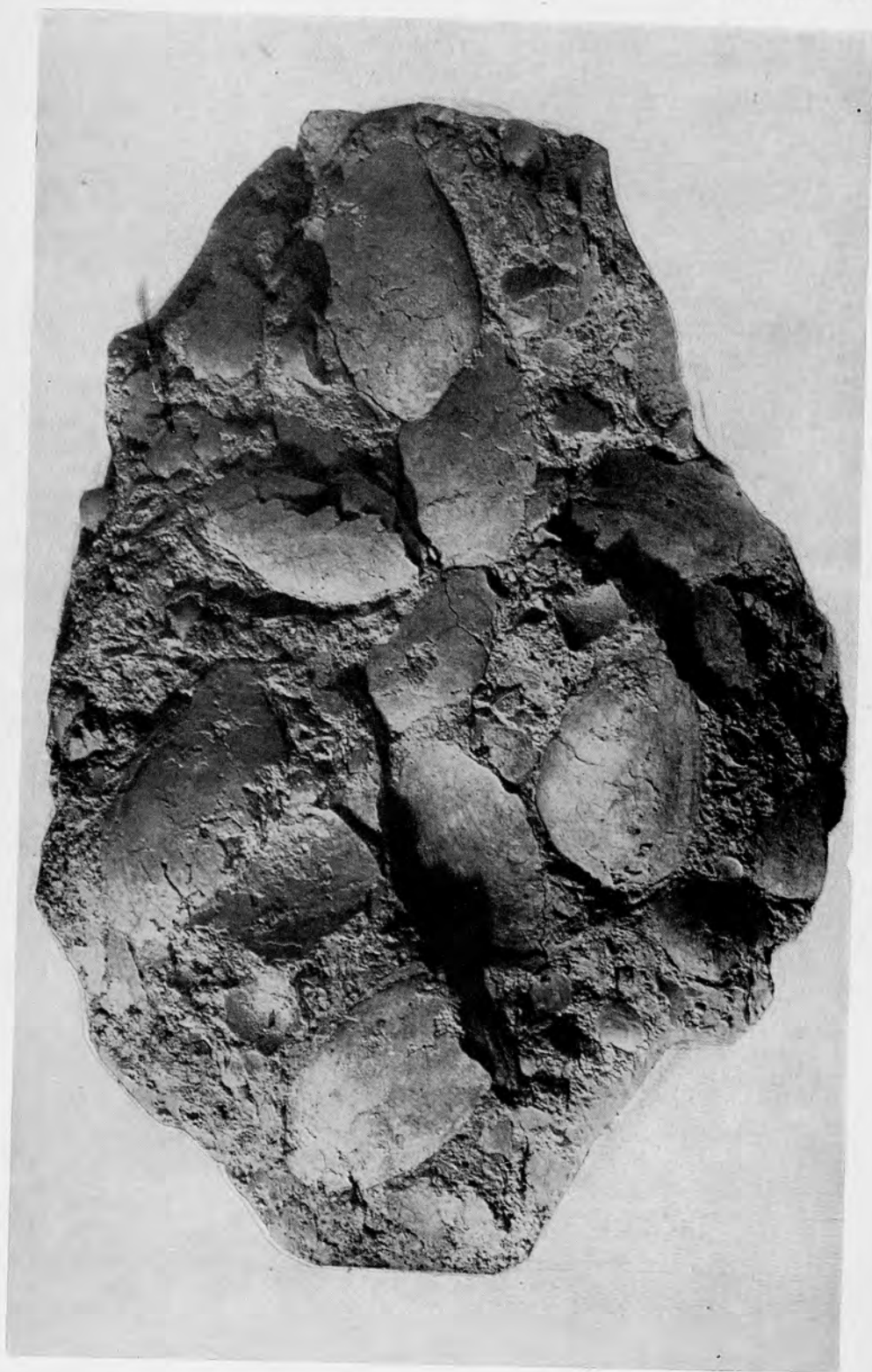










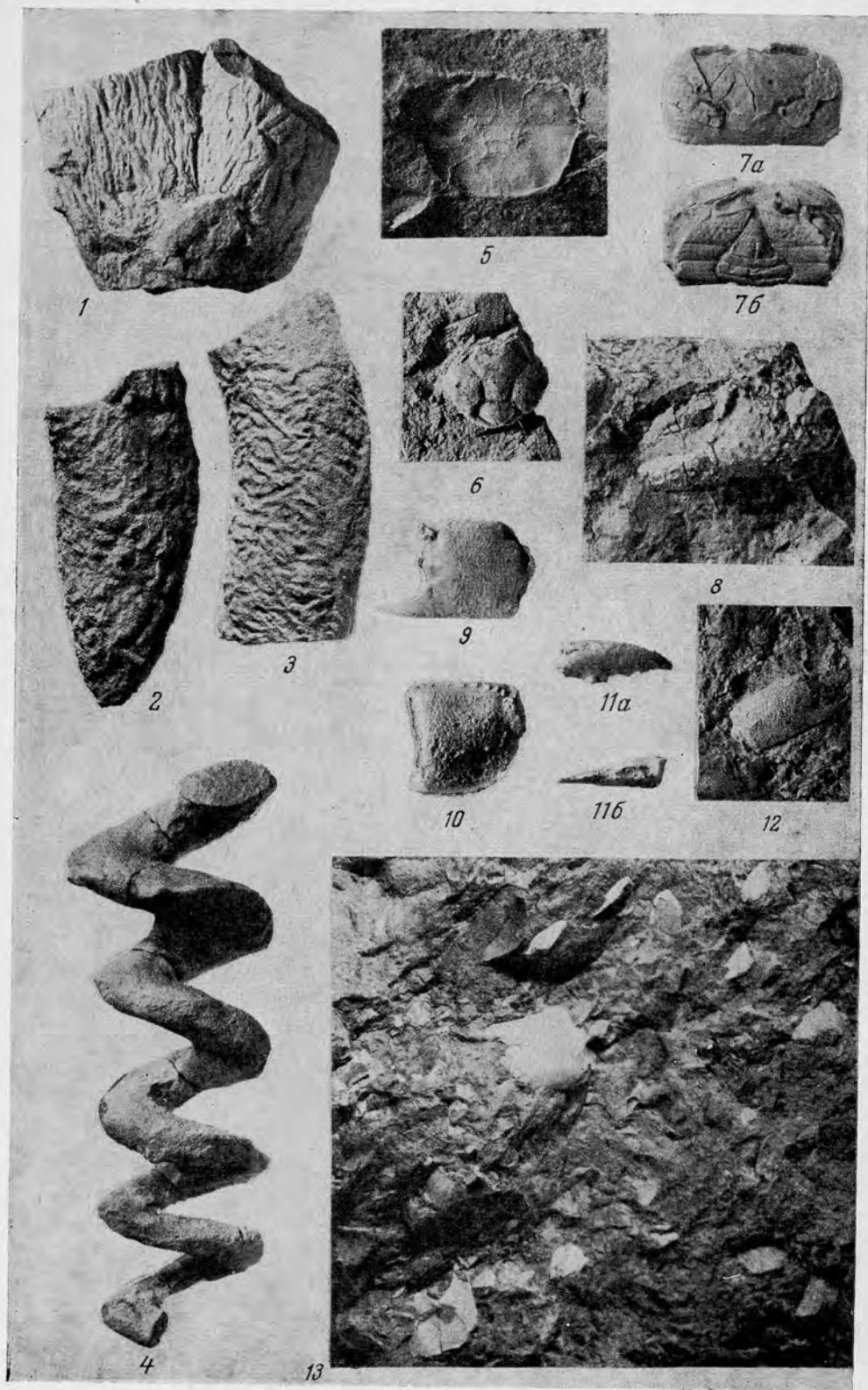


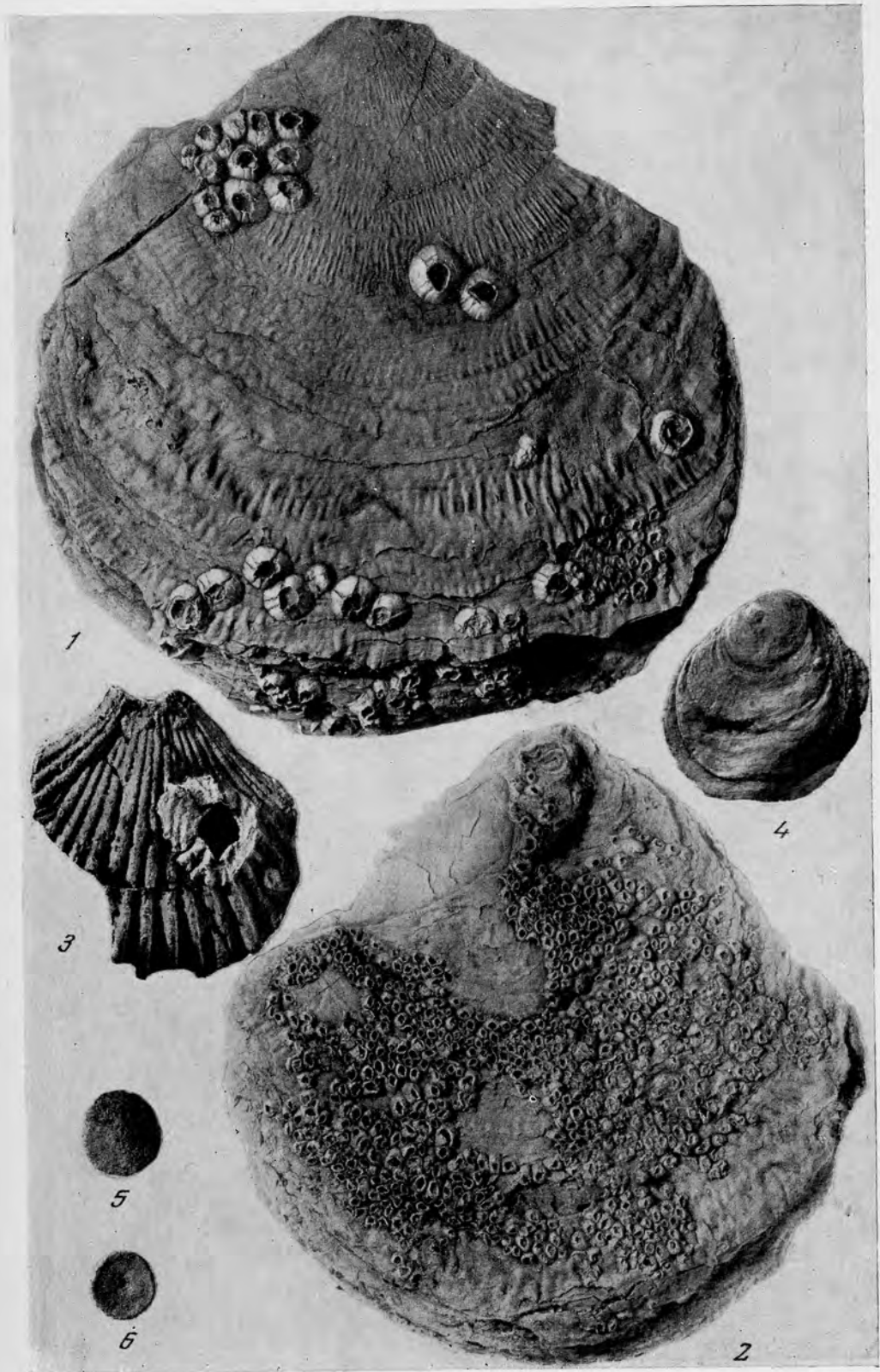


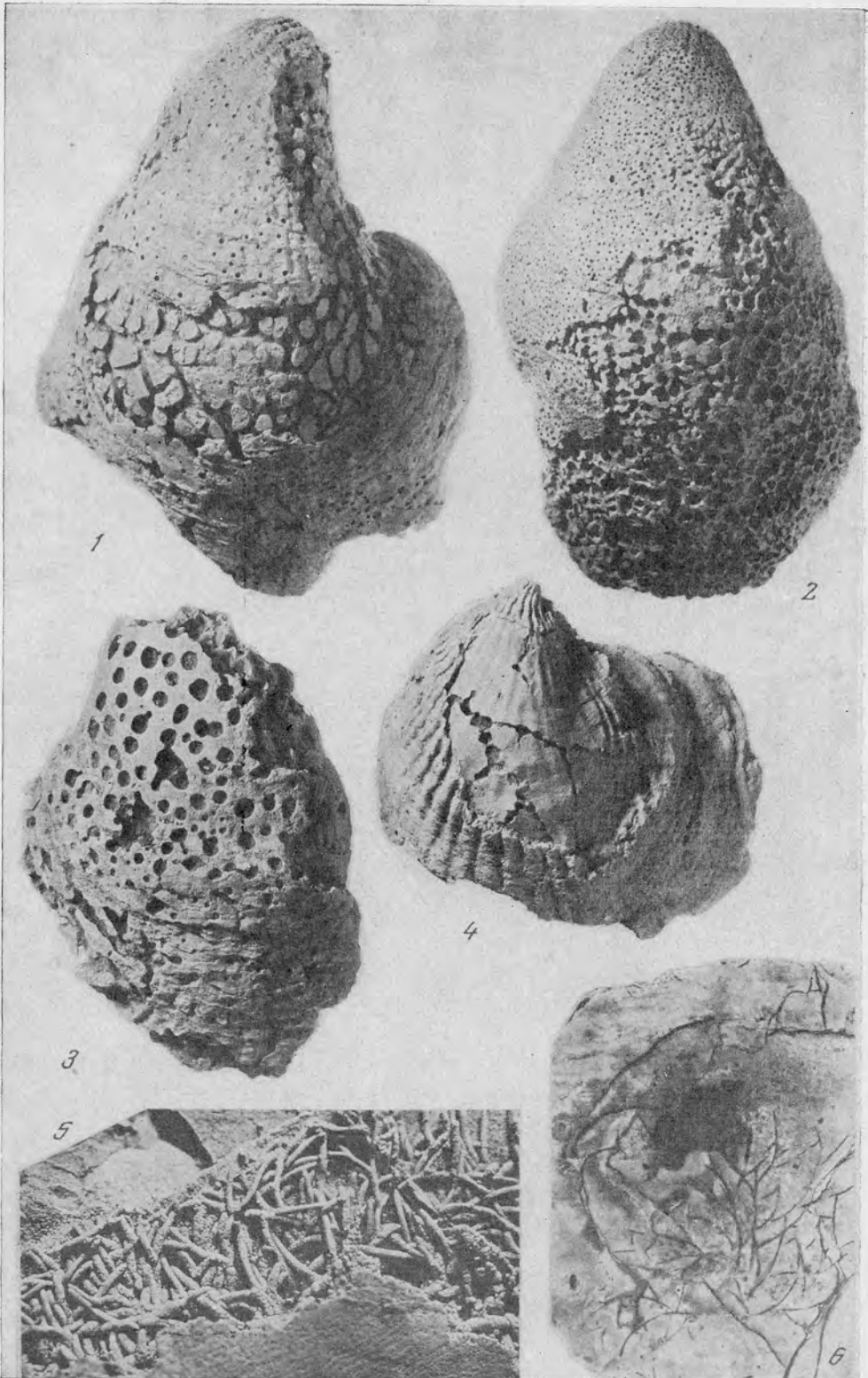
1



2









1



2



3



4



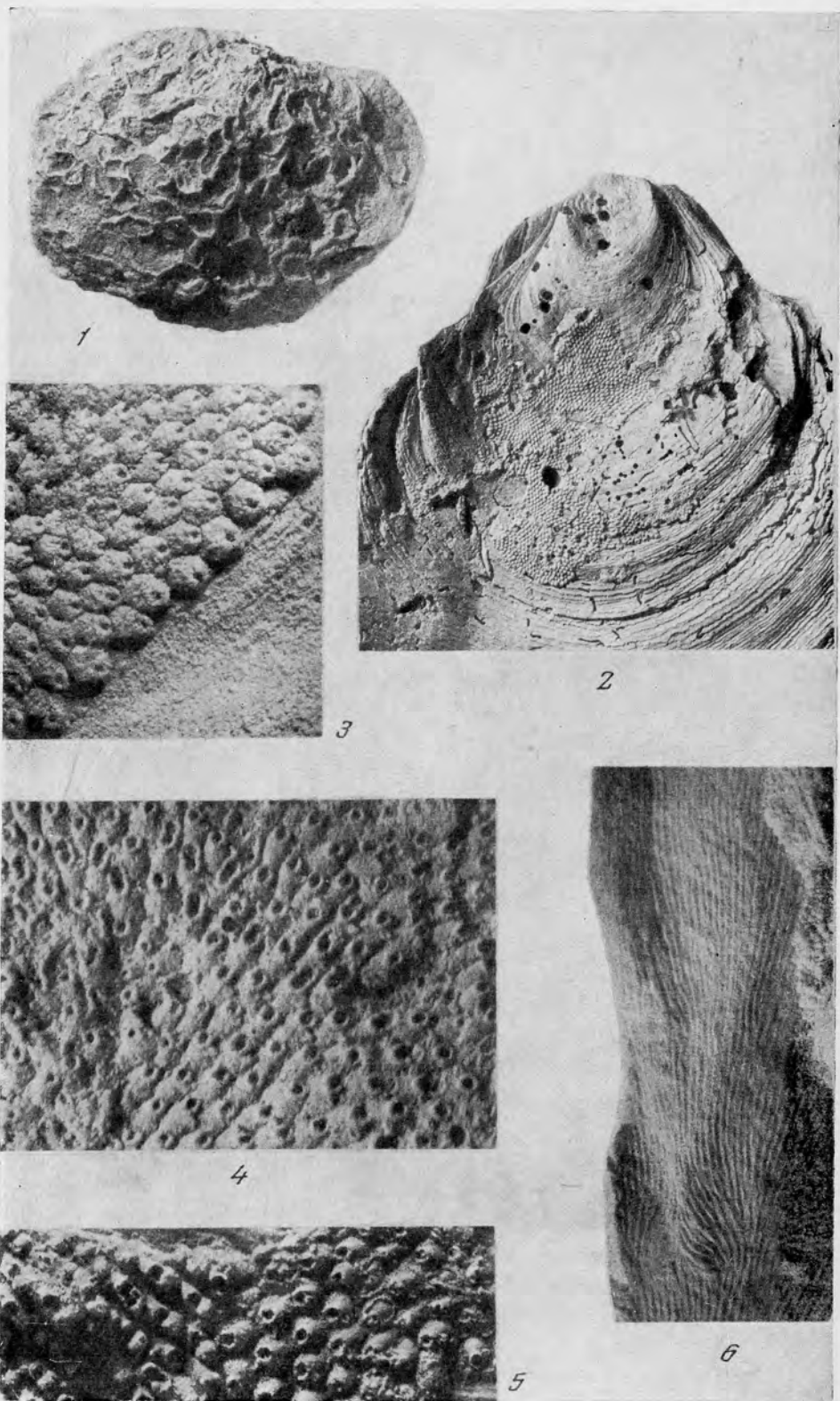
5

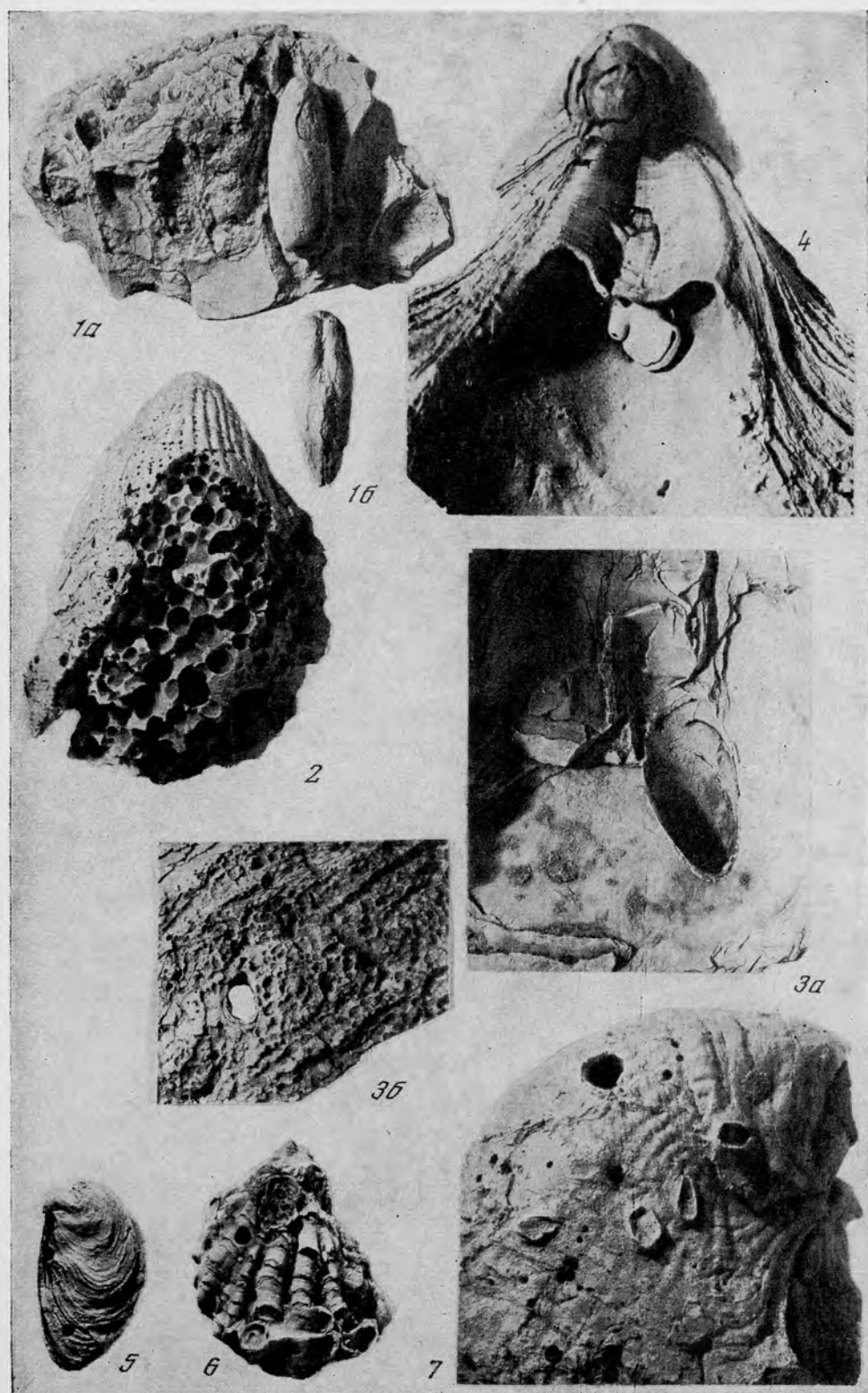


6



7





УКАЗАТЕЛЬ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ

- Абшир-Сай, река (кн. 1)—14, 24, 25, 28, 90, 92, 97, 99—101, 109, 111, 180, 187, 206, 254, 271, 277; (кн. 2)—14, 15, 119, 154, 157, 172, 175
- Австралия (кн. 2)—22, 72, 81
- Австрия (кн. 2)—195, 207
- Аджария (кн. 1)—135
- Азовское море (кн. 2)—158, 233, 258, 274, 276
- Азорские острова (кн. 2)—158
- Айгыр-Байтол, горы (кн. 2)—202
- Айляма, гора (кн. 1)—14, 71—3, 79, 101, 151, 152, 167, 168, 204, 270; (кн. 2)—14, 18, 19, 44, 45, 149, 151, 153, 186, 308
- Ак-Джар, урочище (кн. 2)—147
- Ак-Сай, урочище (кн. 1)—14, 129, 131, 152, 153, 156, 255; (кн. 2)—44—46, 149, 151, 155, 163, 186, 187, 190, 232
- Ак-Сарай, урочище (кн. 2)—166
- Ак-Чичек, урочище (кн. 2)—166
- Алайская долина (кн. 1)—14, 102
- Алайский хребет (кн. 1)—14, 93, 100, 112, 264, 269, 317; (кн. 2)—112, 227
- Алды-Яр, урочище (кн. 2)—154, 226
- Аляска, полуостров (кн. 2)—22
- Амбаргаз, кишлак (кн. 1)—14, 25, 80, 84, 85, 89, 110, 171, 173, 191; (кн. 2)—26, 28, 149, 156, 163, 186—188, 228
- Амвросиевка, город (кн. 2)—233
- Аму-Дарья, река (кн. 1)—135
- Амурский лиман (кн. 2)—72, 92
- Англия (кн. 2)—72, 75, 76, 81, 85
- Ангрен, река (кн. 1)—14, 102, 300, 305
- Ангренское плато (кн. 1)—312
- Андарак, кишлак (кн. 1)—14, 88, 89, 150; (кн. 2)—156, 172, 176, 234, 287, 308
- Андарак, река (кн. 1)—88, 327
- Андижан, город (кн. 1)—10, 111, 112, 140, 245, 248, 255; (кн. 2)—226
- Антильские острова (кн. 2)—80, 81
- Аральское море (кн. 1)—18—20, 198, 200, 201, 280, 325; (кн. 2)—233, 282
- Аркашонский залив (кн. 2)—74—76
- Арсланбоб, кишлак (кн. 1)—14; (кн. 2)—44, 45, 47, 186
- Арсланбоб, река (кн. 2)—186
- Атлантический океан (кн. 1)—18, 325; (кн. 2)—17, 72, 78, 79, 158
- Афганистан (кн. 2)—112
- Баба-Таг, хребет (кн. 2)—113, 308
- Бавария (кн. 2)—210
- Бадхыз, возвышенность (кн. 1)—19; (кн. 2)—29, 233, 236, 287
- Балтийское море (кн. 2)—79, 250, 269
- Балхаш, озеро (кн. 1)—18, 136, 230, 280
- Баянстанская гряда (кн. 1)—23, 26—28, 96, 292, 316
- Белесеньк, хребет (кн. 1)—80
- Бельгия (кн. 2)—204, 207
- Бельт, Малый и Большой, проливы (кн. 2)—155
- Бельтерек, сай (кн. 2)—187
- Бискайский залив (кн. 2)—86
- Болгария (кн. 2)—76
- Бофор, город (кн. 2)—197, 198
- Бразилия (кн. 2)—80, 81, 204
- Бужум, кишлак (кн. 1)—14, 17, 101, 143, 187, 193, 271; (кн. 2)—14, 20, 43, 151—159, 175
- Бурбанг, кишлак (кн. 1)—14, 90
- Бухарская область (Бухара) (кн. 1)—8; (кн. 2)—120, 147
- Варзык, кишлак (кн. 1)—28, 70, 72, 74, 79, 101, 111; (кн. 2)—44, 46, 149, 175, 181, 186, 226
- Варзыкская гряда (кн. 2)—44
- Вахш, река (кн. 2)—216
- Виргиния, штат (кн. 2)—105
- Гавайские острова (кн. 2)—212
- Гваделупа, река (кн. 2)—23
- Гельголанд, остров (кн. 2)—74—76
- Германия (кн. 2)—72, 74, 76, 85, 204, 207, 210
- Гиссаро-Зеравшанская горная система (кн. 1)—35
- Голландия (кн. 2)—75, 85, 86
- Гонконг, город (кн. 2)—212
- Гренландия, остров (кн. 2)—78
- Гудаутская банка (кн. 2)—72, 73, 76, 78, 79, 84
- Гульча, кишлак (кн. 1)—14, 97; (кн. 2)—64, 67, 135
- Гульча, река (кн. 2)—5, 227
- Дания (кн. 2)—204
- Дараут-Курган, город (кн. 1)—102
- Дарбаза, станция (кн. 2)—20
- Дарваз, хребет (кн. 1)—322
- Джалаир, гряда (кн. 1)—90
- Джалалабад, город (кн. 1)—282
- Джар-Как, урочище (кн. 2)—147
- Джиланды, река (кн. 1)—14
- Джилга, станция (кн. 2)—20, 112

- Джил-Булак — см. Бужум, кишлак
 Джунгария (кн. 1)—18
 Днестровский лиман (кн. 2)—254
 Дон, река (кн. 2)—258
 Дошман, урочище (кн. 1)—14; (кн. 2)—151
 Дунграме, кишлак (кн. 2)—160, 309
- Европа (кн. 2)—21, 118, 120, 234, 285;
 Западная Европа (кн. 1)—8, 18, 103; (кн. 2)—145, 239
- Заалайский хребет (кн. 1)—102, 269, 276, 278, 282, 292, 299, 301, 304, 322; (кн. 2)—112
 Закавказье (кн. 1)—20, 97
 Зеравшан, река (кн. 1)—17, 269
 Зеравшанский хребет (кн. 2)—17
 Зунд, пролив (кн. 2)—155
- Илийская впадина (кн. 1)—322
 Индийский океан (кн. 2)—236
 Индокитай, полуостров (кн. 2)—81
 Иран (кн. 1)—7, 19, 258; (кн. 2)—118, 121
 Иркештам, кишлак (кн. 2)—5
 Истым-Тау, урочище (кн. 2)—221
 Исфана, город (кн. 1)—88
 Исфара, город (кн. 1)—33, 266
 Исфара река, (кн. 1)—14, 28, 33, 34, 36, 38, 41, 58, 59, 61, 80, 98, 99, 101, 111, 140, 152, 155, 169—171, 173, 177—179, 181, 182, 187, 189, 192, 199, 207, 211, 213, 215, 217, 222, 223, 233, 235, 236, 245, 248, 253, 271, 277, 284; (кн. 2)—14—16, 20, 23, 28, 49—51, 54, 61—64, 119, 149—151, 154—158, 160, 161, 164—168, 170, 172, 176, 183, 184, 190—194, 201, 211, 222, 224, 226, 231, 306—312
 Итокар, река (кн. 1)—14, 31, 96
- Казалинск, город (кн. 2)—202
 Казахский мелкосопочник (кн. 1)—136
 Казахстан (кн. 1)—18, 119; (кн. 2)—219, 280
 Калача-Мазар, урочище (кн. 1)—35, 42, 83, 142, 144, 155, 165, 173, 176, 177, 207, 245, 252—254, 275; (кн. 2)—62, 64, 149, 150, 154, 185, 193
 Калифорния, штат (кн. 2)—204, 208
 Камерун (кн. 2)—201
 Камыш-Баши, урочище (кн. 1)—14, 42, 187, 189, 191, 193, 217, 257, 271, 276; (кн. 2)—4, 14, 20, 28, 43, 50, 51, 53, 64—66, 154—158, 163, 178, 179, 182, 222, 225, 226
 Кан, кишлак (кн. 1)—14, 24, 25, 42, 111, 187, 193, 206, 245, 254, 255, 271, 327; (кн. 2)—14, 15, 20, 149, 151, 157, 158, 222, 226
 Канатная, станция (кн. 2)—310
 Кансай, поселок (кн. 2)—20, 232
 Кара-Алма, река (кн. 1)—14, 27, 126, 127, 133, 151, 152, 154, 155; (кн. 2)—151
 Кара-Арт, урочище (кн. 1)—14; (кн. 2)—47, 151, 190, 191, 308
 Кара-Булак, урочище (кн. 1)—14, 33, 173, 191; (кн. 2)—228
 Кара-Дарьинская складка (кн. 1)—62, 63, 68, 247; (кн. 2)—202
 Кара-Дарья, река (кн. 1)—61
 Кара-Кумы, пески (кн. 2)—216
 Кара-Тау, хребет (кн. 1)—8; (кн. 2)—112, 147
 Карау-Кыр, гряда (кн. 1)—327
 Кара-Унгур, река (кн. 2)—187, 309
 Караунокур, река (кн. 1)—14, 31, 33, 73, 76, 79, 101, 129, 131, 169, 179, 199, 206, 236, 254, 255, 270; (кн. 2)—14, 16, 20, 44, 55, 57, 150, 151, 153—155, 157, 158, 164, 168, 170, 172, 175, 183, 186, 188, 226, 307, 308, 310
 Кара-Чагат, кишлак (кн. 1)—14, 24, 25, 83—85, 110, 150, 193, 254; (кн. 2)—26, 28—30, 186
 Карачатырская гряда (кн. 1)—11, 23, 28, 276, 285, 292, 295, 316
 Каркинитский залив (кн. 2)—92
 Карское море (кн. 2)—254
 Каспийское море (кн. 1)—201, 231, 324, 325; (кн. 2)—134, 233, 255, 274
 Катранская гряда (кн. 1)—23, 33, 85, 93, 275, 292, 316
 Каттегат, пролив (кн. 2)—155
 Кашгария (кн. 1)—257, 258, 269, 304, 312, 322; (кн. 2)—20, 135, 169
 Керченский залив (кн. 2)—92
 Керченский пролив (кн. 2)—76
 КИМ, поселок (кн. 1)—14, 24, 25, 110, 206, 214, 216, 224, 245, 254, 327; (кн. 2)—155—160, 176, 309
 Кичик-Алай, река (кн. 1)—99, 307; (кн. 2)—227
 Кичик-Сумсар-Сай, река (кн. 1)—72
 Кой-Таш, урочище (кн. 1)—14, 27; (кн. 2)—46, 48, 182
 Коканд, город (кн. 1)—266
 Кок-Сай, урочище (кн. 1)—60
 Кок-Шаал-Тау, хребет (кн. 1)—322
 Кой-Булак, урочище (кн. 2)—308
 Копана, бухта (кн. 2)—73
 Копет-Даг, хребет (кн. 1)—19, 324
 Корпус-Кристи, бухта (кн. 2)—273
 Корпус-Кристи, город (кн. 2)—268, 272
 Кочкар-Ата, урочище (кн. 1)—14, 99, 207, 254; (кн. 2)—48, 154, 157, 309
 Кош-Чека, сай (кн. 2)—113, 308
 Красная гора — см. Айляма, гора
 Красное море (кн. 1)—170
 Крым (кн. 1)—20, 97, 103; (кн. 2)—76, 177
 Куйгумен, кишлак (кн. 1)—14, 131; (кн. 2)—175, 222
 Кулундинские озера (кн. 1)—326
 Кулябская область (кн. 2)—205, 310
 Кураминский хребет (кн. 1)—100, 264, 285, 287, 304, 307, 314
 Курганча, кишлак (кн. 2)—187
 Курумды, река (кн. 1)—99
 Куршаб, река (кн. 2)—48, 163
 Кушка, поселок (кн. 1)—257
 Кызыл-Арча, урочище (кн. 1)—14, 24, 25, 206, 210, 224, 255; (кн. 2)—43, 154, 156, 160, 307, 309
 Кызыл-Ата, кишлак (кн. 1)—14, 31, 95, 96, 169, 177; (кн. 2)—172, 180, 183, 188, 190—193, 202, 204, 205, 211, 226, 310

- Кызыл-Кумы, пески (кн. 1)—18, 21, 117, 309, 323; (кн. 2)—12, 14, 169, 175, 219, 283
- Кызыл-Курган, кишлак (кн. 1)—35, 97, 100, 271, 277; (кн. 2)—13—15
- Кызыл-Мазар, урочище (кн. 2)—205, 310
- Кызыл-Пиляль, кишлак (кн. 1)—35
- Кызыл-Уигур, кишлак (кн. 1)—14
- Кызыл-Яр, кишлак (кн. 1)—14, 27, 28, 93, 97, 99, 100, 141, 254; (кн. 2)—154, 155, 185, 309
- Кырк-Кичик, урочище (кн. 1)—14
- Кырк-Кол, река (кн. 2)—141
- Кюрен-Даг, хребет (кн. 2)—29
- Ловака, бухта (кн. 2)—73
- Луизиана, штат (кн. 2)—268, 272
- Ляйляк, река (кн. 1)—14, 17, 84, 93, 110, 188; (кн. 2)—186
- Мадре, лагуна (кн. 2)—268, 272—274
- Майдан-Тау, хребет (кн. 1)—14, 24, 25, 80, 83, 110, 168, 171, 173, 193, 254; (кн. 2)—52, 173, 186, 217, 219—221, 311
- Майли-Сай, урочище (кн. 1)—14, 33, 131, 169, 178, 181—183, 189, 191, 193, 194, 199, 255; (кн. 2)—46, 56, 59, 61, 125, 155, 157, 160, 161, 163—165, 168, 170—173, 188, 190, 226, 306—308, 310
- Майлису, река (кн. 1)—111
- Майхе, река (кн. 2)—92
- Малый Балхан, хребет (кн. 2)—21
- Мангышлак, полуостров (кн. 1)—20; (кн. 2)—221, 222
- Маркач, кишлак (кн. 2)—147
- Матагорда, остров (кн. 2)—268
- Мексиканский залив (кн. 2)—73, 77, 79, 85, 104, 105, 116, 132, 145, 195, 212, 239, 250, 268—274, 278, 285, 289
- Миссисипи, бухта (кн. 2)—272
- Миссисипи, река (кн. 2)—268, 272
- Могол-Тау, хребет (кн. 1)—14, 307
- Мончак-Тепе, урочище (кн. 1)—327
- Мурзаватская котловина (кн. 1)—100
- Мустанг, остров (кн. 2)—268
- Мэн, залив (кн. 2)—255
- Мэриленд, штат (кн. 2)—105, 208
- Наманган, город (кн. 1)—266
- Нарын, река (кн. 1)—14, 27, 31, 33, 79, 111, 128, 131, 137, 168, 174, 181, 182, 184, 194, 245, 248, 254, 327; (кн. 2)—44, 45, 47, 149, 154, 157, 160, 164, 168, 172, 173, 183, 186, 188, 202—204
- Нарынская впадина (кн. 1)—322
- Наукат, город (кн. 1)—111; (кн. 2)—119
- Нефтебад, поселок (кн. 1)—34; (кн. 2)—184
- Новая Гвинея, остров (кн. 2)—212
- Новая Каледония, остров (кн. 2)—210
- Норвегия (кн. 2)—72, 78, 158
- Об-Джувоз, кишлак (кн. 1)—14, 85—87, 89, 93, 186, 191; (кн. 2)—23, 25, 26, 30, 110, 154, 156, 161, 165, 222, 306
- Одесский залив (кн. 2)—79
- Олерон, остров (кн. 2)—86
- Опичек, водопад (кн. 1)—72
- Ортотокой, поселок (кн. 1)—14, 31, 90, 93, 95, 96, 133, 155, 160, 182, 191; (кн. 2)—108, 125, 161, 163, 164, 175, 176, 182, 187, 226, 309
- Охотское море (кн. 2)—22
- Ош, город (кн. 1)—221
- Пакана-Адыр, урочище (кн. 2)—226
- Палванташ, поселок (кн. 1)—10, 111, 112, 199, 245, 254
- Памиро-Алайская горная система (кн. 1)—20
- Патагония (кн. 2)—22
- Петра Великого, залив (кн. 2)—76
- Петра Первого, хребет (кн. 1)—322
- Поволжье (кн. 1)—97, 103; (кн. 2)—14, 202, 216, 244, 259
- Подолня (кн. 2)—33, 259
- Порто-Рико (кн. 2)—81
- Португалия (кн. 2)—72
- Приаралье (кн. 1)—19—21, 103, 304, 306, 323; (кн. 2)—25, 166, 169, 202, 235, 283
- Приташкентский район (кн. 1)—8, 21, 27, 28, 102, 111, 115, 229, 269, 276, 300, 304, 322, 323; (кн. 2)—14, 17, 112, 121, 147, 169, 179, 221, 222
- Приуралье (кн. 1)—326
- Пюджет-Саунд, залив (кн. 2)—195, 196, 198
- Рио-Гранде, река (кн. 2)—268
- Риштан, разрез — см. Риштанские складки
- Риштанские складки (кн. 1)—14, 25, 28, 50, 61, 70, 109, 110, 112, 191, 194, 236, 245, 254, 255, 301, 310, 311; (кн. 2)—23, 26—28, 30, 52, 54, 62, 65—68, 91, 107, 110, 131, 142, 154, 160—163, 165, 168, 170—172, 174, 178, 182, 187, 188, 221—223, 231, 241—243, 306—310
- Рокпор, бухта (кн. 2)—73
- Румыния (кн. 1)—7; (кн. 2)—118, 216
- Самаркандек, кишлак (кн. 1)—14, 191, 222, 223; (кн. 2)—24, 165, 309
- Сай-Сукулук, урочище (кн. 1)—99
- Сары-Камыш-Сай, урочище (кн. 1)—50, 52, 54, 55, 60, 206, 212, 215, 217, 233, 235, 240, 327; (кн. 2)—53, 107, 154—156, 158, 159, 222, 306, 307
- Сары-Камышская складка (кн. 1)—50, 54; (кн. 2)—107, 307
- Сары-Ток, урочище (кн. 1)—17, (кн. 2)—154, 155, 157, 158, 159, 243, 244, 310
- Сатарское плато (кн. 2)—158, 163
- Сахалин, остров (кн. 2)—14
- Сватоу, город (кн. 2)—212
- Севастополь, город (кн. 2)—76
- Севастопольская бухта (кн. 2)—73, 76, 77, 79
- Северная Америка (кн. 2)—76, 85, 92, 120, 211, 222
- Северная Дакота, штат (кн. 2)—204
- Северная Каролина, штат (кн. 2)—197

- Северное море (кн. 1)—18, 210; (кн. 2)—72—76, 79, 80, 92, 178
- Северо-Рипитанская складка (кн. 1)—50, 52, 54, 56, 60, 251, 327; (кн. 2)—107, 110, 138, 142, 306—308, 312
- Сель-Рохо, кишлак (кн. 1)—165, 190; (кн. 2)—28, 167, 168, 170, 225, 226
- Сенегал (кн. 2)—81
- Сент-Джозеф, остров (кн. 2)—268
- Сиваш, озеро (кн. 2)—233
- Скагеррак, пролив (кн. 2)—155
- Скандинавия, полуостров (кн. 2)—204
- Сомерсет, графство (кн. 2)—103
- Сох, река (кн. 1)—111; (кн. 2)—119
- Средиземное море (кн. 1)—18, 122, 324; (кн. 2)—81, 155, 158, 236, 276
- Сузак, кишлак (кн. 1)—62
- Сулукта, кишлак (кн. 1)—14, 28, 80, 83—85, 89, 91, 101, 110, 168, 173, 188, 189, 191—193, 254, 276; (кн. 2)—14—16, 22, 23, 25, 26, 28, 30, 50, 52, 125, 153, 156, 160, 182, 186, 187, 188, 229, 233, 234, 309, 311
- Супу-Арыш, кишлак (кн. 1)—14
- Сурхи, урочище (кн. 1)—14, 28, 33, 72—74, 79, 80, 96, 97, 100, 101, 109, 111, 112, 167—169, 191, 204, 206, 254, 255, 270, 271; (кн. 2)—14, 18—20, 22, 44—46, 150, 151, 153, 157, 161, 163—165, 168, 171—173, 175, 176, 181, 183, 186, 227, 233, 308, 309
- Суфи-Курган, кишлак (кн. 2)—227
- Суэцкий канал (кн. 2)—274
- США (кн. 2)—195, 204, 207, 210, 255, 259
- Сыр-Дарья, река (кн. 1)—135
- Таджикистан (кн. 1)—271, 322 (кн. 2)—112, 115, 135
- Таджикская депрессия (кн. 1)—8—10, 12, 17, 19—22, 35, 79, 93, 97, 100, 102—104, 112, 115—117, 119, 120, 229, 254, 257, 258, 269, 301, 304, 307, 309, 312, 313, 322, 323, 326; (кн. 2)—17, 21, 40, 42, 112, 134, 147, 179, 205, 209, 216, 221, 222, 227, 280, 308, 310
- Тайвань, остров (кн. 2)—206, 212—214
- Танге, кишлак (кн. 1)—14, 70, 72, 76, 109, 111, 131, 155, 157, 167, 168, 206, 254; (кн. 2)—158, 159, 175, 222, 232
- Таш-Кумыр, поселок (кн. 1)—31; (кн. 2)—202
- Таш-Рават, урочище (кн. 1)—14, 24, 25, 28, 80, 83—85, 89, 110, 111, 181, 193, 199, 236; (кн. 2)—55, 154, 157, 164, 182, 306
- Темза, река (кн. 2)—75
- Термез, город (кн. 1)—17; (кн. 2)—113
- Терменбес, возвышенность (кн. 2)—203
- Техас, штат (кн. 2)—104, 239, 268, 272
- Тогап, кишлак (кн. 2)—26, 28, 30, 52, 133, 156, 217, 220, 311
- Топчар-Даван, перевал (кн. 1)—14, 199, 206; (кн. 2)—50, 163, 243
- Трансильвания (кн. 1)—7; (кн. 2)—40, 118, 121, 216
- Туз, перевал (кн. 1)—102
- Тунис (кн. 2)—134
- Тургайское плато (кн. 1)—18
- Туркестанский хребет (кн. 1)—264, 314, 317
- Туркмен, гряда (кн. 1)—90
- Туркмения (кн. 1)—20, 21, 103; (кн. 2)—29, 216, 234, 287
- Туткаул, кишлак (кн. 2)—111, 115, 216
- Тютак-Сай, урочище (кн. 1)—50, 55, 56, 60, 152, 165, 179, 182, 210—213, 217, 327; (кн. 2)—110, 138, 142, 154, 157, 164, 165, 182, 222, 307, 308, 311, 312
- Тянь-Шань, горы (кн. 1)—18, 20, 135, 136, 321, 322
- Узбой, сухое русло (кн. 2)—216
- Ура-Тюбе, город (кн. 1)—14, 24, 25, 80, 85, 86, 148, 221, 266, 328; (кн. 2)—23, 50, 51, 69, 110, 140, 141, 175, 176, 306
- Урта-Кызыл, урочище (кн. 1)—14, 25; (кн. 2)—141, 160
- Устюрт, плато (кн. 1)—304; (кн. 2)—169
- Уэльс полуостров—(кн. 2)—75, 84, 103
- Ферганский хребет (кн. 1)—137, 264
- Финкельвальд (кн. 2)—195
- Франция (кн. 2)—20, 72, 74, 76, 80, 81, 134, 204, 222
- Ханабад, кишлак (кн. 1)—33, 36, 38, 41, 222, 223, 253; (кн. 2)—15, 16, 54, 62, 184, 185, 191, 192, 194, 224, 231, 306—310, 312
- Чагат, гряда (кн. 1)—90
- Чадар, гора (кн. 2)—147
- Чангет-Су, река (кн. 1)—14, 99; (кн. 2)—154
- Чангырташ, поселок (кн. 1)—14, 27, 28, 33, 61, 62, 66, 69, 70, 73, 80, 93, 97—99, 111, 140, 178, 180—182, 187, 188, 190, 193, 199, 206, 207, 235, 236, 245, 246, 248, 249, 254, 255; (кн. 2)—150, 154, 155, 157, 160, 161, 163, 168, 175, 185, 190, 202, 222, 226—228, 233, 308, 309
- Чан-Таш, гряда (кн. 1)—90
- Чарвак, кишлак (кн. 1)—14, 131, 132, 160, 180—182, 184; (кн. 2)—151, 160, 161, 165, 168, 170—172, 182, 183, 186, 308, 309
- Чаткальский хребет (кн. 1)—264, 287, 322
- Черная речка (кн. 2)—76
- Черное море (кн. 1)—324, 325; (кн. 2)—26, 72, 75, 76, 78, 79, 84, 86, 92, 155, 158, 225, 227, 233, 244, 245, 269
- Чигирчик, гряда (кн. 1)—64
- Чирчик-Ангренский район (кн. 1)—119; (кн. 2)—280
- Чирчик, река (кн. 1)—102
- Чули, степь (кн. 2)—14
- Чустский район (кн. 1)—70
- Шайдан, кишлак (Аштского района) (кн. 1)—14, 33, 84, 85, 99, 100, 109, 111, 173, 199, 254, 255; (кн. 2)—14, 43, 158—160, 163, 175, 183, 226, 309
- Шайдан-Сай, урочище (кн. 1)—14, 27,

- 155, 160, 327; (кн. 2)—46, 63, 182, 186, 187, 226
 Шакоптар, река (кн. 2)—142
 Шалды-Балды — см. Кара-Чагат, киш-лак
 Швейцария, (кн. 2)—207, 209
 Швеция (кн. 2)—21, 204
 Ширабад-Байсунский район (кн. 2)—147
 Шлезвиг-Гольштейн, земля (кн. 2)—2
 Шор-Су, поселок (кн. 1)—14, 241, 254, 255, 257, 284; (кн. 2)—28, 156, 222
 Шураб, поселок (кн. 1)—14, 42, 110, 144, 146, 155, 165, 171, 173, 182, 187, 191, 193, 199, 207, 214, 215, 218, 222—224, 236, 245, 247, 248, 254, 327; (кн. 2)—24, 62, 63, 65, 67, 141, 150, 154, 155, 157—159, 161, 163, 168, 170—173, 178, 180—183, 185—187, 194, 217, 222, 226, 233, 306—312
 Эмба, река (кн. 2)—14, 29
 Южно-Риштанская складка (кн. 1)—250
 Южный Аламышик, поселок (кн. 1)—10, 111, 182, 199, 245, 254
 Юта, штат (кн. 2)—210
 Ялпак-Таш, гора (кн. 1)—14, 24, 25, 92, 99; (кн. 2)—226
 Япония (кн. 2)—80, 204
 Японское море (кн. 2)—76
 Якутан, поселок (кн. 2)—165
 Яссы, река (кн. 1)—99; (кн. 2)—154

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- abdominalis*, *Phyllodurus* (КН. 2)—200
aberrans, *Modiola jaremejewi* var. (КН. 2)—147
abnormis, *Glomospira* (КН. 1)—58, 299;
 (КН. 2)—6, 12, 28, 29
abominosa, *Chlamys* (КН. 1)—102
Acanthodesia (КН. 2)—200
Achlya (КН. 2)—87
Acicularia (КН. 1)—161, 201; (КН. 2)—
 231, 246
Actaeon (КН. 1)—61, 185; (КН. 2)—39,
 172, 274
acuta, *Anomalina* (КН. 1)—309; (КН.
 2)—11
adriatica, *Modiola* (КН. 2)—84
advena, *Chlamys* (КН. 2)—35
aegyptiaca, *Cardita* (КН. 2)—147
aequalis, *Panopaea* (или *Panope*) (КН.
 1)—35, 103; (КН. 2)—38, 150
affinis, *Upogebia* (КН. 2)—196, 198, 200
afghanica, *Ostrea* (*Turkostrea*) (КН. 2)—
 112, 113, 134
Aiptasia (КН. 2)—272
aksaraiensis, *Crassatella* (КН. 2)—36,
 166
Alabamina (КН. 2)—10
alaica, *Acicularia* (КН. 1)—161; (КН.
 2)—231, 246
alaica, *Callianassa* (КН. 2)—180—182,
 191, 310
alaica, *Cardita* (КН. 1)—43
alaica, *Ferganula* (КН. 2)—88, 222, 311
alaica, *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis*
 var. (КН. 2)—95, 133, 134
alaica, *Rotalia* (КН. 1)—43—45, 50, 54,
 87, 289; (КН. 2)—10, 12, 23—26, 28,
 30, 31, 33, 235, 247, 284
alaica, *Steginoporella* (КН. 2)—222
alaica, *Turritella* (КН. 1)—44, 107; (КН.
 2)—39, 155
albertiana, *Anomia* (КН. 2)—35, 314
alexati, *Eoscutum* (КН. 1)—44, 106, 108,
 211, 285; (КН. 2)—190, 225, 226, 311
alexati, *Scutellina* — см. *alexati*, *Eoscutum*
alimena, *Gryphaea* (КН. 2)—103
alpha, *Fatima esterházyi* var. (КН. 2)—58,
 91, 95, 109, 121—123, 125, 307
alsatica, *Turritina* (КН. 1)—309;
 (КН. 2)—9
alveolata, *Sabellaria* (*Centrocrona*)
 (КН. 2)—84
Alveolophragmium (КН. 1)—48; (КН.
 2)—6, 13, 32, 267
Ammobaculites (КН. 1)—35, 84, 269; (КН.
 2)—6, 270, 272
Ammodiscidae (КН. 2)—6
Ammodiscus (КН. 1)—84, 298; (КН. 2)—
 6, 12, 21, 28, 29, 266
Ammomarginulina (КН. 1)—50, 84, 276;
 (КН. 2)—5, 7, 15
Ammoscalaria (см. также *Ammobaculites*)
 (КН. 1)—84, 100, 276, 277; (КН. 2)—7,
 15, 253, 272
Amphidonta (КН. 1)—22, 60, 61, 79,
 102, 103, 114, 118, 185, 312; (КН. 2)—
 33, 35, 41—43, 66, 68, 89, 95, 127, 137—
 140, 142, 143, 145, 172—175, 220, 221,
 223, 228, 237, 238, 286, 308, 311, 312
Amphidonta (*Gryphaeostrea*) — см. *Amphi-*
donta
Amphisteginidae (КН. 2)—10
Ampullaria (КН. 1)—46, 58, 82, 88, 105,
 108, 207, 209, 210, 289, 301; (КН. 2)—
 39, 111, 153—156, 164, 166, 167, 169,
 255, 308
Ampullina (КН. 1)—104; (КН. 2)—39
Amussium (КН. 2)—100
Anachis (КН. 2)—271
angasi, *Ostrea* (КН. 2)—80
angulata, *Corbula* (*Cuneocorbula*) (КН.
 1)—22, 42, 62, 91, 99, 101, 103; (КН. 2)—
 38, 147, 246
angulata, *Gryphaea* (КН. 2)—94
angulata, «*Gryphaea*» (КН. 2)—80—82
angulata, *Ostrea* (*Crassostrea*) (КН. 2)—
 49, 72, 76, 94
Angulogerina (КН. 2)—10, 13
angulosa, *Angulogerina* (КН. 2)—10, 13
angustifrons, *Ostrea* (*Turkostrea*)
turkestanensis var. (КН. 2)—95, 133,
 134
Anomalina (КН. 1)—35, 73, 91, 100, 186,
 187, 271, 309; (КН. 2)—5, 6, 11, 18, 19
Anomalinidae (КН. 2)—11
Anomalocardia (КН. 2)—274
Anomia (КН. 2)—33, 35, 43, 85, 89,
 311
Anomura (КН. 2)—180
antiqua, *Gryphaea* (*Phygraea*) (КН. 1)—
 100, 102, 119; (КН. 2)—147, 280
Aporrhais (КН. 1)—102, 103
Arca (КН. 1)—35, 42, 66, 106, 107, 210,
 267, 275, 284, 307; (КН. 2)—34, 84,
 149, 152, 155—157, 245, 247, 248, 271
Archaeolithothamnium (КН. 1)—146, 284;
 (КН. 2)—232

- arcuata*, *Gryphaea* (кн. 2)—94, 103, 104, 117, 136
arcuato-striatus, *Robulus* (кн. 2)—8
Arenoparrella (кн. 2)—272
artemi, *Cibicides* (кн. 1)—44, 45, 87; (кн. 2)—11, 12, 16
articulata, *Cristellaria* (кн. 2)—8, 12
Ascidella (кн. 2)—84
asiatica, *Asterigerina* (кн. 1)—47, 303; (кн. 2)—10
asiatica, *Corbula* (*Cuneocorbula*) (кн. 1)—22, 42, 62, 91, 99, 101; (кн. 2)—38, 147
asiatica, *Ispharina erro* var. (кн. 2)—39
asiatica, *Ostrea* (*Platygena*) (кн. 1)—22, 46, 47, 59, 68, 78, 82, 94, 115—117, 179, 190, 303; (кн. 2)—31, 35, 41, 42, 64—67, 70, 89—91, 135—138, 140, 176, 178, 220, 223, 224, 229—231, 307, 311
Assilina (кн. 2)—5
Asterias (кн. 2)—84
Asterigerina (кн. 1)—45, 47, 59, 303; (кн. 2)—6, 10, 13, 31
Asterina (кн. 2)—84
astieri, *Cardita* (кн. 1)—50, 67, 72, 107, 190; (кн. 2)—36, 154, 161, 181, 235, 309
Astrangia (кн. 2)—270
Astropecten (кн. 2)—271
Astrophora (кн. 2)—204
Aulopora (кн. 2)—89
auriculata, *Schizoporella* (кн. 2)—84
Auriculidae (кн. 2)—157
auriaca, *Guttulina* (кн. 2)—8, 12, 13
Avicula (кн. 1)—94, 106, 107, 159, 284; (кн. 2)—33, 34, 155, 157, 161, 162, 242, 245
babkovi, *Hemiasster* (кн. 2)—221
babkovi, *Xenohelix* (кн. 2)—205, 310
Baggina (кн. 1)—45, 55, 59, 299, 318, 324; (кн. 2)—10, 31, 247
Baggininae (кн. 2)—10
baissunensis, *Ostrea* (*Turkostrea*) (кн. 2)—112—115, 134, 145, 238, 285, 308
baissunensis, *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* var.—см. *baiss.*, *Ostrea* (*Turkostrea*)
Balanus (кн. 1)—47, 82, 87, 267, 301; (кн. 2)—67, 84, 178, 263, 274, 311
bazini, *Pedalion* (кн. 1)—35; (кн. 2)—150
beccarii, *Rotalia* (кн. 2)—270
beldersaiensis, *Fatina* (кн. 1)—112; (кн. 2)—95, 98, 106, 120—125, 130, 307, 312
beldersaiensis, *Fatina beldersaiensis* var. (кн. 2)—95
beldersaiensis, *Fatina esterházyi* var.—см. *beldersaiensis*, *Fatina*
beldersaiensis, *Gryphaea* — см. *beldersaiensis*, *Fatina*
beldersaiensis, *Gryphaea esterházyi* var.—см. *beldersaiensis*, *Fatina*
bellatula, *Bolivina* (кн. 2)—10
bellovacina, *Ostrea* (*Bellostrea*) — (кн. 1)—35, 49, 73, 84, 97, 101, 102, 119, 190, 192, 268; (кн. 2)—20, 35, 41—44, 46—48, 221, 280
besobrasovae, *Modiola jeremejewi* var. (кн. 2)—147
beta, *Fatina esterházyi* var. (кн. 2)—95, 121—123
Betaeus (кн. 2)—200
beyrichi, *Bolivina* (кн. 2)—10
biangulata, *Corbula* (*Cuneocorbula*) (кн. 1)—42, 62, 91, 99, 101, 103, 275; (кн. 2)—38, 152, 157, 246, 274
bidentata, *Branchioplax* (кн. 2)—180, 310
bipartitum, *Dibunophyllum* (кн. 2)—128
birostratus, *Lithatractus* (кн. 1)—48, 235; (кн. 2)—219
bispiralis, *Labispira* (кн. 2)—210
Bolivina (кн. 1)—43, 45, 47, 91, 187, 271, 282, 291, 303, 309, 318; (кн. 2)—9, 10, 13, 24, 27, 31, 247, 270
Bolivinaopsis (кн. 2)—9, 21
bonnieroides, *Grandidierella* (кн. 2)—274
borgalensis, *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* var. (кн. 2)—95, 133, 134
boscensis, *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* var. (кн. 2)—95, 133, 134
boussaci, *Turritella* (кн. 1)—48, 59, 60, 78; (кн. 2)—39, 167, 168, 170, 172
böhmi, *Fatina* (кн. 1)—22, 112; (кн. 2)—95, 96, 98, 113—115, 121—125, 131, 136, 236, 306, 307
böhmi, *Fatina böhmi* var. (кн. 2)—95, 124
böhmi, *Gryphaea* (кн. 2)—124 (ст. также *böhmi*, *Fatina*)
Brachidontes (кн. 2)—270, 274
Brachynotus (кн. 2)—84
Branchioplax (кн. 2)—180, 211, 310
brazoensis, *Callianassa* (кн. 2)—182
brevirostris, *Pectunculus* (кн. 1)—73, 103; (кн. 2)—34, 148
Buccinum (кн. 2)—85, 90, 245
buhsei, *Fatina esterházyi* var. (кн. 2)—95, 121—123, 131, 307
bukharensis, *Cardita* (кн. 2)—147
Bulimina (кн. 1)—43, 45, 47, 271, 277, 291, 318; (кн. 2)—9, 27, 30, 31, 247
Buliminella (кн. 1)—45; (кн. 2)—9, 30, 270, 271
Buliminidae (кн. 1)—44, 271, 309; (кн. 2)—9, 10
Bulimininae (кн. 2)—9
Bulla (кн. 1)—99, 179; (кн. 2)—39
bullata, *Gryphaea* (кн. 2)—103
bulloides, *Globigerina* (кн. 2)—11
Busycon (кн. 2)—85, 271
calceola, *Gryphaea* (кн. 2)—103
californica, *Cryptomya* (кн. 2)—200
californiensis, *Callianassa* (кн. 2)—196—200
californiensis, *Typhlogobius* (кн. 2)—200
Calliactis (кн. 2)—271
Callianassa (кн. 1)—12, 48, 54, 65, 73, 123, 268, 273, 280, 284; (кн. 2)—19, 20, 32, 52, 63, 67, 90, 115, 151, 172, 173, 180—189, 191—208, 210—212, 216, 217, 233, 237, 251, 256, 261—263, 266, 267, 269, 271, 281, 286, 287, 289, 310
callianassae, *Hemicyclops* (кн. 2)—200
callianassae, *Thalassinoides* (кн. 2)—195
Callianassidae (кн. 2)—90, 180, 190, 193, 194, 199, 201—203, 211, 212, 217, 237, 238
Callinectes (кн. 2)—85
callipyga, *Ostrea* (*Turkostrea*) (кн. 2)—95

- calvimontana*, *Scutellina* (*Eoscutum*) (кн. 2)—226
- Calyptraea* (кн. 1)—44, 46, 47, 49, 61, 78, 94, 104, 108, 156, 159, 190, 207, 209, 210, 301, 312; (кн. 2)—39, 141, 155—157, 161, 164, 165, 170, 172, 236, 309
- camelus*, *Gryphaea* (*Gigantostrea*) (кн. 1)—73, 79, 97, 101—103, 119, 268; (кн. 2)—35, 41, 42, 44, 45, 280
- Camptonectes* (кн. 1)—102
- canariensis*, *Haplopragmoides* (кн. 1)—239; (кн. 2)—6, 12, 32
- Caninia* (кн. 2)—128
- capitata*, *Dentalina* (кн. 2)—8, 12
- Carcinus* (кн. 2)—85
- Cardita* (кн. 1)—35, 42—44, 50, 51, 54, 59, 66, 67, 71—73, 76, 81, 84, 87, 97, 99, 101, 103—107, 113, 156, 167, 173, 179, 185, 190, 207—210, 217, 223, 224, 227, 253, 266—269, 274, 281, 284, 286—288, 290—292, 294—296, 298, 303, 304, 306, 310, 312; (кн. 2)—36, 45, 111, 147—157, 159—162, 164—168, 171, 181, 234, 235, 241—243, 245, 248, 249, 251, 255, 261—264, 266, 267, 286, 308, 309
- Cardium* (кн. 1)—42, 45—47, 49, 59, 64, 82, 87, 94, 107, 139, 159, 185, 190, 202, 209, 210, 223, 267, 273, 275, 287, 289—291, 301, 303, 312; (кн. 2)—37, 49, 148, 151—154, 156, 159, 161, 162, 164—167, 169, 172, 202, 211, 217, 236, 242, 245, 248, 251, 255, 257, 263, 265, 274, 309
- caroliniana*, *Robulus arcuato-striatus* var. (кн. 2)—8
- Carychium* (кн. 1)—66; (кн. 2)—39, 157
- Cassidulinidae* (кн. 2)—10
- caucasica*, *Lyrolepis* (кн. 2)—14, 29
- Caucasina* (кн. 1)—73, 271; (кн. 2)—6, 9, 12, 16, 18—20, 264
- caudata*, *Polymorphina* (кн. 2)—8, 13
- celata*, *Cliona* (кн. 2)—84
- Centrocorona* (кн. 2)—84
- ceratophthalma*, *Ocyropa* (кн. 2)—214
- Ceratostreon* (кн. 2)—138
- Cerithium* (кн. 1)—42, 62, 97, 99, 101, 139, 266; (кн. 2)—38, 39, 152, 217, 233, 246, 274
- Chaetopterus* (кн. 2)—211
- chanabadica*, *Callianassa* (кн. 2)—180, 183
- Cheilostomata* (кн. 2)—222
- chilensis*, *Ostrea* (кн. 2)—72
- Chione* (кн. 2)—271
- Chiton* (кн. 2)—84
- Chlamys* (кн. 1)—47, 48, 59—61, 79, 94, 95, 102, 185, 228, 291, 292, 306, 308, 312; (кн. 2)—34, 35, 67, 68, 89, 100, 162, 164, 165, 170, 178, 217, 241, 242, 245, 265, 311
- Choristites* (кн. 2)—81
- Cibicides* (кн. 1)—35, 43—48, 51, 54, 59, 68, 73, 84, 87, 91, 100, 186, 187, 193, 194, 271, 276, 281, 289, 291, 299, 303, 308; (кн. 2)—5, 6, 11—13, 16, 18—21, 23—28, 30, 31, 33, 234, 247, 251, 255, 259, 265
- Cibicidinae* (кн. 2)—11
- circumspectionis*, *Cibicides* (кн. 1)—45, 54
- cizancourti*, *Ostrea* (*Turkostrea*) (кн. 2)—134
- clarki*, *Xenohelix* (кн. 2)—207, 208
- Clausidium* (кн. 2)—200
- clavata*, *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* var. (кн. 2)—95, 133, 134
- clavata*, *Petrosia* (кн. 2)—84
- Clevelandia* (кн. 2)—200
- Cliona* (кн. 2)—84, 87, 220, 221, 270, 271
- Clionidae* (кн. 2)—220
- Clymenella* (кн. 2)—211
- Clypeaster* (кн. 2)—271
- cobeltiana*, *Arca* (кн. 2)—84
- cochlear*, *Ostrea* (*Pycnodonta*) (кн. 2)—76, 77, 81
- columbiensis*, «*Gryphaea*» (кн. 2)—77
- communis*, *Turritella* (кн. 2)—233
- compitata*, *Trochammina* (кн. 2)—272
- complanata*, *Hesperone* (кн. 2)—200
- composita*, *Modiola* (кн. 2)—147
- compressa*, *Pseudopythina* (кн. 2)—200
- Conchocelis* (кн. 2)—86
- Congerina* (кн. 2)—272
- consobrina*, *Gari* (кн. 1)—35; (кн. 2)—37
- Corbis* (кн. 1)—100, 185, 308; (кн. 2)—37, 147, 171, 259
- Corbula* (кн. 1)—8, 45, 46, 60, 88, 139, 167, 185, 267, 268, 301, 308, 312; (кн. 2)—38, 148, 151, 159, 162, 165, 166, 169—172, 236, 242, 245, 246, 262—264, 266, 308
- Corbula* (*Cuneocorbula*) (кн. 1)—22, 42, 44, 62, 69, 91, 97—101, 103, 139, 266, 267, 275; (кн. 2)—38, 147, 152, 153, 157, 246, 248, 274
- cordimana*, *Ocyropa* (кн. 2)—214
- corneum*, *Pseudamussium* (кн. 1)—102
- Cornuspira* (кн. 1)—43; (кн. 2)—8
- Corophiodes* (кн. 2)—218, 219, 229, 237
- corrugata*, *Gryphaea* (кн. 2)—104
- corrugata*, *Panopaea* (кн. 1)—35; (кн. 2)—38
- Coscinodiscus* (кн. 2)—232
- Crania* (кн. 2)—142
- Craspedodiscus* (кн. 2)—245
- Crassatella* (кн. 1)—54, 60, 88, 106, 107, 113, 156, 179, 185, 202, 208, 209, 228, 267, 273, 284, 291, 297, 303, 304, 308, 312; (кн. 2)—36, 148, 151, 152, 154, 160—162, 164—172, 234, 236, 241—243, 251
- crassatina*, *Cucullaea* (кн. 1)—35, 104; (кн. 2)—34
- Crepidula* (кн. 2)—85
- Cribritina* (кн. 1)—44; (кн. 2)—88, 89, 222, 311
- Cribrononion* (кн. 2)—6, 13
- cristata*, *Ostrea* (кн. 2)—72
- cristata*, *Pinnixa* (кн. 2)—200
- Cristellaria* (кн. 1)—324; (кн. 2)—8, 12
- Cryptodon* (кн. 1)—95; (кн. 2)—172
- Cryptomya* (кн. 2)—200
- cubana*, *Gaudryina* (кн. 2)—7, 12
- Cubitostrea* — см. *Ostrea* (*Cubitostrea*)
- Cucullaea* (кн. 1)—35, 73, 84, 101, 102, 104, 156, 173, 267—269; (кн. 2)—34, 148, 149, 151, 152, 159, 234, 245, 247

- cucullata*, «*Gryphaea*» (кн. 2)—81
Cultellus (кн. 1)—66, 106, 107, 190, 233, 235, 284, 291, 292, 298, 304; (кн. 2)—37, 154, 161, 162, 165—167, 169, 234, 242, 245, 251, 253, 255, 266
cuneata, *Modiola jeremejewi* var. (кн. 2)—147
cuneata, *Pholadomya* (кн. 1)—100
cuneata, *Rangia* (кн. 2)—269
cuneimeris, *Anomalocardia* (кн. 2)—274
Cuspidaria (кн. 2)—38
Cylindrites (кн. 2)—202—204
cymbium, *Gryphaea* (кн. 2)—103, 104
Cyphosoma (кн. 2)—226
Cyprina (кн. 1)—35, 59, 73, 78, 97, 100—103, 117, 118, 179, 185, 267, 306; (кн. 2)—36, 45, 147, 149, 167—171, 235, 245, 247—249, 251, 255, 263—265, 267, 309
Cyrena (кн. 2)—217
Cyrtospirifer (кн. 2)—117
Cystosira (кн. 2)—233

dancvillensis, *Alabamina* (кн. 2)—10
dancvillensis, *Globigerina* (кн. 2)—11
dancvillensis, *Hopkinsina* (кн. 1)—309; (кн. 2)—10
Dardanus (кн. 2)—180, 201, 310
daridsoni, *Corbis* (кн. 1)—100
debilis, *Gari* (кн. 1)—35, 104; (кн. 2)—37
denselamellosa, *Ostrea* (кн. 2)—78, 80
Dentalina (кн. 1)—43; (кн. 2)—8, 12, 24
Dentalium (кн. 2)—38, 162
Denticula (кн. 1)—237
depauperata, *Voluta* (кн. 2)—39
Dermocystidium (кн. 2)—87
diagonis, *Trochammina* (кн. 1)—239; (кн. 2)—7, 32
dibollensis, *Virgulina* (кн. 1)—45; (кн. 2)—9
Dibunophyllum (кн. 2)—128
dichoticosta, *Chlamys* (кн. 2)—34
Dictyocha (кн. 2)—232
diffugiiformis, *Proteonina* (кн. 1)—33, 84, 91, 100, 187, 277; (кн. 2)—6, 12, 15, 17, 247
diffundens, *Glomospira* (кн. 1)—35, 84, 91, 101, 276, 277; (кн. 2)—5, 6, 15
dilatata, *Gryphaea* (кн. 2)—70, 103
Dimyodon (кн. 2)—142
diplochone, *Hydroides* (кн. 2)—84
Diplodonta (кн. 1)—44, 50, 51, 64, 65, 105—109, 208—210, 223, 224, 227, 267, 284, 286, 289; (кн. 2)—36, 153—157, 159, 245, 247, 248, 259, 261, 262, 267, 309
Discorbis (кн. 1)—43—47, 50, 54, 55, 58, 59, 73, 87, 179, 291, 299, 308; (кн. 2)—10, 12, 13, 16, 18, 19, 23, 24, 26—31, 247, 251, 255, 265
Discorbisinae (кн. 2)—10
dissimile, *Clausidium* (кн. 2)—200
Dicarcicella (кн. 2)—76
dixonii, *Pholadomya* (кн. 1)—100, 103
dolfussii, *Pseudopolymorphina* (кн. 2)—8, 12
Dolium (кн. 2)—271
dorsorotundata, *Cucullaea* (кн. 1)—35; (кн. 2)—34, 149

Dreissensiomya (кн. 2)—249
dubius, *Cibicides* (кн. 1)—45, 54; (кн. 2)—11, 16, 27
duboisii, *Crassatella* (кн. 2)—36, 166
dulwichiensis, *Arca* (кн. 1)—35; (кн. 2)—34, 149
dumortieri, *Gryphaea* (кн. 2)—103
dungramense, *Cardium* (кн. 1)—94, 159; (кн. 2)—37, 161, 166, 309
dunkeri, *Mytilus* (кн. 2)—84

eburneus, *Balanus* (кн. 2)—274
Echinocorys (кн. 2)—142
Echinocyamus (кн. 2)—227
Edaphodon (кн. 2)—228
edecimata, *Chlamys* (кн. 1)—102
edule, *Cardium* (кн. 2)—49
eduliiformis, *Ostrea* (*Liostraea*) (кн. 2)—97
edulis, *Mytilus* (кн. 2)—84, 85
edulis, *Ostrea* (кн. 2)—72, 78—80, 82—84, 92
edwardsi, *Cardium* (кн. 1)—46, 47, 59, 190, 303; (кн. 2)—37, 164—167, 169, 309
edwardsi, *Gari* (кн. 1)—35; (кн. 2)—37
edwardsi, *Nemocardium* (кн. 1)—35, 73, 97, 100—102, 104, 253; (кн. 2)—37, 147, 149
eichwaldi, *Cyphosoma* (кн. 2)—226
eichwaldiana, *Isocardia* (кн. 1)—22, 47, 59, 78, 82, 117, 179, 235, 306; (кн. 2)—36, 167—169, 171, 309
elegans, *Modiola* (кн. 1)—73, 268; (кн. 2)—36, 148—151, 159, 264, 308
elegans, *Spongodiscus* (кн. 1)—48, 235; (кн. 2)—219
elegantissima, *Buliminella* (кн. 2)—271
elongata, *Neobulimina* (кн. 1)—43, 46, 47, 309; (кн. 2)—9, 30, 31
elongata, *Panopaea* (кн. 1)—35, 102; (кн. 2)—38, 45, 149, 150
Elphidium (кн. 1)—43—47, 50, 54, 55, 58, 59, 87, 289, 309; (кн. 2)—6, 9, 12, 13, 16, 23—28, 30, 31, 33, 247, 251, 255, 270
emaciatius, *Haplophragmoides* (кн. 1)—239; (кн. 2)—6, 12, 32
Encope (кн. 2)—211
ensenadensis, *Betaeus* (кн. 2)—200
Ensis (кн. 1)—66
ensis, *Ammomarginulina* (кн. 1)—84; (кн. 2)—7
Entosolenia (кн. 1)—43; (кн. 2)—9, 24
Eobalearica (кн. 1)—89, 148; (кн. 2)—234
Eoscutum (кн. 1)—44, 65, 70, 106, 108, 211, 285; (кн. 2)—190, 225, 226, 311
erigera, *Corbula* (*Cuneocorbula*) (кн. 2)—147
errara, *Gryphaea* (*Gryphaea*) (кн. 1)—22, 64, 69, 76, 80, 98, 101, 102, 202, 274; (кн. 2)—35, 41, 42, 44, 47, 151
erro, *Ispharina* (кн. 1)—88; (кн. 2)—39, 161, 168, 172, 310
esterházyi, *Fatina* (кн. 1)—7, 22, 82, 112; (кн. 2)—35, 40, 41, 58, 62, 63, 91, 95, 98, 105, 109, 110, 118, 120, 121—126, 130—132, 135, 136, 139, 144, 174, 229, 236, 285, 307

- esterházyi*, *Fatina esterházyi* var. (KH. 2)—95
- esterházyi*, *Gryphaea* — см. *esterházyi*, *Fatina*
- Euasterias* (KH. 2)—84
- Eulina* (KH. 1)—44, 45, 51, 54, 65, 66, 76, 77, 81, 92, 94, 105—110, 113, 114, 119, 166, 201—204, 206, 212, 217, 223, 224, 227, 229, 267, 284, 286—289, 294—296, 312, 313; (KH. 2)—38, 63, 69, 153—155, 157—161, 163, 164, 166, 167, 173, 233—235, 241, 243—245, 247—249, 259, 261, 262, 265, 280, 308
- Euspatangus* (KH. 2)—217
- eversa*, *Amphidonta* (*Gryphaeostrea*) (KH. 1)—102, 103
- exilis*, *Ammobaculites* (KH. 2)—272
- Exogyra* (KH. 2)—39, 127, 138, 139, 202
- Exogyrinae* (KH. 2)—41, 94, 138
- fasciata*, *Mesalia* (KH. 1)—107; (KH. 2)—39, 155
- fasciata*, *Mesalia fasciata* var. (KH. 1)—107; (KH. 2)—39, 155
- fastosa*, *Chlamys sumsarica* var. (KH. 2)—35
- Fatina* (KH. 1)—7, 19, 22, 44—46, 54, 55, 67, 77, 82, 87, 88, 92—94, 109, 112, 114, 115, 174, 179, 190, 194, 290, 292, 294, 297, 300, 301; (KH. 2)—33, 40, 42, 43, 58, 60—64, 66, 70, 88—91, 95—99, 101, 102, 105—111, 113—117, 120—136, 139—142, 144, 145, 174, 177, 182, 220, 223, 229, 230, 236—238, 242, 245, 248, 256, 261, 285, 286, 306, 307, 311, 312
- Ferganea* — см. *Gryphaea* (*Ferganea*)
- ferganense*, *Archaeolithothamnium* (KH. 1)—146, 284; (KH. 2)—232
- ferganense*, *Elphidium* (KH. 1)—43—45, 50, 54, 55, 87, 289; (KH. 2)—9, 12, 16, 23, 24, 27, 28, 31, 247
- ferganensis*, *Acicularia* (KH. 2)—231, 245
- ferganensis*, *Amphidonta* (KH. 1)—22, 61, 114, 118; (KH. 2)—35, 41, 42, 68, 89, 137—139, 142, 143, 172—175, 220, 221, 223, 308, 311, 312
- ferganensis*, *Cribrilina* (KH. 2)—88, 222, 311
- ferganensis*, *Diplodonta* (KH. 1)—64; (KH. 2)—36
- ferganensis*, *Discorbis* (KH. 1)—43—47, 50, 54, 55, 58, 59, 73, 87, 179, 291, 299, 308; (KH. 2)—10, 12, 13, 16, 18, 23, 24, 26—31, 247
- ferganensis*, *Exogyra* (KH. 2)—127, 139 (см. также *ferganensis*, *Amphidonta*)
- ferganensis*, *Nucula* (KH. 2)—34, 165, 309
- ferganensis*, *Turritella* (KH. 1)—44, 46—48, 54, 60, 67, 78, 107, 117; (KH. 2)—39, 155, 157, 161, 162, 165, 167—170, 172, 242, 309, 310
- ferganica*, *Cardita* (KH. 1)—73; (KH. 2)—36
- Ferganula* (KH. 1)—44; (KH. 2)—88, 89, 222, 311
- ferruginea*, *Gryphaea* (KH. 2)—103
- fertilis*, *Acicularia* (KH. 2)—231
- flabellulaeformis*, *Ostrea* (*Cymbulostrea*) (KH. 2)—35, 41
- fluvialis*, *Ammoscalaria* (KH. 2)—272
- joediaurita*, *Chlamys* (KH. 2)—35
- formosensis*, *Ilyoplax* (KH. 2)—214
- jornicata*, *Crepidula* (KH. 2)—85
- jornicata*, *Lucina* (KH. 2)—245
- franciscana*, *Pinnixa* (KH. 2)—200
- frequens*, *Mytilus galloprovincialis* var. (KH. 2)—84
- fusca*, *Milammina* (KH. 1)—84; (KH. 2)—7, 17, 247, 272
- Fusus* (KH. 1)—47, 48, 71, 73, 94, 95, 108, 113, 156, 185, 190, 268, 273, 297, 304, 312; (KH. 2)—18, 39, 45, 149, 151, 155, 161, 164, 165, 167, 169—172, 244, 245, 260, 264
- galeata*, *Amphidonta* (KH. 1)—22; (KH. 2)—41, 138, 139
- galeata*, *Exogyra* (KH. 2)—39, 127, 138, 139
- galeata*, *Exogyra galeata* var. (KH. 2)—139
- galeattiana*, *Leda* (KH. 1)—234; (KH. 2)—34, 169
- galloprovincialis*, *Mytilus* (KH. 2)—84
- gamma*, *Fatina esterházyi* var. (KH. 2)—95, 110, 121—123, 125, 131, 132, 139
- Gari* (KH. 1)—35, 104; (KH. 2)—37
- gasar*, «*Gryphaea*» (KH. 2)—77, 81
- Gaudryina* (KH. 1)—42, 46, 58, 73, 84, 101, 277, 299; (KH. 2)—7, 12, 15, 19, 21, 28, 29, 266
- gibba*, *Globulina* (KH. 2)—8, 12, 13
- gibbosa*, *Cucullaea* (KH. 1)—35; (KH. 2)—34, 149
- gigantea*, *Gryphaea* (KH. 2)—103, 104
- Gigantoproductus* (KH. 2)—100
- gigas*, *Gryphaea* (KH. 2)—80
- gigas*, *Ostrea* (KH. 2)—72, 74, 76, 84, 92
- Gillichthys* (KH. 2)—200
- Globigerina* (KH. 1)—43, 45, 47, 59, 271, 282, 303, 318; (KH. 2)—11, 23, 24, 27, 31, 247
- Globigerinella* (KH. 1)—45; (KH. 2)—11, 27, 29
- Globigerinidae* (KH. 2)—11
- Globorotalia* (KH. 1)—50; (KH. 2)—11
- Globorotaliidae* (KH. 2)—11
- Globulina* (KH. 2)—8, 12, 13
- Glomospira* (KH. 1)—35, 58, 84, 91, 101, 276, 277, 299; (KH. 2)—5, 6, 12, 15, 21, 22, 28, 29, 251, 253, 255, 266
- Glycimeris* (KH. 2)—33, 202
- Gomontia* (KH. 2)—86
- Goneplacidae* (KH. 2)—211
- gorizdroae*, *Corbula* (*Cuneocorbula*) (KH. 1)—62, 99; (KH. 2)—38
- gorizdroae*, *Ostrea* (*Gorizdrella*) (KH. 2)—35, 41
- gracilis*, *Gaudryina* (KH. 2)—7
- gracilis*, *Haplophragmoides* (KH. 1)—269
- gracilis*, *Recurvoides* (KH. 1)—35, 91, 100, 186, 187, 271; (KH. 2)—5, 6, 12, 15, 265
- Grandidierella* (KH. 2)—274
- granulata*, *Scleroplax* (KH. 2)—200
- granulosa*, *Nonion laeve* var. (KH. 1)—308; (KH. 2)—9, 12, 13
- granulosa*, *Pseudoparrella* (KH. 1)—73, 98, 100; (KH. 2)—5, 6, 10, 18, 264

- gravesii*, *Lucina* (KH. 2)—36
Gruiformes (KH. 2)—234
Gryphaea (KH. 1)—7, 22, 64, 69, 76, 80, 98, 101, 102, 202, 274; (KH. 2)—40, 42, 43, 46, 47, 70, 80, 94—98, 103, 104, 117—121, 124, 127, 136, 140, 143, 147, 151, 280
«*Gryphaea*» (KH. 2)—77, 78, 80—82
Gryphaea (*Ferganea*) (KH. 1)—22, 41, 48, 49, 60, 68, 79, 92, 95, 114, 118, 166, 170, 312; (KH. 2)—35, 41, 42, 68, 89, 142, 172, 175, 220
Gryphaea (*Gigantostrea*) (KH. 1)—73, 79, 97, 101—103, 119, 268; (KH. 2)—35, 41—45, 280
Gryphaea (*Gryphaea*) (KH. 1)—102; (KH. 2)—35, 41—43, 46, 47, 151
Gryphaea (*Phygraea*) (KH. 1)—100, 102, 119
Gryphaeinae (KH. 2)—41, 94, 96, 97, 99, 127, 144, 238, 285
Guttulina (KH. 2)—8, 12, 13; 271
Gumbelina (KH. 1)—277; (KH. 2)—9
Gyroidina (KH. 1)—35; (KH. 2)—10

Halymenidium (KH. 2)—204
Halymenites (KH. 2)—204
Haplophragmoides (KH. 1)—33, 35, 43, 47, 48, 51, 58, 73, 84, 91, 100, 187, 239, 269, 276, 277, 299, 303; (KH. 2)—5, 6, 12, 15, 18, 19, 21, 23, 24, 28—33, 247, 253, 255, 256, 266, 272
heckeri, *Pinnixa* (KH. 1)—49, 95, 166; (KH. 2)—172, 183, 211, 212, 310
heckeri, *Rotalia* (KH. 1)—43, 45; (KH. 2)—10, 16, 23—27, 30, 33, 235, 247
Helicodromites (KH. 2)—210
Helicolithus (KH. 2)—210
Hemiaster (KH. 2)—221
Hemicyclops (KH. 2)—200
hemiglobosa, *Ostrea* (*Solidostrea*) (KH. 1)—7, 8, 22, 62, 64, 69, 76, 80, 98, 101—103, 119, 274; (KH. 2)—31, 32, 35, 41—43, 46—48, 175, 220, 280
Hesperonoe (KH. 2)—200
Heteroheliciidae (KH. 2)—9
Hopkinsina (KH. 1) 309; (KH. 2)—10
hybrida, *Turritella* (KH. 1)—103
Hydrobia (KH. 2)—233
Hydroides (KH. 2)—84
Hyella (KH. 2)—86
hyotis, *Ostrea* (*Pycnodonta*) (KH. 2)—77

iljini, *Rotalia* (KH. 1)—43, 45, 87; (KH. 2)—10, 12, 16, 23—27, 30, 33, 235, 247
Ilyoplax (KH. 2)—212—214
improvisus, *Balanus* (KH. 2)—84
inaequalis, *Globulina* (KH. 2)—8, 12, 13
incelebrata, *Chlamys* (KH. 2)—35
incertum, *Buccinum* (KH. 2)—245
incertus, *Ammodiscus* (KH. 2)—6, 12
incrassata, *Meretrix* (KH. 1)—45, 46, 49, 60, 66, 79, 94, 95, 107, 159, 174, 190, 308; (KH. 2)—37, 154, 160, 161, 163—165, 169—172, 308, 310
incurva, *Eulima* (KH. 2)—158
incurva, *Gryphaea* (KH. 2)—103, 104, 117—119
inflata, *Trochammina* (KH. 2)—19, 247

infrajerganicus, *Cibicides* (KH. 1)—43, 44, 51, 87, 281, 289; (KH. 2)—11, 12, 16, 23, 27, 28
infrapalaeogenica, *Anomalina* (KH. 1)—271
intermedia, *Crassatella* (KH. 2)—36, 171
intermedia, *Panopaea* (KH. 1)—64; (KH. 2)—38
ios, *Clevelandia* (KH. 2)—200
irregularis, *Acicularia* (KH. 2)—231
irregularis, *Haplophragmoides* (KH. 1)—33, 91, 100, 187; (KH. 2)—6, 15
irregularis, *Ostrea* (KH. 2)—103, 104, 117—119, 136
isfarensis, *Lithophaga* (KH. 2)—36, 176, 311
islandicus, *Pecten* (*Chlamys*) (KH. 2)—67, 89
Isocardia (KH. 1)—47, 48, 59, 78, 82, 114, 117, 179, 185, 235, 267, 306, 308; (KH. 2)—20, 36, 167—169, 171, 235, 245, 248, 263, 264, 267, 309
Isognomon (KH. 2)—33
isphaneica, *Fatina nuda* var. (KH. 2)—95, 121—123
ispharensis, *Nonionella* (KH. 1)—43, 45, 50, 73, 87; (KH. 2)—9, 16, 18
ispharensis, *Trochammina* (KH. 1)—35, 84, 91, 100, 187, 271; (KH. 2)—7, 15, 265
Ispharina (KH. 1)—88, 185; (KH. 2)—39, 161, 168, 172, 310
ispharinica, *Panopaea* (или *Panope*) (KH. 1)—35; (KH. 2)—38, 150
ivanowi, *Ampullaria* (KH. 1)—46, 58, 108, 209, 301; (KH. 2)—39, 156, 164, 166, 178, 308

jacksonensis, *Nonionella* (KH. 2)—9, 13
jeremejewi, *Modiola* (KH. 1)—22, 42, 69, 91, 99—101, 103, 139, 266, 267, 275; (KH. 2)—36, 147, 152, 153, 157, 246

Kafirnigania (KH. 2)—115, 127, 145, 237, 238, 285, 308
kafirnigania, *Ostrea* (*Solidostrea*) *hemiglobosa* var. (KH. 1)—64, 69, 76, 80, 98, 101—103, 119; (KH. 2)—31, 35, 41—43, 46—48, 175, 220, 280
kalizkyi, *Ostrea* (*Bellostrea*) (KH. 1)—71, 73, 84, 97, 101, 102, 156, 268; (KH. 2)—35, 41—45
karabilensis, *Modiola* (KH. 2)—147
karadarjensis, *Pecten* (KH. 2)—35
karaunkurica, *Corbula* (KH. 1)—268; (KH. 2)—38, 148, 151, 159, 264, 308
karkinitica, *Ostrea sublamellosa* var. (KH. 2)—76, 92
karkinitica, *Ostrea taurica* var., (KH. 2)—83
kaufmannii, *Gryphaea* (KH. 1)—7; (KH. 2)—40, 140
kamyschinensis, *Turritella* (KH. 1)—100
khanabadensis, *Cibicides* (KH. 2)—11, 13
khanabadensis, *Leda* (KH. 2)—34, 165, 171, 310
khatschiljorence, *Camptonectes* (KH. 1)—102
khaudaguensis, *Ostrea* (*Turkostrea*) (KH. 2)—134

- kokanensis*, *Liostrea* (*Kokanostrea*) (кн. 1)—22, 45, 54, 67, 82, 92, 112, 179, 185, 190, 194; (кн. 2)—35, 41—43, 58, 60—62, 113, 220, 229, 242, 248
korobkovi, *Chlamys* *sumsarica* var. (кн. 2)—35
kurusayensis, *Gaudryina* (кн. 1)—84, 101; (кн. 2)—7
- Labispira* (кн. 2)—210
laciniosus, *Haplophragmoides* (кн. 1)—84, 100, 269; (кн. 2)—5, 6
lactea, *Uca* (кн. 2)—213, 214
Lacuna (кн. 2)—233
lada, *Ostrea* (*Platygena*) (кн. 2)—35, 41, 64, 67, 135, 220
laetus, *Pecten* (кн. 2)—84
laeve, *Nonion* (кн. 1)—43—47, 50, 54, 55, 58, 59, 73, 87, 217, 289, 299, 308; (кн. 2)—9, 12, 13, 16, 18, 23, 24, 26—31, 246, 247
Laevicardium (кн. 1)—103; (кн. 2)—37
Lagena (кн. 2)—8, 13
Lagenidae (кн. 2)—8
Lageninae (кн. 2)—8
laperousi, *Ostrea* (кн. 2)—72, 74, 76, 84, 134
latipyga, *Gryphaea* (кн. 2)—42
Leda (кн. 1)—47, 48, 59, 88, 102, 106, 107, 117, 185, 190, 208, 228, 233—235, 238, 267, 281, 284, 291, 292, 304, 306—308, 313; (кн. 2)—34, 155, 160—172, 235, 236, 241—245, 247, 248, 251, 253, 255, 261—264, 266, 267, 309, 310
Lepralia (кн. 2)—84
Leptogorgia (кн. 2)—271
Leucosiidae (кн. 1)—95; (кн. 2)—180, 211, 310
liassica, *Gryphaea* (кн. 2)—103
liassica, *Ostrea* (кн. 2)—104, 117
ligni, *Polydora* (кн. 2)—274
Lima (кн. 1)—46, 269; (кн. 2)—35, 165
Limopsis (кн. 1)—94, 105—107, 190, 284, 304; (кн. 2)—34, 153, 154, 156, 157, 159, 164, 167, 234
Linoproductus (кн. 2)—81
Linthia (кн. 2)—227
Liostrea (кн. 1)—22, 46, 58, 78, 114—117, 185, 207, 212, 301; (кн. 2)—35, 41—43, 64, 97, 117, 182, 229, 248
Liostrea (*Kokanostrea*) (кн. 1)—22, 45, 54, 67, 82, 92, 112, 179, 185, 190, 194, 297; (кн. 2)—35, 41—43, 58, 60—62, 113, 220, 229, 242, 245, 249, 261
lisbonensis, *Ostrea* (*Cubitostrea*) (кн. 2)—104, 116
Lithatractus (кн. 1)—48, 235; (кн. 2)—219
Lithodomus (кн. 2)—173 (см. *Lithophaga*)
Lithophaga (кн. 1)—49, 87, 88, 107, 148; (кн. 2)—33, 36, 50, 51, 68, 88, 89, 106, 156, 172—174, 176, 177, 306, 311, 312
Littorina (кн. 2)—233
Lituolidae (кн. 2)—6
Lituotuba (кн. 1)—35; (кн. 2)—6
lobata, *Trochammina* (кн. 2)—19
lobatulus, *Cibicides* (кн. 1)—54; (кн. 2)—11—13
- longa*, *Cardita* (кн. 1)—35; (кн. 2)—36, 149
longicarpus, *Mictyris* (кн. 2)—206
longidactylus, *Betaeus* (кн. 2)—200
longirostris, *Ostrea* (кн. 2)—35, 41, 67, 127
Lophinae (кн. 2)—94
lucida, *Asterigerina* (кн. 2)—10, 13
Lucina (кн. 1)—35, 42, 46, 73, 88, 94, 102, 103, 106, 107, 139, 156, 159, 179, 190, 202, 207, 223, 267, 273, 284—290; (кн. 2)—36, 148, 150—155, 157, 159, 161, 169, 217, 245
lucovichi, *Cardita* (кн. 1)—303, 304, 310; (кн. 2)—36, 164, 166, 167, 250
ludwigi, *Nodosaria* (кн. 2)—8
lugibris, «*Gryphaea*» (кн. 2)—77
Luidia (кн. 2)—271
lunulata, *Cyprina* (кн. 1)—100; (кн. 2)—36
lurida, *Ostrea* (кн. 2)—72, 86, 201
Lutraria (кн. 1)—48; (кн. 2)—37, 169—171
Lyrolepis (кн. 2)—14, 29
- macrescens*, *Trochammina* (кн. 2)—272
Macrophthalmus (кн. 2)—212—214
macrospira, *Ammomarginulina* (кн. 1)—84; (кн. 2)—5, 7, 15
macrurus, *Cibicides* (кн. 2)—11, 12
Mactra (кн. 2)—211
madrasensis, «*Gryphaea*» (кн. 2)—81
maecoticus, *Pontogammarus* (кн. 2)—254
major, *Callianassa* (кн. 2)—196, 198
major, *Ostrea* (*Turkostrea*) *turkestanensis* var. (кн. 2)—95, 133, 134
mancus, *Pecten* (кн. 2)—35, 135
marcoui, *Gryphaea* (кн. 2)—104
Marginulina (кн. 2)—8, 29
Martesia (кн. 2)—38, 87, 161, 173, 270, 271
marylandica, *Xenohelix* (кн. 2)—207, 208
Mastigocoleus (кн. 2)—86
mayeri, *Meretrix* (кн. 1)—107; (кн. 2)—37, 156
Mellita (кн. 2)—211, 271
Melosira (кн. 2)—232
Menippe (кн. 2)—85
Meretrix (кн. 1)—24, 35, 42—51, 54, 58—60, 62, 64—67, 73, 76, 78, 79, 82, 85, 87, 88, 91, 92, 94, 95, 97, 99, 101, 102, 105—109, 113, 114, 119, 156, 159, 167, 174, 179, 185, 190, 201—203, 206—210, 212, 217, 223, 224, 227, 229, 267, 268, 273, 274, 279, 281, 284, 286—291, 294—297, 301—303, 306, 308, 312; (кн. 2)—33, 37, 60, 63, 69, 148—157, 159—172, 234—236, 241—245, 247—249, 251, 255, 261—267, 280, 286, 308—310
Mesalia (кн. 1)—48, 67, 107, 108, 179, 185, 207; (кн. 2)—39, 155, 161, 167, 168, 170
mexicana, *Arenoparrella* (кн. 2)—272
mexicana, *Xenohelix* (кн. 2)—207
Microcodium (кн. 1)—163; (кн. 2)—232
Microconia (кн. 2)—270
microdonta, *Lucina* (кн. 1)—103

Micromelania (кн. 2)—38
Mictyris (кн. 2)—205—207, 209, 212, 213
midwayensis, *Ammobaculites* (кн. 1)—84
midwayensis, *Ammoscalaria* (кн. 1)—84, 100; (кн. 2)—7
Miliammina (кн. 1)—35, 84, 91, 101, 276, 277; (кн. 2)—7, 15, 17, 22, 247, 270, 272
Miliolidae (кн. 1)—43, 45—47, 55, 67, 76, 161, 198, 200—202, 217, 276, 289, 309; (кн. 2)—7, 8, 12, 13, 24, 26, 28, 30, 31, 270
Miliolina (кн. 2)—7, 8, 13, 16
minima, *Terquemella* (кн. 1)—161; (кн. 2)—231
minuta, *Globulina* (кн. 2)—8, 12, 13
minutula, *Cardita* (кн. 2)—147
mirabilis, *Gillichthys* (кн. 2)—200
mixta, *Fatina* (кн. 2)—121
Modiola (кн. 1)—22, 42, 44, 45, 69, 73, 91, 97, 99—101, 103, 107, 139, 185, 207, 235, 266—268, 275, 295; (кн. 2)—33, 36, 37, 84, 147—154, 157, 159—161, 166, 169, 236, 246, 261—266, 308
Modiolaria (кн. 2)—84
Modiolus—см. *Modiola*
modiolus, *Modiola* (кн. 2)—84
montensis, *Meretrix* (кн. 1)—35; (кн. 2)—37, 149, 150
morrissi, *Cyprina* (кн. 1)—35, 73, 97, 100—102, 104, 253; (кн. 2)—36, 45, 147
Mulinia (кн. 2)—274
multicostata, *Cardita* (кн. 1)—35, 73, 101, 102; (кн. 2)—36, 149
multicostata, *Ostrea* (кн. 2)—98, 120
mundus, *Cibicides* (кн. 1)—48, 308; (кн. 2)—11—13
Murex (кн. 2)—39, 85, 256, 271
Myliobatis (кн. 2)—86, 227
Mytilicola (кн. 2)—86
Mytilus (кн. 1)—66, 107; (кн. 2)—35, 84, 85, 155

nannus, *Haplophragmoides* (кн. 1)—35, 91, 100, 187; (кн. 2)—6
Nassarius (кн. 2)—271
Natica (кн. 1)—35, 42, 46, 48, 58, 66, 87, 102, 106, 108, 156, 159, 185, 207, 209, 210, 268, 273, 275, 284, 301; (кн. 2)—39, 45, 90, 147, 149, 151, 152, 155, 156, 164, 170, 171, 181, 236, 245, 256, 260, 264, 312
necopinata, *Chlamys* (кн. 2)—35
Nemocardium (кн. 1)—35, 73, 97, 100—102, 104, 253; (кн. 2)—37, 147, 149, 245
Neobulimina (кн. 1)—43, 46, 47, 282, 309; (кн. 2)—9, 24, 30, 31
Nereis (кн. 2)—274
nitida, *Meretrix* (кн. 2)—37, 161
nobilis, *Bolivina* (кн. 1)—309; (кн. 2)—10, 13
nodosa, *Ophiomorpha* (кн. 2)—204
Nodosaria (кн. 1)—91, 187; (кн. 2)—8
Nodosariinae (кн. 2)—8
Nonion (кн. 1)—43—47, 50, 54, 55, 58, 59, 73, 87, 217, 289, 299, 308, 309; (кн. 2)—9, 12, 13, 16, 18, 23—31, 33, 246, 247, 251, 255, 270, 271

Nonionella (кн. 1)—35, 43, 45, 50, 73, 87, 91, 100, 186, 187, 271, 277; (кн. 2)—5, 9, 13, 16, 18, 19, 21
Nonionidae (кн. 1)—48, 59, 161, 190, 198, 200, 257; (кн. 2)—9, 12, 24, 25
Nucula (кн. 1)—35, 44, 60, 61, 66, 67, 79, 88, 102, 106, 107, 113, 117, 185, 207, 223, 228, 233, 235, 238, 267, 284, 291, 292, 297, 304, 306—308, 313; (кн. 2)—34, 149, 155, 161, 162, 165—172, 202, 235, 242, 244, 245, 247—249, 251, 255, 261—264, 266, 267, 309, 310.
nuda, *Fatina* (кн. 1)—112; (кн. 2)—95, 121—123, 125, 130
nuda, *Fatina nuda* var. (кн. 2)—95
Nummulites (кн. 2)—5

obliqua, *Gryphaea* (кн. 2)—103, 104
obliquata, *Gryphaea* (кн. 2)—103, 104
obliquus, *Otodus* (кн. 1)—35; (кн. 2)—228
Odontaspis (кн. 1)—35; (кн. 2)—228
Ocenebra (кн. 2)—85
Ocypoda (кн. 2)—196, 207, 212—214
Ocypodidae (кн. 2)—213, 214
okensis, *Caninia* (кн. 2)—128
Oliia (кн. 2)—271
Opephora (кн. 2)—232
Ophiomorpha (кн. 2)—193, 202—204, 207, 216, 237, 286, 287
Ophiothrix (кн. 2)—272
Ophthalmidiidae (кн. 2)—8
orientalis, *Cardita aegyptica* var. (кн. 2)—147
orientalis, *Kafirnigania* (кн. 2)—115, 308
orientalis, *Mytilicola* (кн. 2)—86
orientalis, *Scutellina (Eoscutum)* (кн. 2)—225
ossipovae, *Gaudryina* (кн. 1)—42, 84, 101, 277; (кн. 2)—7, 15
ossipovae, *Potamides* (кн. 1)—42, 72, 73, 101, 158, 272; (кн. 2)—39, 151—154, 234, 308
Ostracoblable (кн. 2)—87
Ostrea (кн. 1)—7; (кн. 2)—35, 41, 49, 67, 72, 74, 76, 78—80, 82—84, 86, 92, 94—98, 101, 103, 104, 109, 117—120, 127, 134—136, 142, 201, 202
Ostrea (Bellostrea) (кн. 1)—35, 49, 71, 73, 84, 97, 101, 102, 119, 156, 190, 192, 268; (кн. 2)—20, 35, 41—48, 95, 220, 280
Ostrea (Crassostrea) (кн. 2)—76, 94, 270
Ostrea (Cubitostrea) (кн. 1)—22, 48, 60, 68, 79, 95, 114, 117, 118, 179, 185, 308; (кн. 2)—35, 41, 42, 67, 72, 104—106, 115, 129, 133, 171, 182, 249
Ostrea (Cymbulostrea) (кн. 1)—22, 49, 60, 79, 114, 118, 185, 312; (кн. 2)—35, 41, 42, 67, 68, 90, 172, 256, 312
Ostrea (Flemingostrea) (кн. 1)—45, 112; (кн. 2)—35, 41—43, 58, 62,
Ostrea (Gorizdrella) (кн. 2)—35, 41
Ostrea (Platygena) (кн. 1)—22, 46, 47, 59, 68, 78, 82, 92, 94, 114—117, 179, 190, 302—304; (кн. 2)—31, 35, 41—43, 64—67, 70, 88—91, 95, 135—138, 140, 174, 176, 178, 220, 223, 224, 229—231, 263, 307, 311

- Ostrea (Pycnodonta)* (КН. 2)—76—78, 80, 81, 94, 221
- Ostrea (Solidostrea)* (КН. 1)—7, 8, 22, 62, 64, 69, 76, 80, 98, 101—103, 119, 274; (КН. 2)—31, 41, 43, 46, 48, 88, 95, 175, 220, 280
- Ostrea (Turkostrea)* (КН. 1)—7, 22, 43, 44, 50, 51, 54, 65, 66, 76, 77, 81, 84, 85, 87, 88, 92, 105—108, 114, 149, 190, 192, 223, 227, 280, 288; (КН. 2)—33, 35, 40, 42, 43, 48—51, 54, 56, 61, 66, 70, 88, 89, 91, 95—99, 101, 102, 105—116, 119, 120, 124, 126, 127, 130, 132—136, 139—142, 144, 145, 159, 172—177, 181, 220, 221, 223, 227, 237, 238, 241, 243, 245, 261, 262, 285, 286, 306—308, 311.
- ostreae, Protacees* (КН. 2)—86
- Ostreidae* (КН. 2)—40, 41, 94, 95, 97, 99, 105, 135; 144, 238, 285
- Ostreinae* (КН. 2)—41, 71, 94, 96, 97, 99, 101, 105, 127, 144, 238, 285
- Ostreobium* (КН. 2)—86
- ostreum, Pinnotheres* (КН. 2)—86
- Otodus* (КН. 1)—35; (КН. 2)—228
- ouachitaensis, Bolivina* (КН. 1)—309; (КН. 2)—10, 13
- ovalina, Meretrix* (КН. 1)—64, 65, 73, 107; (КН. 2)—37, 150, 154, 309
- ovata, Nonionella* (КН. 1)—35, 91, 100, 187, 271; (КН. 2)—5, 9, 16, 21
- Oxyteuthis* (КН. 2)—245
- Palaeosabella* (КН. 2)—228
- pallasiiana, Lepralia* (КН. 2)—84
- Panopaea* (КН. 1)—35, 64, 65, 67, 73, 78, 88, 94, 95, 102, 103, 105—107, 150, 156, 159, 174, 179, 185, 190, 207, 208, 210, 217, 223, 227, 267, 268, 273, 275, 280, 284, 287, 290, 291, 297, 306, 310, 312; (КН. 2)—33, 37, 38, 45, 148—150, 153, 154, 156, 157, 159—161, 163, 164, 168, 170, 172, 216, 236, 241, 242, 245, 247, 248, 251, 255, 260—265, 267, 309
- Panope* — см. *Panopaea*
- Parallelodon* (КН. 2)—34, 149
- Paranthus* (КН. 2)—271
- Parapinnica* (КН. 2)—211
- partschi, Cystosira* (КН. 2)—233
- parvula, Bulimina* (КН. 2)—9
- Pecten* (КН. 1)—78; (КН. 2)—35, 84, 100, 135, 162, 171—173, 211, 242, 248, 261, 263, 264
- Pectinaria* (КН. 2)—211
- Pectinidae* (КН. 1)—302; (КН. 2)—35, 160, 162, 164, 165, 167, 169
- pectuncularis, Cardita* (КН. 1)—35, 71, 73, 101, 102, 104, 107, 167, 190, 253, 281; (КН. 2)—36, 45, 149, 235
- Pectunculus* (КН. 1)—35, 62, 67, 69, 72, 73, 97, 101—103, 156, 186, 202, 253, 267—269, 273, 274, 276, 292; (КН. 2)—4, 33, 34, 45, 147—152, 159, 181, 182, 202, 227, 234, 236, 244, 245, 247, 248, 250, 255, 260, 266, 308
- Pedalion* (КН. 1)—35; (КН. 2)—150 (см. также *Perna*)
- peetzi, Ostrea* (КН. 2)—135
- pelagica, Nereis* (КН. 2)—274
- penicellatus, Brachynotus* (КН. 2)—84
- pentagonalis, Scutellina (Eoscutum) calvimontana* var. (КН. 2)—226
- Perna* (КН. 1)—35, 84, 173, 175, 176, 267—269; (КН. 2)—4, 33, 34, 148, 150, 159, 245, 247, 248, 251, 255, 265
- perplicata, Ostrea (Cubitostrea)* (КН. 2)—104
- Petrosia* (КН. 2)—84
- Phacoides* (КН. 1)—107; (КН. 2)—36, 156
- Phaxophila* (КН. 2)—86
- Pholadomya* (КН. 1)—50, 100, 103, 106, 107, 185, 190, 281; (КН. 2)—38, 155, 156, 168, 234, 236
- Phyllodurus* (КН. 2)—200
- Phymatoderma* (КН. 2)—204
- Physodon* (КН. 1)—35; (КН. 2)—228
- Pinna* (КН. 1)—102; (КН. 2)—34, 211, 236
- pinna, Mesalia weberi* var. (КН. 2)—39
- Pinnixa* (КН. 1)—49, 95, 166; (КН. 2)—172, 183, 200, 211, 212, 237, 287, 310
- Pinnotheres* (КН. 2)—86
- Pinnotheridae* (КН. 2)—200, 211
- Pista* (КН. 2)—211
- Pitar* (КН. 2)—33, 217, 271
- Planulina* (КН. 2)—11
- planum, Alveolophragium* (КН. 2)—6, 32
- Plectonema* (КН. 2)—86
- Pleuronectes* (КН. 2)—86
- Pleurotoma* (КН. 2)—39
- Pleurotomaria* (КН. 1)—35, 100, 102; (КН. 2)—38, 151
- plicata, Ostrea (Cubitostrea)* (КН. 1)—22, 117; (КН. 2)—35, 41, 72, 171
- plumsteadense, Cardium* (КН. 1)—64; (КН. 2)—37
- polita, Corbula* (КН. 2)—245
- Polydora* (КН. 2)—65, 67, 87—89, 222—225, 229, 230, 256, 270, 271, 274, 311
- Polydorites* (КН. 2)—225
- Polymorphina* (КН. 1)—73; (КН. 2)—8, 13, 18, 19
- Polymorphinidae* (КН. 1)—48, 309; (КН. 2)—8, 12, 270
- polymorphus, Pectunculus* (КН. 1)—73; (КН. 2)—34
- polyzonias, Sertularella* (КН. 2)—84
- Pomatoceras* (КН. 2)—84, 85
- ponticus, Pecten* (КН. 2)—84
- Pontogammarus* (КН. 2)—254
- posjetica, Ostrea* (КН. 2)—92
- Potamides* (КН. 1)—42, 62, 72, 73, 99, 101, 103, 158, 167, 259, 267, 272, 273, 275, 276; (КН. 2)—39, 148, 149, 151—154, 234, 244—246, 248, 260, 308
- praecursorius, Cibicides* (КН. 2)—13
- praelonga, Guttulina* (КН. 2)—8, 13
- proboscidea, Gryphaea* (КН. 2)—103, 136
- Protacees* (КН. 2)—86
- Proteonina* (КН. 1)—33, 84, 91, 100, 186, 187, 277; (КН. 2)—6, 12, 13, 15, 17, 247, 251, 253, 255
- Protocardium* (КН. 2)—202
- Protounio* (КН. 2)—278
- proxima, Meretrix* (КН. 1)—64; (КН. 2)—37
- Psammobia* (КН. 1)—308; (КН. 2)—171
- Psammospaera* (КН. 1)—35; (КН. 2)—6
- Pseudamussium* (КН. 1)—102
- pseudoexpansa, Ammoscalaria* (КН. 1)—84, 269; (КН. 2)—7, 15
- pseudoexpansus, Ammobaculites* — см. *pseu-*

- doexpansa*, *Ammoscalaria*
pseudonobilis, *Bolivina* (KH. 1)—43, 45; (KH. 2)—9, 10
Pseudoparrella (KH. 1)—73, 98, 100, 271; (KH. 2)—5, 6, 10, 18—20, 264
Pseudopolymorphina (KH. 2)—8, 12
pseudopulvinatus, *Pectunculus* (KH. 1)—73, 102; (KH. 2)—34
Pseudopythina (KH. 2)—200
Pteria (KH. 2)—33
Pterotheca (KH. 2)—232
Puellina (KH. 1)—44 (CM. *Cribrilina*)
pugettensis, *Upogebia* (KH. 2)—196—198, 200
pulchra, *Buliminella* (KH. 1)—45; (KH. 2)—9
Purpura (KH. 2)—85
puschi, *Pholadomya* (KH. 1)—103
pusillus, *Echinocyamus* (KH. 2)—227
Pycnodonta — CM. *Ostrea* (*Pycnodonta*)
pygmaea, *Ostrea* (*Cymbulostrea*) (KH. 1)—22, 49, 60, 79, 114, 118, 185, 312; (KH. 2)—35, 41, 42, 67, 68, 90, 172, 256, 312
Pyramidella (KH. 1)—42, 139; (KH. 2)—38
Pyrula (KH. 2)—39, 236

Quinqueloculina (KH. 2)—8

Rangia (KH. 2)—269, 270, 272, 274
Rapana (KH. 2)—84, 85, 90
recopinata, *Chlamys* (KH. 2)—35
Recurvoides (KH. 1)—35, 91, 100, 186, 187, 271, 272; (KH. 2)—5, 6, 12, 15, 234, 265, 272
regularis, *Guttulina* (KH. 2)—8, 13
Reniera (KH. 2)—84
Renilla (KH. 2)—271
renulata, *Diplodonta* (KH. 1)—50, 65, 107—109, 190, 223, 224, 227, 267, 286, 289; (KH. 2)—36, 155, 157, 245, 247, 248, 267, 309
Reophacidae (KH. 2)—6
Reophax (KH. 1)—48, 277; (KH. 2)—6, 10, 12, 13, 21, 32, 251, 253, 266
Rhizocorallium (KH. 2)—195, 214, 229
rhizophora, «*Gryphaea*» (KH. 2)—81
rigida, *Cibicides succedens* var. — CM.
rigidus, *Cibicides rigidus*, (KH. 1)—100, 193, 271; (KH. 2)—5, 11
rischtanensis, *Corbula* (KH. 1)—46; (KH. 2)—38, 165, 166
rischtanica, *Liostrea* (KH. 1)—58, 78, 185, 212; (KH. 2)—35, 41, 42, 64, 229
rischtanicum, *Elphidium* (KH. 1)—46, 47, 58, 59; (KH. 2)—9, 12, 13, 30, 31
Rissoa (KH. 2)—233
Robulus (KH. 2)—8
roemeri, *Guttulina* (KH. 2)—8, 12, 13
romanowskii, *Fatina beldersaiensis* var. (KH. 2)—95, 121—123, 125, 130, 307
romanowskii, *Gryphaea* (KH. 1)—7; (KH. 2)—97, 98, 118, 120, 121, 124
romanowskii, *Ostrea* (KH. 2)—120 (CM. также *romanowskyi*, *Gryphaea*)
romanowskyi, *Potamides* (KH. 1)—42, 62, 99, 103, 167; (KH. 2)—39, 151, 246, 308

Rostellaria (KH. 2)—39
Rotalia (KH. 1)—43—45, 50, 54, 55, 87, 289, 309; (KH. 2)—10, 12, 13, 16, 23—28, 30, 31, 33, 235, 247, 251, 270, 271, 284
Rotaliidae (KH. 1)—198; (KH. 2)—10
rotula, *Amphidonta galeata* var. (KH. 2)—41, 139
rotula, *Exogyra galeata* var. (KH. 2)—39 (CM. *rotula*, *Amphidonta galeata* var.)
rotundata, *Globulina* (KH. 2)—8, 13
rotundo-angulata, *Crassatella* (KH. 2)—36, 166
rudijera, *Pseudopythina* (KH. 2)—200
rugulata, *Fatina bohmi* var. (KH. 2)—96, 121—124
rutoti, *Meretrix* (KH. 1)—73; (KH. 2)—37

Sabellaria (KH. 2)—85, 311
Sabellaria (*Centrocorona*) (KH. 2)—84
Saccamina (KH. 1)—43; (KH. 2)—6
Saccaminidae (KH. 2)—6
scabiosus, *Cibicides* (KH. 2)—11, 12
schabalkini, *Stylodictya* (KH. 1)—47, 235; (KH. 2)—219
schirabadica, *Chlamys* (KH. 1)—102
schischkinskiae, *Caucasina* (KH. 1)—73, 271; (KH. 2)—6, 9, 16, 18, 264
Schizaster (KH. 2)—226
Schizoporella (KH. 2)—84
Schizothaerus (KH. 2)—211
schmitti, *Pinnixa* (KH. 2)—200
schreiberziana, *Virgulina* (KH. 1)—47, 303, 309; (KH. 2)—9, 13, 31
schurabica, *Leda* (KH. 1)—88; (KH. 2)—34, 165, 171, 310
schurabica, *Ostrea* (*Flemingostrea*) (KH. 1)—45, 112; (KH. 2)—35, 41—43, 58, 62
Scleroplax (KH. 2)—200
Scopimera (KH. 2)—212, 214
scorbiculata, *Anomalina* (KH. 2)—11
Scutella (KH. 2)—217
scutellaria, *Cyprina* (KH. 1)—100, 103
scutellaria, *Crassatella* (KH. 2)—36
Scutellina — CM. *Eoscutum*
Scutellina (*Eoscutum*) (KH. 2)—225, 226
secundus, *Physodon* (KH. 1)—35; (KH. 2)—228
sellaeformis, *Ostrea* (*Cubitostrea*) (KH. 2)—104, 116, 133
seminula, *Miliolina* (KH. 2)—7
semipatula, *Ampullina* (KH. 1)—104
senhausi, *Modiolaria* (KH. 2)—84
sepimentoforme, *Microcodium* (KH. 1)—163; (KH. 2)—232
seravshanensis, *Haplophragmoides* (KH. 1)—46, 58, 299; (KH. 2)—6, 28, 29
Serpula (KH. 2)—89, 221, 222
Sertularella (KH. 2)—84
Sethocyrtis (KH. 1)—47, 235; (KH. 2)—219
sewerzowi, *Gryphaea* (*Ferganea*) (KH. 1)—22, 48, 49, 60, 68, 79, 92, 114, 118, 166, 170, 312; (KH. 2)—35, 41, 42, 68, 89, 142, 172, 175, 220
shorsuensis, *Textularia* (KH. 1)—58; (KH. 2)—7

Siliciniidae (KH. 2)—7
 Silicoflagellata (KH. 2)—232
 Siliqua (KH. 2)—202
 Simbirskites (KH. 2)—245
 Simnia (KH. 2)—271
 simplex, *Liostrea* (KH. 1)—22, 46, 78, 114—117, 207, 301; (KH. 2)—35, 41—43, 64, 182, 248
 sinitzini, *Sethocyrtis* (KH. 1)—47, 235; (KH. 2)—219
 sinticuensis, *Cristellaria* (KH. 2)—8
 slodkewitschi, *Corbula* (*Cuneocorbula*) *turkestanensis* var. (KH. 2)—147
 smirnovi, *Gryphaea* (*Gryphaea*) (KH. 1)—102; (KH. 2)—42
 smithvillensis, *Ostrea* (*Cubitostrea*) (KH. 2)—104
 sokhiensis, *Chlamys* (KH. 2)—34, 178, 311
 Sokolovia (KH. 2)—120, 121, 123, 124
 Solorium (KH. 1)—102
 Solecurtus (KH. 1)—42, 64, 73, 139, 185, 235, 308; (KH. 2)—37, 148, 152, 169, 171, 181, 182, 202
 Solemya (KH. 1)—185, 308; (KH. 2)—38, 171
 Solen (KH. 1)—49, 106, 107, 179, 185, 284, 308, 312; (KH. 2)—37, 155, 171, 172
 soluni, *Turritella* (KH. 1)—107, 159; (KH. 2)—39, 155, 308
 sowerbii, *Aporrhais* (KH. 1)—103
 Spartina (KH. 2)—269
 Spatangidae (KH. 2)—226, 227
 spinuosa, *Sabellaria* (KH. 2)—85
 Spirillina (KH. 2)—10
 Spirillininae (KH. 2)—10
 Spiroculina (KH. 2)—8
 Spirophyton (KH. 2)—229
 Spiroplectammina (KH. 2)—7, 12, 32, 266

 Spirorbis (KH. 2)—84, 89, 222, 223
 splendens, *Eulima* (KH. 2)—245
 splendidus, *Trochodiscus* (KH. 1)—47, 235; (KH. 2)—219
 Spondylus (KH. 2)—101, 142
 Spongelia (KH. 2)—84
 Spongites (KH. 2)—204
 Spongodiscus (KH. 1)—48, 235; (KH. 2)—219
 spreata, *Ostrea* (KH. 2)—80
 squamata, *Trochammina* (KH. 2)—22
 squamulata, *Calyptraea* (KH. 1)—46; (KH. 2)—39, 164, 165, 309
 Stegaminidae (KH. 2)—6
 Steginoporella (KH. 2)—222, 311
 Stephanopyxis (KH. 2)—232
 striata, *Lagena* (KH. 2)—8, 13
 striata, *Odontaspis* (KH. 1)—35; (KH. 2)—228
 striatella, *Calyptraea* (KH. 2)—39
 strictiplicata, *Ostrea* (*Turkostrea*) (KH. 2)—95, 98, 120
 Stylodictya (KH. 1)—47, 235; (KH. 2)—219
 subaizyensis, *Diplodonta* (KH. 1)—64; (KH. 2)—36
 subbotinae, *Cibicides* (KH. 2)—11—13
 subinvolutum, *Haplophragmoides* (KH. 2)—272
 sublamellosa, *Ostrea* (KH. 2)—76, 92
 sublobata, *Gryphaea* (KH. 2)—103

sublunularia, *Meretrix* (KH. 1)—107; (KH. 2)—37, 154, 308
 subsolenoides, *Solecurtus* (KH. 1)—73; (KH. 2)—37, 148
 succedens, *Cibicides* (KH. 1)—35, 91, 100, 187, 193, 271; (KH. 2)—5, 11, 20, 21
 suessoniensis, *Calyptraea* (KH. 1)—104
 sulcataria, *Meretrix* (KH. 1)—44, 46, 47, 51, 62, 67, 97, 107, 174, 190; (KH. 2)—37, 150, 154, 155, 157, 160, 161, 164, 309
 sulcifera, *Turritella* (KH. 1)—103
 suljuktensis, *Trochammina* (KH. 1)—84, 276; (KH. 2)—7
 sumsarensis, *Cibicides* (KH. 2)—11
 sumsarensis, *Cibicides subbotinae* var. (KH. 2)—11, 13
 sumsarica, *Chlamys* (KH. 2)—35
 sumsarica, *Ferganula* (KH. 2)—89, 222
 sumsarica, *Turritella* (KH. 1)—107; (KH. 2)—39, 155, 172, 310
 superturkestanica, *Gaudryina* (KH. 1)—46, 58, 299; (KH. 2)—7, 15, 28, 29
 superturkestanica, *Gaudryina superturkestanica* var. (KH. 2)—15, 28
 surchinensis, *Tellina* (KH. 1)—77; (KH. 2)—37, 160, 162, 163, 166, 235, 241—243, 248, 261, 309
 suzakensis, *Caucasina* (KH. 2)—6
 suzakensis, *Reophax* (KH. 2)—6
 suzakiensis, *Chlamys* (KH. 1)—102
 subtarchanica, *Globigerina tarchanensis* var. (KH. 2)—11

 tadgikistanica, *Pleurotomaria* (KH. 1)—100
 Tagelus (KH. 2)—274
 Talpina (KH. 2)—221
 Taonurus (KH. 2)—229
 Tapes (KH. 2)—37
 tarchanensis, *Globigerina* (KH. 2)—11
 taurica, *Centrocorona* (KH. 2)—84
 taurica, *Ostrea* (KH. 2)—72, 83, 84, 92
 Taxodonta (KH. 2)—152—154
 teasi, *Trochammina* (KH. 2)—7
 Teleostei (KH. 2)—227
 Tellamia (KH. 2)—86
 Tellina (KH. 1)—35, 45, 46, 49, 66, 77, 107, 185, 190, 273, 291, 298, 301, 306; (KH. 2)—37, 60, 149, 151, 160—163, 165, 166, 168, 169, 171, 235, 241—243, 245, 248, 251, 253, 255, 261—264, 266, 274, 309
 tenuis, *Acanthodesia* (KH. 2)—200
 tenuis, *Lagena* (KH. 2)—8
 Terebellum (KH. 2)—236
 terebra, *Turritella* (KH. 2)—233
 terebratularis, *Pectunculus* (KH. 1)—73; (KH. 2)—34, 148
 Terquemella (KH. 1)—161; (KH. 2)—231

 testudium, *Thalassia* (KH. 2)—269
 Textularia (KH. 1)—50, 58, 299; (KH. 2)—7, 24, 28, 29, 251
 Textulariidae (KH. 2)—7
 Thais (KH. 2)—85, 271
 Thalassia (KH. 2)—269
 Thalassinidae (KH. 2)—180
 Thalassinoides (KH. 2)—195
 Thecidium (KH. 2)—142
 thomasiana, *Rapana* (KH. 2)—84

- Thracia* (кн. 2)—38, 236
Thyasira—см. *Cryptodon*
Thyonacta (кн. 2)—272
thysanotus, *Hemicyclops* (кн. 2)—200
tianschanensis, *Ostrea* (*Cubitostrea*) (кн. 1)—22, 48, 60, 68, 79, 114, 117, 118, 179, 185, 308; (кн. 2)—35, 41, 42, 67, 171, 249
tokodensis, *Meretrix* (кн. 1)—24, 85, 107; (кн. 2)—37, 151, 153, 156
Tornatella (кн. 2)—236
transita, *Fatima böhmi* var. (кн. 2)—95, 121—124
transversa, *Fatima böhmi* var. (кн. 2)—96, 98, 121—124, 131, 306, 307
triangular, *Nucula* (кн. 2)—34, 165
triangulata, *Corbula* (*Cuneocorbula*) (кн. 1)—99; (кн. 2)—38
Triceratium (кн. 2)—232
trifidum, *Laevicardium* (кн. 1)—103; (кн. 2)—37
Triloculina (кн. 2)—8
triloculinoides, *Globigerina* (кн. 2)—11

Trinacria (кн. 2)—232
trinkleri, *Ostrea* (*Bellostrea*) *belloracina* var. (кн. 1)—35, 49, 73, 84, 97, 101, 102, 190, 268; (кн. 2)—20, 35, 41, 43, 44, 46, 47, 220
triqueter, *Pomatoceras* (кн. 2)—84, 85
triquetroides, *Pomatoceras* (кн. 2)—84
Tritonalia (кн. 2)—85
Tritonium (кн. 2)—39
Trochammina (кн. 1)—35, 73, 84, 91, 100, 186, 187, 239, 271, 272, 276, 277; (кн. 2)—7, 13, 15, 18, 19, 22, 23, 29—33, 234, 247, 251, 253, 255, 264—266, 272
Trochamminidae (кн. 2)—7
Trochamminoides (кн. 1)—47, 303; (кн. 2)—6, 21
Trochodiscus (кн. 1)—47, 235; (кн. 2)—219
Trochus (кн. 2)—233
Trygon (кн. 2)—86
tschangirtaschensis, *Meretrix* (кн. 1)—44, 51, 54, 65—67, 76, 94, 105—109, 113, 114, 119, 201, 203, 206, 212, 223, 224, 227, 229, 267, 284, 286, 288, 289, 294, 295; (кн. 2)—37, 63, 69, 153, 154, 157, 159, 160, 163, 164, 166, 167, 234, 235, 241, 243—245, 247, 249, 261, 262, 267, 280, 308
tuavei, *Spiroplectammina* (кн. 2)—7, 12
tuberosus, *Cylindrites* (кн. 2)—202—204
Tubicola (кн. 2)—222
tugarinovi, *Eobalearica* (кн. 1)—89, 148; (кн. 2)—234
Turbonilla (кн. 1)—108; (кн. 2)—38, 155, 157
turgida, *Nonionella* (кн. 2)—9
turkestanensis, *Corbula* (*Cuneocorbula*) (кн. 1)—62, 99; (кн. 2)—38, 147
turkestanensis, *Ferganula* (кн. 2)—89, 222, 311
turkestanensis, *Ostrea* (*Turkostrea*) (кн. 1)—7, 22, 43, 44, 50, 51, 54, 76, 77, 81, 85, 87, 92, 105—108, 190, 280; (кн. 2)—35, 42, 48—51, 54, 70, 91, 95, 97, 98, 106—115, 119, 120, 124, 126, 132—135, 141, 144, 145, 172, 181, 220, 221, 223, 238, 285, 306—308
turkestanensis, *Solecirtus* (кн. 1)—64; (кн. 2)—37
turkestanica, *Acicularia jerganensis* var. (кн. 2)—231
turkestanica, *Callianassa* (кн. 2)—63, 180—182, 187, 310
turkomanica, *Cardita* (кн. 2)—147
Turrilina (кн. 1)—309; (кн. 2)—9
Turrilinae (кн. 2)—9
Turritella (кн. 1)—24, 35, 43—49, 51, 54, 58—61, 65—67, 77—79, 84, 85, 88, 95, 100—107, 113—117, 156, 159, 173, 179, 185, 190, 207, 209, 210, 217, 223, 224, 227, 235, 238, 257, 267, 279, 281, 284, 286—288, 291, 294—296, 298, 301—303, 306, 308, 312; (кн. 2)—39, 49, 140, 141, 148, 149, 151—157, 159—165, 167—172, 181, 217, 233, 236, 241—245, 247, 248, 251, 261—267, 307—310
tutaksaiensis *Cribrilina* (кн. 2)—89, 222
Typhlogobius (кн. 2)—200

Uca (кн. 2)—212—215
umbilicata, *Anomalina* (кн. 1)—73, 91, 100, 187; (кн. 2)—5, 11, 18
umbilicatus, *Nonion* (кн. 2)—9, 13
Unio (кн. 1)—44, 51, 76, 105, 107—109, 113, 114, 119, 201, 206, 223, 224, 227—229, 267, 286, 295, 301, 326; (кн. 2)—36, 153, 154, 157—160, 163, 164, 167, 234, 240—248, 257, 261, 262, 265, 267, 280, 283, 309, 310
Upogebia (кн. 2)—195—201, 211, 269
Urechis (кн. 2)—211
Urosalpinx (кн. 2)—85
usbekistanense, *Nonion* (кн. 1)—308; (кн. 2)—9, 13
usbekistanensis, *Bulimina* (кн. 1)—47; (кн. 2)—9, 30, 31
Uvigerina (кн. 1)—324; (кн. 2)—10, 16, 27, 247
Uvigerinae (кн. 2)—10

valculineriaformis, *Baggina* (кн. 1)—55, 59, 299; (кн. 2)—10, 31
varians, *Pecten* (кн. 2)—84
variolaris, *Nummulites* (кн. 2)—5
variolata, *Rotalia* (кн. 2)—55; (кн. 2)—10
varzikiensis, *Meretrix* (кн. 1)—73; (кн. 2)—37
vasseuri, *Corbula* (*Cuneocorbula*) *angulata* var. (кн. 2)—147
vaudini, *Panopaea* (или *Panope*) (кн. 1)—35, 73, 103; (кн. 2)—38, 150
Venus (кн. 2)—76
Verneuillina (кн. 1)—73; (кн. 2)—7, 19
Verneuillinae (кн. 2)—7
vesicularis, *Gryphaea*—см. *vesicularis*, *Ostrea*
vesicularis, *Ostrea* (кн. 1)—7; (кн. 2)—103, 136, 142, 143, 221
vezatka, *Miliammina* (кн. 1)—35, 84, 91, 101; (кн. 2)—7, 15
vialovi, *Chlamys* (кн. 2)—34
vialovi, *Cibicides* (кн. 1)—46, 47, 59, 68, 303; (кн. 2)—6, 11, 16, 30, 31
vialovi, *Crassatella* (кн. 2)—36, 166

- vialovi*, *Elphidium* (KH. 2)—12
virginica, *Ostrea* (*Crassostrea*) (KH. 2)—
 72, 73, 78—80, 82, 85, 93, 94, 116, 270
Virgulina (KH. 1)—43, 45, 47, 91, 187,
 271, 291, 303, 309, 318, 324; (KH. 2)—
 9, 13, 27, 31, 247
Virgulininae (KH. 2)—9
Vola (KH. 2)—100, 101
volderiana, *Corbis* (KH. 2)—37, 171
volgensis, *Pectunculus* (KH. 1)—101;
 (KH. 2)—34, 151
Voluta (KH. 1)—49, 71, 87, 88, 95, 102,
 106, 108, 167, 274, 284; (KH. 2)—18,
 39, 149, 151, 155, 170—172, 244, 245,
 264, 310
wardi, *Gryphaea* (KH. 2)—104
washitaensis, *Gryphaea* (KH. 2)—104
weberi, *Mesalia* (KH. 1)—48; (KH. 2)—
 39, 167, 168, 170
wechesensis, *Callianassa* (KH. 2)—182
weinkauffi, *Anomalina* (KH. 1)—35, 91,
 100, 187; (KH. 2)—11
westendorpii, *Leda* (KH. 1)—234, 235;
 (KH. 2)—34, 169, 309
woodwardi, *Panopaea* (KH. 1)—94; (KH.
 2)—38, 161
Xenohelix (KH. 2)—204—210, 216, 237,
 286, 287, 310
Xenophora (KH. 2)—39, 236
zeravschanensis, *Cerithium* (KH. 1)—42,
 62, 99, 101, 139; (KH. 2)—39, 152, 246
zimistanensis, *Chlamys* (KH. 2)—35
zimistanensis, *Modiola* (KH. 2)—36, 166
Zoophycos (KH. 2)—229
Zostera (KH. 2)—200, 233, 237, 287

ОГЛАВЛЕНИЕ

Часть IV

ФАУНА И ФЛОРА ФЕРГАНСКОГО ЗАЛИВА ПАЛЕОГЕНОВОГО МОРЯ, ИХ СОСТАВ, УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И РАЗВИТИЕ

Глава 1. Состав, условия существования и развитие отдельных систематических групп фауны и флоры	3
1. Фораминиферы	5
Распространение фораминифер в палеогене Ферганской депрессии	5
Условия существования фораминифер в Ферганском заливе	13
Сузакский век (Szk)	13
Алайский век (Al)	23
Раннеалайское время (Al ₁)	23
Позднеалайское время (Al ₂)	25
Туркестанский век (Trk)	26
Раннетуркестанское время (Trk ₁)	26
Среднетуркестанское время (Trk ₂)	28
Позднетуркестанское время (Trk ₃)	28
Риштанский век (Rst)	30
Исфаринский, ханабадский и сумсарский века (Isph, Khn и Sms)	32
2. Моллюски	33
Распространение моллюсков в палеогене Ферганской депрессии	33
Устрицы и устричники	40
Устричная фауна ферганского палеогена	40
Ферганские устричники и условия их образования	43
Сузакский ярус (Szk)	43
Алайский ярус (Al)	48
Туркестанский ярус (Trk)	58
Риштанский ярус (Rst)	64
Ханабадский ярус (Khn)	67
Сумсарский ярус (Sms)	68
Современные устричники и устрицы и условия их существования	71
Типы современных устричников и занимаемые ими площади	72
Густота расположения устриц и достигаемые ими размеры	74
Характер грунта	75
Глубина бассейна	76
Подвижность воды	77
Температура	77
Соленость	78
Экологические требования современных представителей родов <i>Ostrea</i> , « <i>Gryphaea</i> » и <i>Pycnodonta</i>	80
Некоторые дополнительные данные о современных устрицах	82
Биотические факторы и симбионты устриц	83
Симбионты ферганских крупных устриц	88
Вопросы изменчивости и систематики современных устриц	91
Ферганские крупные устрицы	95
Крупные устрицы ферганского палеогена	95
О генетической связи между <i>Turkostrea</i> и <i>Fatina</i>	96
О развитии рода <i>Fatina</i>	120
О различных формах подрода <i>Turkostrea</i>	133
Об <i>Ostrea (Platygena) asiatica</i> Rom.	135
Об <i>Amphidonta ferganensis</i> (Rom.)	137
О прирастании и повреждениях раковин устриц	139
Сообщества брюхоногих и двустворчатых моллюсков (за исключением устриц)	145

Бухарский ярус (Bch)	146
Сузакский ярус (Szk)	148
Алайский ярус (Al)	153
Туркестанский ярус (Trk)	160
Риштанский ярус (Rst)	164
Исфаринский ярус (Isph)	167
Ханабадский ярус (Khn)	169
Сумсарский ярус (Sms)	171
Моллюски-камнеточцы	173
3. Ракообразные	177
Низшие ракообразные (остракоды, усоногие)	177
Высшие ракообразные (десятиногие) и следы их деятельности	178
Находки остатков десятиногих ракообразных и их пор	178
Местонахождения скелетных остатков <i>Callianassa</i> в палеогене Ферганы	180
Местонахождения нор <i>Callianassa</i> в мелу и палеогене Ферганы	183
Описание нор <i>Callianassa</i>	189
Литературные данные о норах ископаемых десятиногих ракообразных и о норах и экологии современных <i>Callianassidae</i>	194
Сравнение данных о норах ферганских <i>Callianassa</i> с современными	201
Норы <i>Ophiomorpha</i>	202
Норы <i>Xenohelix</i>	204
Об остатках крабов	211
О норах современных крабов	212
Другие «следы жизни» в рыхлых осадках	217
4. Другие группы морских животных	219
Радиолярии	219
Губки	220
Кораллы	221
Мшанки	221
Многощетинковые черви	222
Иглокожие	225
Рыбы	227
Неразгаданные следы жизни в раковинах устриц	228
5. Водная растительность. Остатки наземной флоры и фауны	231
Заключение	234
Глава 2. Основные факторы среды и их влияние на фауну Ферганского залива	239
Соленость	239
Грунт и подвижность воды	250
Температура вод, газовый режим и pH	251
Биотический фактор и пища	250
Глава 3. Экологическая характеристика населения различных зон Ферганского залива. Изменения состава населения во времени в связи с изменениями факторов среды	260
Глава 4. Современные аналоги населения и типов местообитаний Ферганского залива палеогенового моря	269
Глава 5. Об условиях накопления нефтематеринской органики в Ферганском заливе	275
Общие выводы	279
Литература	291
Таблицы	312
Указатель географических названий	313
Указатель латинских названий	318

Роман Федорович Геккер, Александра Ивановна Осипова, Татьяна Николаевна Бельская

Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развитие. Книга 2

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства Н. И. Берлинг Художник И. А. Костылев

Технический редактор Н. Ф. Егорова

Корректоры И. А. Ляндрес, В. Т. Макаров

РИСО АН СССР № 100—56В. Сдано в набор 12/IX 1961 г. Подписано к печати 9/V—1962 г.

Формат 70×108¹/₁₆. Печ. л. 20,75+28 кл. Усл. печ. 31,16. Уч. Изд. л. 33,4 Тираж 2000 экз.

Изд. № 5017. Тип. зак. № 2367

Цена 2 р. 44 коп.

Издательство Академии наук СССР Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21
2-я типография Издательства Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
32	9 св.	Исфаринский, ханабадский и с сумсарский века	Исфаринский, ханабадский и сумсарский века (Isph, Khn и Sms)
35	2 св.	<i>necopitana</i>	<i>necopinata</i>
200	18 св.	<i>Callianassa</i>	<i>Upogebia</i>
301	31 св.	Bd. 1923	Bd. 23

Ферганский залив, кн. 2