1979

К ПАЛЕОЭКОЛОГИИ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА СРЕДНЕЙ АЗИИ

З. Н. Пояркова

Лаборатория стратиграфии и палеонтологии ДВГИ ДВНЦ АН СССР, Владивосток

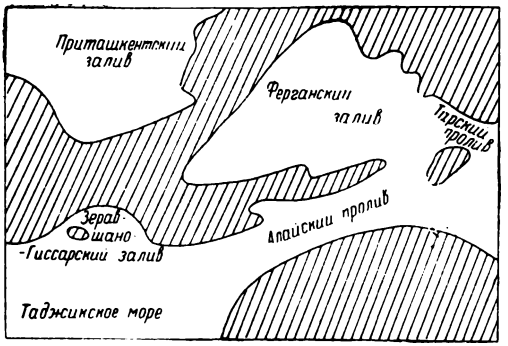
В сообществах двустворчатых моллюсков позднемеловых бассейнов Северо-Востока Средней Азии доминировали эвригалинные обитатели верхней сублиторали, прикреплявшиеся к субстрату и нуждавшиеся в постоянном притоке свежих вод (фильтраторы). Сообщества рудистовых лугов и рудистовых рифов были характерны для этапов стабилизации морских условий, биоценозы устричных банок — для моментов обмеления бассейнов. Господство малоподвижных зарывающихся обитателей рыхлых грунтов затишных участков — собирателей пленки поверхностного детрита — отличительная черта этапа относительного углубления бассейнов.

Значение палеоэкологических работ неоднократно подчеркивалось многими исследователями, особенно Р. Ф. Геккером (1933, 1969, 1976 и др.). Обсуждению экологического направления в палеонтологии и стратиграфии была посвящена также XXII сессия Всесоюзного палеонтологического общества. Для широкого использования этого направления в практике стратиграфических работ и выяснения некоторых аспектов биологии необходимо накопление сведений об условиях существования как отдельных видов и родов, так и сообществ ископаемых организмов.

Число публикаций, целиком или частично посвященных палеоэкологии одной из наиболее распространенных групп бентоса — двустворчатых моллюсков мезозоя и кайнозоя различных районов СССР — весьма велико (Мерклин, 1949, 1950; Коробков, 1950, 1954; Пчелинцев, 1950; Казакова, 1952; Кудрин, 1957; Савельев, 1958; Собецкий, 1961, 1977; Геккер и др., 1962; Захаров, 1966, 1970; Салин, 1972; Гладенков, 1972; Иванова, 1973; и др.). Однако позднемеловым двустворкам Средней Азии уделялось сравнительно мало внимания, хотя некоторые вопросы их существования рассматривались Н. Н. Бобковой (1961, 1974), Г. Н. Бурковой-Богословской (1967) и А. Я. Фроленковой (1970). Настоящая статья посвящена палеоэкологии позднемеловых двустворчатых моллюсков Северо-Востока Средней Азии. Аналогичная работа по брюхоногим моллюскам опубликована ранее (Пояркова, 1977а).

Исследованный район в позднемеловую эпоху входил в северо-восточную часть среднеазиатской биогеографической про-

винции, выделенной Н. Н. Бобковой и Н. П. Лупповым (1964). В палеогеографическом отношении — это Зеравшано-Гиссарский, Ферганский и Приташкентский заливы, связанные с Таджикским морем системой проливов (см. рисунок). В истории рассматриваемых акваторий выявлены следы позднесеноманско-туронской, коньяк-раннесантонской и кампан-маастрихтской трансгрессий. Первая и третья из них охватили весь ре-



Расположение позднемеловых акваторий на Северо-Востоке Средней Азии

гион, а вторая — только Зеравшано-Гиссарский залив и Алайский пролив.

Ферганский залив глубоко вдавался в сушу, и временами его связь с морем ослабевала или прерывалась. С побережий залива, сложенных преимущественно карбонатными образованиями (лишь на западе преобладали кислые изверженные породы), стекали многочисленные реки (Рухин, 1955; Пояркова, Поярков, 1961, 1976). Положение залива, состав пород на побережьях, гидрографическая сеть — все это влияло на гидрохимический и гидродинамический режим, пищевые ресурсы и, в конечном счете, на состав населявших его организмов. Биологическая продуктивность Ферганского залива, особенно его восточной половины, была высокой. Основную часть биомассы составляли цементноприкреплявшиеся моллюски — устричные и рудисты. Преобладание этих групп отразилось и в исторически сложившихся названиях основных опорных горизонтов: экзогировая свита (Борнеман, 1940), устричная толща (Симаков, 1950), радиолитовый или рудистовый горизонт (Вялов, 1945). Западная (кутовая) часть залива подвергалась постоянному опреснению под действием стекавших с суши речных вод. Этот фактор, а также грубый характер отлагавшихся на дне осадков и относительное затишье вод не способствовали процветанию моллюсков. Их остатки там редки. Вместе с тем, благодаря меньшей тектонической подвижности рассматриваемого участка, условия внешней среды изменялись там очень медленно, и в сеноне он служил убежищем — «азилем» (по Степанову, 1958) — для некоторых моллюсков: ряд пресноводных

двустворок, свойственных сантону, доживал там до раннего кампана, а солоноватоводные формы раннего кампана (септиферы, матильды, матильделлы) существовали до позднего кампана включительно.

Зеравшано-Гиссарский залив был свободно связан с морем, а его открытые побережья подвергались сильному воздействию прибоя. Преимущественно терригенный состав пород суши определил преобладание соответствующего осадконакопления. Сток речных вод практически отсутствовал, и соленость почти всегда была нормальной морской или близкой к ней. Продуктивность этого залива в целом была ниже, чем Ферганского, хотя его населяли в основном те же группы моллюсков.

Приташкентский залив в фаунистическом отношении слабо изучен. Редкость морской фауны (в том числе и относительно эвригалинных устриц) в прибрежных участках и развитая речная сеть (Беленький, Миркамалова, 1965) дают основание предполагать сильную опресненность во время сеноман-туронской трансгрессии; лишь в позднем кампане на некотором расстоянии от берега могли существовать поселения морских двустворок, в том числе и рудистов.

Для Тарского и северной части Алайского проливов, вследствие разницы в солености соединявшихся ими Ферганского залива и собственно Таджикского моря, были характерны постоянные течения. Временами они достигали значительной силы, и это отрицательно сказывалось на продуктивности акваторий.

Все эти бассейны были мелкими, хорошо прогревавшимися. Вместе с тем четкость годичных колец на раковинах многих двустворчатых моллюсков подтверждает мнение о сезонных изменениях климата, в целом близкого тропическому (Синицын, 1966). Палеотермометрические исследования в рассматриваемом регионе еще только начинаются. Н. А. Ясаманов (1975) проанализировал 16 раковин моллюсков химико-аналитическим методом, выясняя отношение Ca к Mg. Согласно этим первым и пока отрывочным данным, температура вод Ферганского залива в сеномане колебалась от 8,4 до 12,5°С (по устрицам, определенным Н. А. Ясамановым как Amphidonta [1]). Вполне согласуется с общими палеогеографическими представлениями указание этого автора на то, что восточная часть залива была несколько холоднее западной. Наиболее высокие температуры установлены для турона (20,1°С по лиостреям и 24,5—24,6°С по пликатулам); в позднем кампане было прохладнее (17,5—18,2°С по брахиоподам [2]). В Зеравшано-Гиссарском заливе

[1] По всей видимости, это представители рода Rhynchostreon (Rh. columbum (Lam.) или Rh. chaperi (Bayle).

[2] Данные по брахиоподам Н. А. Ясаманов датирует сантоном, видимо, в соответствии с прежним мнением о сантонском возрасте (ныне верхний кампан) так называемого раднолитового горизонта, где только и встречаются остатки плеченогих.

температура вод составляла в сеномане 17,0—17,2°С по тем же «амфидонтам»; в позднем кампане — 14,5—14,6°С по амфидонтам (возможно, по Amphidonta pyrenaica Leym. —З.П.) и 19,0°С по бирадиолитам; в маастрихте — 19,1°С. Эти данные в целом подтверждают имеющиеся по другим районам Евразии выводы о температурных минимумах в начале (сеноман) и конце (кампан — даний) позднего мела (Lowenstam, Epstein, 1954; Найдин, и др., 1956; Синицын, 1966; Боуэн, 1969). Вместе с тем цифровые значения представляются несколько заниженными, особенно для сеномана Ферганского залива: температуры 8,4—12,5°С не согласуются с положением региона в пределах области «ослабленного тропического климата» (по В. М. Синицыну, 1966).

В верхнемеловых отложениях Северо-Востока Средней Азии установлено 28 слоев с остатками моллюсков, получивших название по преобладающему виду и сменяющих друг друга в пространстве и времени (Пояркова, 1977б). В соответствующей части среднеазиатской провинции автором выделено около 70 биономических районов для 11 геохронологических уровней (от 2 до 10, чаще 6—7 районов для каждого уровня). Биономическим районом назван участок былой бентали с примерно одинаковыми глубинами, характером грунта, движениями и соленостью вод и населенный экологически однотипным сообществом моллюсков. Последнее рассматривается автором в качестве палеоценоза. Выяснение состава палеоценозов с учетом палеогеографических данных и палеоэкологических наблюдений помогло установить закономерности смены одних слоев с фауной другими.

Иногда биономический район прошлого полностью соответствует территории современного распространения каких-либо слоев. Так, в Ферганском заливе в конце раннетуронского времени существовали два биономических района. В первом из них располагались банки «полносоленых» грифей с примесью гиростей, сменявшиеся к западу под влиянием возрастающего опреснения банками более эвригалинных гиростей, где грифеи отсутствовали (второй район). Ныне в Фергане мы наблюдаем замещение слоев с Gryphaea tucumcarii слоями с Gyrostrea longa.

Изредка в одном биономическом районе существовали два сообщества, мозаично располагавшиеся на дне. Так, в конце позднего сеномана в западной части Ферганского залива банки лиостей быстро и неоднократно сменялись поселениями растительноядных брюхоногих (итрувий), соответствующих участкам подводных лугов, неблагоприятных для возникновения устричников.

Иной пример можно привести для раннего сантона Зеравшано-Гиссарского залива и Алайского пролива. В биономических районах с движениями вод умеренной силы (течения, в мень-

шей степени прибой) и нормальной соленостью ведущую роль в составе сообществ играли рудисты (гироплевры). В районах с более спокойной гидродинамикой и слегка пониженной соленостью преобладали растительноядные брюхоногие (трохактеоны), рудисты постепенно исчезали. Ныне слои с Gyropleura vakhschensis неоднократно замещаются по площади слоями с Trochactaeon darwasensis. Подобные случаи, когда те или иные слои с фауной прослеживаются в нескольких биономических районах прошлого, наиболее типичны для позднего мела региона. Это показывает, что в основном облик сообществ менялся быстрее, чем состав руководящего комплекса слоев.

Таким образом, еще раз подтверждается зависимость биостратиграфических подразделений от факторов внешней среды прошлого.

Комплексные исследования стратиграфии, палеогеографии и палеобиогеографии, а также палеоэкологические наблюдения позволили выяснить и в ряде случаев уточнить представления об образе жизни 59 родов позднемеловых двустворчатых моллюсков. Полученный материал с привлечением необходимых сведений по современным формам излагается ниже в порядке систематического положения родов, принятого в «Основах палеонтологии. Моллюски. Панцирные, двустворчатые, лопатоногие» (1960).

Род Nucula

Нукулы являются грунтоядными формами, обитающими на мягком илистом или песчано-илистом дне при незначительном движении воды. Эти малоподвижные частично закапывающиеся моллюски населяли области моря от верхов сублиторали до 200 м, но наиболее характерны для сублиторали (Справочник..., 1966). Современные нукулы живут в основном в нормально морских водах, хотя могут переносить некоторое опреснение. Так, на большей части Черного моря, где соленость около 22‰, они не встречаются, а в прибосфорском участке (около 25‰) обычны.Эти моллюски весьма эвритермны и населяют холодные, умеренные и тропические воды. Тропические виды живут преимущественно на значительных глубинах.

В бассейнах северо-восточной части Средней Азии, как правило, существовали довольно сильные движения вод (прибой, донные и поверхностные течения); затишные участки с топким грунтом были редки. Это определило слабое распространение нукул. Единичные ядра Nucula sp. известны из мелководных карбонатных или карбонатно-глинистых отложений верхнего сеномана. Несколько чаще раковины Nucula pectinata Sow. subsp. turkmenica M. Al. et R. Al. встречаются в песчано-глинистых отложениях верхнего сеномана — нижнего турона на северном склоне Зеравшанского хребта, где некогда располагался очень узкий, мелководный и опресненный пролив, раз-

делявший Туркестано-Алайскую сушу и крошечный Фанский остров. Раковины тех же нукул обнаружены и в глинах нижнего турона, которые накапливались на востоке Ферганского залива и севере Алайского пролива в верхней сублиторали на участках с ослабленной гидродинамикой и соленостью, близкой к нормальной. Нукулам сопутствовали многочисленные леды, корбулы, редкие теллины и другие обитатели топкого дна. На поверхности грунта, вероятно, имелись заросли морских растений (скорее всего трав, так как водоросли предпочитают каменистый или скалистый субстрат), по которым ползали мелкие торквезиеллы.

Род Leda

Современные леды — грунтоядные зарывающиеся животные, обитающие на глубинах от 3 до 220 м на мягком песчаном, песчано-илистом и илистом дне участков моря, характеризующихся отсутствием донных течений, застойностью вод и дефицитом кислорода (Мерклин, 1949). Эти моллюски могут переносить заметное опреснение. По наблюдениям Л. А. Зенкевича (1951), они встречаются в прол. Каттегат (соленость около 20‰), но отсутствуют в сильно опресненном Балтийском море. Леды населяют сравнительно холодные воды, в южных широтах опускаясь в область больших глубин; некоторые виды живут в теплых морях на относительном мелководье (Мерклин, 1950).

К последним, по-видимому, следует отнести и среднеазиатский вид Leda futtereri Böhm. Ядра раковин моллюска, обычно фосфатизированные, встречаются в песчано-глинистых отложениях нижнего турона. Особенно крупные поселения этого вида существовали на востоке Ферганского залива и в примыкавшей части Алайского пролива. Вместе с нукулами, корбулами и другими двустворками они населяли верхнюю сублитораль в местах с топким грунтом, ослабленным течением и возникавшей временами застойностью вод при солености, близкой к нормальной.

Роды Barbatia и Trigonarca

Все современные представители семейства арцид — фильтраторы, обитающие в теплых водах нормальной солености. Некоторые формы встречаются в опресненных бассейнах (в Черном море у берегов Крыма и Кавказа, где соленость не более 18‰). Они прикрепляются к субстрату при помощи биссусных нитей, но способны менять место прикрепления. Арциды — мелководные моллюски. В морях Дальнего Востока они живут в полузакрытых бухтах на глубинах от 1 до 16 м (Скарлато, 1976).

Барбатии селятся на песчаных грунтах, обычно у нижней границы отлива, в углублениях, где задерживается вода (Коробков, 1950), хотя отдельные представители их встречаются на глубине до 184 м.

В позднемеловых бассейнах Северо-Востока Средней Азии существовали немногочисленные Barbatia syrmica Pethö. В раннем кампане представители этого вида обитали в кутовой части Ферганского залива, но, по-видимому, сильная опресненность была для них неблагоприятна. В позднем кампане соленость водоемов повысилась и барбатии расселились шире. В Ферганском и Приташкентском заливах они населяли рудистовые луга, располагавшиеся на уплотненных терригенно-карбонатных илах верхней сублиторали в условиях заметной подвижности вод. Вместе с ними жили рудисты, тригонарки, пектениды, литофаги, некоторые растительноядные брюхоногие и другие моллюски.

Тригонарки (3 вида) были широко распространены в Ферганском заливе и более редки в Зеравшано-Гиссарском. Trigonarca canensis Pojar. жили как в самой верхней части сублиторали на участках с пониженной соленостью, омываемых течениями (позднесеноманские банки ринхостреонов), так и в низах верхней сублиторали, на затишных илистых участках дна с нормальной соленостью вод (в раннем туроне вместе с коробковитригониями, ципримериями, фоладомиями и лиопистами). Весьма благоприятными для их обитания были и рудистовые луга позднего кампана. Вероятно, более стенофациальны T. passyana (Orb.) и T. ligeriensis (Orb.), которые существовали только в самой верхней части сублиторали Ферганского залива и частично Алайского пролива на участках со слабо уплотненным карбонатно-илистым грунтом, слегка пониженной соленостью и слабой динамикой вод (поздний турон). Вместе с ними (исключая кутовую часть залива) на дне обитали мегатригонии, кардиумы, множество хищных и растительноядных брюхоногих моллюсков и другие животные подвижного бентоса.

Род Glycymeris

Современные глицимерисы — малоподвижные фильтраторы, полузарывающиеся в песчаный, песчано-илистый или карбонатно-илистый грунт. В зал. Петра Великого они живут на глубине 1—4 м у открытых берегов и входов в бухты, закапываясь в песчаный или песчано-гравийный грунт. Эти моллюски обычны в теплых морях нормальной солености.

На Северо-Востоке Средней Азии остатки глицимерисов Glycymeris sp. изредка встречаются в виде разрозненных створок в карбонатных отложениях верхнего кампана. Они жили на рудистовых лугах вместе с пектенидами, модиолусами и кардиумами.

Род Pteria

Птерии также принадлежат к группе фильтраторов и ведут малоподвижный образ жизни, прикрепляясь к субстрату биссусом. На небольших глубинах (от 6 до 60 м, преимущественно 10—16 м) и главным образом у берегов птерии нередко образуют банки. Наиболее благоприятны для них участки с уплотненным песчаным или илистым грунтом и чистой прозрачной водой, при отсутствии сильных течений и прибоя. Они населяют теплые воды нормальной морской солености, но могут переносить некоторое опреснение (Справочник..., 1966).

Немногочисленные отпечатки разрозненных (преимущественно левых) створок птерий Pteria linguiformis Meek встречаются в отложениях верхнего кампана, представлявших некогда рудистовые луга Ферганского и Приташкентского заливов. Возможно, остатки их были привнесены из более затишных участков. Интересно отметить, что птерии жили и в кутовой части Ферганского залива, куда впадало несколько рек. В связи с этим следует принять во внимание указание о том, что икрометание этих моллюсков стимулируется низкосолеными водами (Справочник..., 1966).

Род Isognomon

Современные изогномоны живут в трещинах, расщелинах скал или под камнями (которые не высыхают при отливе), прикрепляясь биссусом. Вместе с устрицами они часто образуют банки в хорошо освещенной верхней сублиторали (Справочник..., 1966). Изогномоны населяют моря нормальной солености и могут переносить лишь небольшое ее снижение. В аналогичных условиях обитали и среднеазиатские Isognomon karakuldjensis Pojar.: они были многочисленны на банках Gryphaea tucumcarii Marcou в восточной части Ферганского залива, где соленость близка к нормальной морской.

Род Chlamys

Хламисы обитают ныне на поверхности разнообразных грунтов, но явно предпочитают песчаные. Некоторые виды прикрепляются биссусом, хотя большинство — свободноживущие формы. Обычно глубина поселений хламисов 12—20 м, изредка они встречаются глубже (в Японском море до 46 м). Эти моллюски в основном живут в водах нормальной солености; некоторые виды переносят опреснение до 16,2‰ или осолонение до 38‰ (Справочник..., 1966). Молодь предпочитает участки дна с зарослями морской травы, взрослые особи часто встречаются в сообществе устричников (Мерклин, 1950; Невесская, 1965). Ископаемые хламисы были, по-видимому, малотребовательны-

ми к подвижности вод; во всяком случае мнения исследователей по этому поводу диаметрально противоположны (Мерклин, 1950; Казакова, 1952; Собецкий, 1961).

В Средней Азии хламисы получили наибольшее распространение в позднем кампане. На северо-востоке региона представители видов Chlamys elongatus (Lam.), Chl. dujardini (Roem.) и Chl. sokolovae Bobk. обитали на рудистовых лугах, располагавшихся на уплотненном илисто-карбонатном или песчано-карбонатном грунте в верхней сублиторали при заметных движениях вод нормальной солености. В то же время в более западных районах они жили преимущественно на устричных банках, т. е. в условиях более спокойной гидродинамики и несколько пониженной солености. При еще более низкой солености хламисы (Chlamys sp.) жили в кутовой части Ферганского залива вместе с морскими (барбатии, птерии и др.) и пресноводными (псевдогирии и др.) моллюсками. Таким образом, среднеазиатские хламисы не отличались особыми требованиями к составу грунта, солености и гидродинамике; жизненно необходимыми для них были лишь небольшие глубины верхней сублиторали.

Род Camptonectes

Мезозойские камптонектесы севера Сибири обитали в спокойных водах на алевритовом или мелкопесчаном грунте (Захаров, 1966). На Северо-Востоке Средней Азии эти моллюски (Camptonectes virgatus Nils.) жили исключительно на карбонатно-илистом субстрате. Решающим фактором их расселения, видимо, был спокойный гидродинамический режим. Но в этом регионе в позднемеловую эпоху были почти постоянно более или менее сильные течения, а у побережий — прибой, что и определило редкость камптонектесов. Лишь на южном берегу Алайского пролива в позднем кампане существовал относительно затишный участок с рыхлым грунтом, где они процветали. Эти моллюски предпочитали воды нормальной солености и практически отсутствовали в Ферганском заливе.

Род Neithea

Представители этого вымершего рода были малоподвижными обитателями сублиторальной зоны на участках с большой подвижностью вод (Собецкий, 1961). В изученном регионе найтеи жили в верхней части сублиторали на карбонатно-илистых участках дна коньякского (редко) и позднекампанского морей. Створки их, как правило, разрозненны, хотя и не несут следов окатанности, что указывает на незначительный перенос (видимо, в пределах биотопа). Найтеи чаще всего входили в состав биоценоза рудистовых лугов (Neithea quadricostata Sow.) и изредка селились на банках грифей (Neithea sp.). На сильно оп-

ресненных участках Ферганского и Приташкентского заливов они отсутствовали.

Род Lima (подроды Radula и Mantellum)

Современные лимы обитают на твердом или уплотненном субстрате. Некоторые из них прикрепляются к выступам дна пучком биссуса, другие устраивают гнезда под камнями. Лимы избегают как застойных участков, бедных кислородом, так и районов с сильными течениями: для них благоприятны слабые течения и волнения вод в прибрежной зоне. Большинство этих моллюсков живет на небольших глубинах в водах нормальной солености (лишь некоторые виды переносят слабое опреснение). Лимы — фотонегативные организмы (Справочник..., 1966).

Целые или разрозненные створки радул хорошей сохранности широко распространены на рассматриваемой территории от верхнего сеномана до нижнего кампана. Многочисленные представители Lima (Radula) canalifera Goldf. обычно селились в верхней сублиторали на рудистовых (капротиновых) лугах. Представители видов Lima (Radula) marrotiana Orb. и L. (R.) aff. subrigida Roem. существовали в верхней сублиторали на участках с уплотненным грунтом, умеренными течениями и слегка пониженной соленостью, вместе с тригонарками, мегатригониями и другими моллюсками. Оба этих вида населяли также более затишные участки с рыхлым субстратом, занятые обильной растительностью, в зарослях которой они, видимо, прятались от сильного освещения.

Ядра мантеллюмов (Lima (Mantellum) ferganica Pojar.) встречаются исключительно в верхнем кампане. Приуроченность к рудистовым лугам позволяет предположить, что и они могли существовать только при нормальной или близкой к ней солености вод. В то же время для их хрупких раковинок едва ли была благоприятной обычная для Северо-Востока Средней Азии обстановка сильных движений воды, что в целом и определило слабое развитие этих моллюсков.

Род Spondylus

Эти моллюски обитают преимущественно на уплотненном грунте (Коробков, 1950), хотя многие из них благодаря шипам на раковине могут существовать и на рыхлом субстрате.

Раковины спондилюсов хорошей сохранности встречаются в Фергане в ракушечниках и глинах нижнего турона и известняках верхнего кампана. Как и современные, позднемеловые представители рода были мало требовательными к составу и степени уплотненности грунта. Часть из них (Spondylus calcaratus Forbes) населяла банки грифей, реже мягкий илистый грунт более затишных участков, другие же (Spondylus arrialoorensis

Stol.) жили на рудистовых лугах. Все они могли существовать только при нормальной или близкой к ней солености.

Род Plicatula

Современные пликатулы обитают на рыхлом субстрате в зоне сублиторали и цементно прикрепляются макушкой правой створки к обломкам раковин, мелким камням и т. п. В таких же условиях они существовали и в позднем мелу Молдавии (Собецкий, 1961).

В сеноманских и особенно туронских отложениях на Северо-Востоке Средней Азии пликатулы весьма многочисленны по количеству раковин и разнообразны в видовом отношении (5 видов), имеют очень хорошую сохранность и нередко слагают пласты мощностью в несколько метров. Они жили на мелководье как на илистых грунтах, где обычно являлись объектом прикрепления устричной молоди (Plicatula auressensis Coq.), так и на устричных банках (Plicatula fourneli Coq., Pl. numidica Coq., Pl. auressensis Coq., Pl. turkestanensis Arkh.), иногда слагая их основание. Пликатулы, очевидно, хорошо переносили колебания солености, о чем свидетельствует многочисленность их на опресненных участках заливов. Неприхотливость этих моллюсков определила их широкое распространение в среднеазиатских морских бассейнах, где условия существования донной фауны быстро изменялись.

Устричные

Устричные моллюски по способу питания принадлежат к фильтраторам и являются в основном прикрепляющимися организмами. Они обитают на уплотненных грунтах мелководья и часто образуют банки. Для развития последних особенно благоприятны места, омываемые течениями, которые доставляют пищу, переносят личинки, а также очищают субстрат и поверхность раковин от наносов и водорослей (Справочник..., 1966).

Представители подсем. Ostreinae, или собственно устрицы, живут в среднем на глубинах от 0 до 40 м, предпочитая скалистое дно или уплотненные песчано-илистые грунты (Геккер и др., 1962). Подвижные пески, а также вязкий илистый субстрат почти никогда не заселяются ими, так как существование подобных банок всегда находится под угрозой гибели (Казакова, 1952). Устрицы мало требовательны к солености. Так, в Черном море Ostrea taurica обитает при 16—17‰, в Егорлыцком заливе — даже при 9—16‰ (Справочник..., 1966). В то же время в Балтийском море (8—10‰) они отсутствуют. Оптимальная соленость для этих моллюсков — 20—30‰, при 35‰ они еще растут, но уже при 37‰ рост замедляется.

На Северо-Востоке Средней Азии раковины остреин хоро-

шей сохранности встречаются от верхнего сеномана до нижнего кампана.

Из 6 обитавших на Северо-Востоке Средней Азии видов остреин только 2 — Liostrea oxiana (Rom.) и L. delettrei (Coq.) — постоянно образовывали банки, наиболее мощные в Ферганском заливе. Процветанию их благоприятствовали стекавшие с суши реки, которые опресняли воды (однако соленость при этом не опускалась ниже допустимого минимума) и доставляли обильную взвесь органического происхождения, что способствовало повышению пищевых ресурсов залива. Кроме того, благодаря преимущественно карбонатному составу пород области сноса, реки выносили огромное количество извести, необходимой для роста раковин. Немалую роль играла и система постоянных течений, существовавших между Ферганским заливом и Таджикским морем вследствие разницы в их солености. Течения удаляли избыток ила и продукты жизнедеятельности моллюсков, а также способствовали расселению личинок. На банках Liostrea oxiana кроме этих устриц во множестве обитали полихеты, тригонарки, модиолусы, пликатулы, ципримерии; более редкими были ринхостреоны; на отдельных участках жили коробковитригонии. Для биоценоза банок L. delettrei, помимо вида-индекса, были характерны некоторые другие устрицы (табл. I, фиг. 5), пликатулы, кардиумы, литофаги и др. Местами жили хищные брюхоногие, просверливавшие раковины остреин (табл. II, фиг. 5).

Представители остальных видов (Ostrea vatonnei Coq., L. rouvillei (Coq.), L. gauthieri (Thom. et Per), L. jaxartensis Sim.) в изученном регионе не образовывали самостоятельных поселений, отдельные особи их входили в сообщества банок других устричных.

Очень широко были распространены и представители подсем. Gryphaeinae (Gryphaea — 4 вида, Fatina — 2 вида, Biauris — 1 вид). Их раковины имеют прекрасную сохранность и встречаются от верхнего сеномана до верхнего кампана.

Грифеи и фатины образовывали банки. Есть мнение о том, что по сравнению с остреинами грифеины населяли биотопы несколько большей глубины и солености (Bergquist, Cobban, 1957; Геккер и др., 1962). Наш материал не позволяет предполагать большие глубины обитания, хотя и не противоречит этому. Вывод же о большей стеногалинности, по-видимому, справедлив только для некоторых видов. Так, Gryphaea vesiculosa turkestanica Bobk. и Fatina costei (Coq.) явно предпочитали нормальную или близкую к ней соленость Алайского пролива и открытого Зеравшано-Гиссарского залива. В более изолированном Ферганском заливе банки грифей (Gryphaea tucumcarii Marcou вместе с Gr. navia Hall) располагались лишь в восточной его части; единичные Gr. vesicularis Lam. и Fatina kugitangensis (Born.) проникали в кутовую часть залива.

Банки массивных тяжелых грифеин (Gr. tucumcarii, Gr. navia) нередко располагались на фундаменте из гиростреи (табл. I, фиг. 2) — первых поселенцев топкого дна. Обитанию на таком субстрате способствовала сильно уплощенная «крылатая» форма раковины других представителей подсемейства — Fatina kugitangensis (Born.). При отсутствии же подобной формы, по достижении определенных размеров, раковины тонули в илу и погибали (Gryphaea vesicularis на некоторых участках Алайского пролива).

Для сообщества банок Gryphaea tucumcarii и Gr. navia характерны изогномоны; для поселений Fatina costei обычны лиостреи, пликатулы, лимы. Из других организмов, сопутствующих грифеинам, укажем полихет, нередко располагавшихся на внутренней поверхности отмерших раковин (табл. II, фиг. 3), губок, следы сверления которых заметны на многих крупных раковинах.

Ископаемые поселения биаурисов (Biauris biauriculata (Lam.) неизвестны. Остатки этих моллюсков встречаются в кровле банок ринхостреонов, но явно чужды им: створки обычно разрозненны (преобладают более массивные левые) и беспорядочно ориентированы (табл. I, фиг. 4). Возможно, биаурисы обитали на более глубоких участках сублиторали, откуда раковины отмерших экземпляров выносились на мелководье. Этот перенос был, видимо, небольшим, так как створки не несут следов окатанности, на некоторых из них (правых) сохранились прикрепленные хрупкие раковинки юных особей (табл. I, фиг. 3). Предположение о большей глубине поселения биаурисов представляется весьма вероятным и по той причине, что некоторые исследователи считают Biauris синонимом рода Pycnodonta, современные представители которого населяют глубины от 40 до 100 м (Справочник..., 1966). Биаурисы отличались от грифей и фатин большей эвригалинностью: они жили и в кутовой, наиболее опресненной части Ферганского залива.

Представители подсем. Exogyrinae наиболее разнообразны (Ceratostreon — 1 вид, Amphidonta — 1 вид, Rhynchostreon — 2 вида, Exogyra — 4 вида, Gyrostrea — 3 вида) и встречаются по всему разрезу верхнего мела.

Цератостреоны, ринхостреоны и гиростреи обычно образовывали обширные по площади и плотности популяции. Их банки располагались на относительно меньшей глубине, чем у грифеин. Поселения ринхостреонов (Rh. columbum (Lam.), Rh. chaperi Bayle) на некоторых участках подвергались осушению, о чем свидетельствует обохривание и частичное переотложение раковин на поверхности банок. Амфидонты и экзогиры были одиночными формами и, видимо, населяли несколько бо́льшие глубины.

На топком дне экзогирины селились редко. Развитие такого

субстрата предполагает затишность участка и ослабление течений, что затрудняет образ жизни любых прикрепленных форм, так как прежде всего сокращается доставка питательных взвесей. Кроме того, по достижении определенного возраста (и размеров) раковины не удерживались на поверхности такого субстрата и тонули в нем (у Rhynchostreon columbum это происходило в возрасте не более двух лет). Лишь массивные раковины Exogyra olisiponensis могли удерживаться на поверхности ила благодаря шиповатой поверхности нижней створки, а некоторые гиростреи (G. longa (Bobk.), поселившиеся на топком грунте, приобретали очень высокую форму, срастались гроздьями (табл. I, фиг. 2). Наконец, на топком дне было труднее находить объекты для прикрепления. Чаще всего ими являлись обломки устриц (табл. II, фиг. 1), раковины пликатул (табл. II, фиг. 2) или мелких брюхоногих моллюсков-торквезиелл, реже взрослые особи экзогирин (табл. I, фиг. 1).

Отношение к солености различалось у отдельных родов и видов экзогирин. Есть основание предполагать, что цератостреоны, амфидонты и некоторые экзогиры (E. ostracina (Lam.), E. decussata Goldf.) жили при нормальной морской солености, остальные же могли переносить сильное опреснение.

На Северо-Востоке Средней Азии наиболее распространены были банки Rhynchostreon columbum и R. chaperi. Для их сообществ типичны и другие экзогирины (E. plicatula (Lam.), биссусно прикрепляющиеся модиолусы (M. bukharensis Arkh., M. turkestanensis Bobk.), тригонарки (T. canensis Pojar.), пликатулы, частично зарывающиеся ципримерии, полихеты, мшанки (табл. II, фиг. 6); более редкими были морские ежи, десятиногие раки. Врагами банок были губки, следы сверления которых заметны на раковинах многих крупных ринхостреонов (табл. II, фиг. 4). Вдоль южного побережья Ферганского залива участки с илистым дном были заняты банками Gyrostrea longa, на которых жили и немногочисленные Fatina kugitangensis.

На раковинах остреин и экзогирин нередко наблюдаются следы покровительственной окраски, имитирующей солнечные блики или тени от движений водных растений, что свойственно и современным обитателям небольших глубин. В меньшей степени это свойственно графеинам.

Остатки представителей подсем. Lophinae относительно немногочисленны. Возможно, они были наиболее «полносолеными» из устричных, и это свойство мешало их широкому распространению в акваториях Северо-Востока Средней Азии, где соленость лишь на отдельных участках и временами приближалась к нормально морской.

Банки характерны в основном для моментов обмеления (конец позднего сеномана, отчасти поздний турон), а на юго-западе региона — и для начальной стадии кампанской трансгрессии.

Род Anomia

Современные аномии предпочитают грунт из гальки, песка или битой ракуши, но селятся также на камнях и раковинах других моллюсков, прикрепляясь к ним биссусом. Массовые поселения их обычны на глубинах от 2—3 до 10—15 м, среди зарослей растений. Они не выносят значительного опреснения (Справочник..., 1966).

На Северо-Востоке Средней Азии известно 2 вида позднемеловых аномий (Anomia cryptostriata Rom., A. concentrica Rom.), условия обитания которых были близки современным. Эти моллюски жили в верхней сублиторали при солености, мало отличавшейся от нормальной морской. Они прикреплялись к раковинам на топком дне, иногда к поверхности устричных банок; отдельные экземпляры A. concentrica Rom. селились среди рудистовых лугов. Наиболее обильные поселения аномий были приурочены к участкам развития морских трав, где они жили вместе с растительноядными брюхоногими моллюсками — трохактеонами.

Род Modiolus

Модиолусы мало требовательны к грунтам и живут как на скалистом, так и на илистом дне, прикрепляясь биссусом (Коробков, 1950). Это весьма эврибатные моллюски, способные обитать от приливо-отливной зоны до абиссальных глубин (Справочник..., 1966). Большинство современных видов живут в водах нормальной морской солености, хотя некоторые переносят опреснение до 17—18‰ (Мерклин, 1950). Приуроченность к отложениям водоемов с пониженной соленостью отмечена и для многих ископаемых модиолусов (Геккер и др., 1962; Захаров, 1966).

На Северо-Востоке Средней Азии известны представители 6 видов модиолусов, распространенные по всему разрезу верхнего мела. Они жили в верхней сублиторали в условиях постоянных движений вод, преимущественно на устричных банках или рудистовых лугах. Весьма многочисленны они были в начале позднего сеномана и особенно в позднем кампане, т. е. во времена крупных трансгрессий, с которыми связано усиление прибрежных течений, хотя, как правило, не образовывали самостоятельных поселений. Отдельные представители позднесеноманских видов Modiolus bukharensis Arkh., M. turkestanensis Bobk., населявшие устричники из ринхостреонов и рудистовые луга с капротинами, очевидно, хорошо переносили пониженную соленость водоемов. Позднекампанские модиолусы M. flagelliferus (Forbes), M. bobkovae Pojar., M. postbukharensis Pojar., жившие на рудистовых лугах с гироплеврами и бирадиолитами устричниках с лофами, были, вероятно, более стеногалинными.

Род Septifer

Септиферы, как и другие митилиды,— биссусно прикрепляющиеся обитатели морских и солоноватых вод. В морях Дальнего Востока они живут на глубине от 0 до 5 м, прикрепляясь биссусом к скалам или морской траве (Скарлато, 1976).

Ядра и отпечатки Septifer ahaaralensis Pojar. в массовых количествах встречаются в нижнем кампане, беспорядочно располагаясь на поверхности напластования глин и алевролитов. Эти моллюски образовывали обширные поселения в Ферганском и Зеравшано-Гиссарском заливах в начальные этапы кампанской трансгрессии. В состав сообщества кроме септиферов входили необычайно многочисленные растительноядные брюхоногие моллюски Mathilda и Mathildella, единичные устричные, а в западной части Ферганского залива — и некоторые пресноводные моллюски. Все это позволяет предполагать, что для существования септиферов были необходимы небольшие глубины (верхняя часть сублиторали), движения вод умеренной силы (течения), пониженная соленость и заросли водных растений.

Род Lithophaga

Литофаги входят в группу сверлящих моллюсков, обитающих на твердом субстрате, чаще у нижней границы отливов. Они сверлят исключительно карбонатные породы и обычны для рифовых образований (Коробков, 1950).

На Северо-Востоке Средней Азии известны остатки двух видов хорошей сохранности. Один из них — Lithophaga rugosa (Orb.) — жил на рудистовых лугах позднего сеномана и устричных банках позднего турона (просверливал раковины лиостреи), а второй — L. intermedia (Orb.) — на рудистовых лугах позднего кампана.

Роды Trigonia, Korobkovitrigonia, Megatrigonia

Тригонииды — ползающие и частично зарывающиеся моллюски, обитатели песчаных и илистых грунтов относительно теплых бассейнов. По мнению А. А. Савельева (1958), мезозойские тригонииды жили на глубинах 10—20 м при нормальной солености; современные формы тригониид особенно часто встречаются в опресненных водах, близ устьев рек.

Немногочисленные ядра тригоний — Trigonia (Trigonia) indica Stol., T. (Frenguelliella) tarica Pojar.— встречаются в известняках верхнего кампана. Эти моллюски вместе с пектинидами, гироплеврами, бирадиолитами, турбо и др. входили в состав сообществ рудистовых лугов Ферганского и Зеравшано-Гиссарского заливов.

Коробковитригонии Korobkovitrigonia darwaseana (Rom.), K. ferganensis (Arkh.) наиболее характерны для глинистых или глинисто-карбонатных отложений верхнего сеномана и нижнего турона. Они во множестве населяли топкие грунты затишных участков с нормальной соленостью в низах верхней сублиторали Зеравшано-Гиссарского, отчасти Ферганского заливов и Алайского пролива. Единичные представители рода жили по периферии банок грифей в восточной части Ферганского залива при солености, близкой к нормальной.

Остатки мегатригоний (4 вида) известны на исследованной территории от верхнего турона до верхнего кампана включительно в органогенно-обломочных известняках (нередко с примесью песка и гравия) и известняках-ракушниках. Эти моллюски жили в верхней сублиторали, часто даже в самых верхах ее, на уплотненном грунте при движениях вод различной интенсивности — в сообществах рудистовых лугов (M. syrdariensis (Arkh.), M. aff. syrdariensis (Arkh.), на банках Fatina costei (M. khoresmensis (L. Rom.), M. turkestanensis (Arkh.) и даже на участках с морскими травами и множеством растительноядных трохактеонов (M. syrdariensis (Arkh.) Но наиболее характерны они для позднетуронских поселений подвижного бентоса Ферганского и Зеравшано-Гиссарского заливов, куда входили морские ежи, кардиумы, лиописты, разнообразные брюхоногие (в том числе хищные), среднехвостые раки и др. Соленость в местах обитания мегатригоний была различной — от нормально морской или близкой к ней до сильно пониженной (в кутовой части Ферганского залива они селились даже вблизи устьев рек). По-видимому, в отличие от тригоний и коробковитригоний, мегатригонии менее стеногалинны. Это предположение подтверждается и данными по распространению представителей рода на Дальнем Востоке, где остатки их тяготеют к угленосным толщам и нередко сопровождаются остатками наземных растений (Капица, 1964; Верещагин, 1977; Коновалов, Миролюбов, 1978).

Род Corbis

Единичные разрозненные створки корбисов (1 вид) встречаются только в органогенно-обломочных известняках верхнего кампана, на былых рудистовых лугах. Вероятно, эти моллюски не входили в состав биоценоза последних, так как, судя по их хрупким раковинам, нуждались в более спокойной гидродинамической обстановке.

Род Cardium (Trachycardium)

Современные кардиумы обитают на мягком грунте, в который могут неглубоко зарываться (Справочник..., 1966; Невес-

ская, 1965). Наиболее плотные их поселения приурочены к чистым пескам, но хорошо развиваются и на песчано-илистых грунтах литорали и сублиторали (Мерклин, 1950). Эти моллюски эвригалинны, многие виды процветают близ устьев рек.

Многочисленные ядра трахикардиумов (6 видов) распространены в известняках — ракушниках и органогенно-обломочных известняках (нередко с примесью песка и гравия) от верхнего турона до верхнего кампана. Особенно крупные популяции этих моллюсков существовали в мелководном Ферганском заливе, часто вблизи устьев рек. В позднем туроне в сообщество подвижного бентоса входили Cardium (Trachycardium) kokanicum Rom., C. (T.) bicostatum Pojar.; в позднем кампане среди рудистовых лугов жили C. (T.) alternans Reuss, C. (T.) exulans Stol., C. (T.) tschangeticum Pojar., C. (T.) postmoutonianum Pojar.

Роды Pitar, Cyprimeria, Baroda

Все современные венериды неглубоко зарываются в мягкий грунт (Коробков, 1950). Они обладают некоторой подвижностью, предпочитая хорошо аэрируемые участки с сильным движением воды (Казакова, 1952), населяют в основном небольшие глубины (литораль и верхнюю часть сублиторали) и способны переносить сильное понижение солености (до 12‰; Справочник..., 1966).

Питары (Pitar rhotomagensis Orb.) и ципримерии (Cyprimeria faba (Sow.) были широко распространены в Зеравшано-Гиссарском и особенно Ферганском заливах, где жили в позднем сеномане и раннем туроне преимущественно в верхней сублиторали. Наиболее обильны они были на глинистых и песчано-глинистых рыхлых илах вместе с нукулами, ледами и другими обитателями подобного субстрата. Довольно обычны ципримерии на банках лиостреи; реже они жили на рудистовых лугах с Caprotina. Единственная раковина Baroda (Icanotia) impar (Zitt.) была встречена в верхнем кампане Восточной Ферганы на былых рудистовых лугах, уплотненный грунт которых не способствовал развитию венерид. Соленость вод в местах их обитания колебалась от почти нормальной до сильно пониженной.

Роды Tellina и Arcopagia

Современные теллины и аркопагии неглубоко зарываются в песчаный или илисто-песчаный грунт, собирая с его поверхности пленку детрита при помощи длинного вводного сифона (Справочник..., 1966; Перес, 1969). Чистых илов они избегают, так как при таком субстрате возникает угроза заиления мантийной полости. Эти моллюски обитают в основном на глубинах 10—30 м и, как и большинство других зарывающихся форм,

могут переносить сильные колебания солености (Невесская, 1965).

В позднемеловых бассейнах Северо-Востока Средней Азии теллины (Tellina sp.) и аркопагии (Arcopagia weberi Pojar.) были мало распространены, по-видимому, вследствие ограниченного распространения рыхлых грунтов и почти постоянных течений. В раннем туроне вместе с нукулами, ледами, корбулами и фоладомиями единичные теллины населяли немногочисленные затишные участки верхней сублиторали Алайского пролива при солености, близкой к нормальной, реже слегка пониженной. В позднем кампане отдельные разрозненные створки аркопагий (но без следов окатанности) встречались среди рудистовых лугов Зеравшано-Гиссарского и Ферганского заливов, будучи, вероятно, привнесенными из участков с более спокойным гидродинамическим режимом.

Род Pharus

Современные фарусы — фильтраторы, обитающие на небольших глубинах, обычно у уровня низкого прилива и в верхах сублиторали, где они зарываются в грунт, выставляя наружу сифоны. Живут в водах нормальной морской солености, хотя могут переносить и некоторое опреснение (Справочник..., 1966).

В позднем сеномане относительно многочисленные фарусы (Pharus sp.) жили на прибрежном участке Алайского пролива в рыхлом карбонатном грунте при ослабленной гидродинамике и нормальной солености вод вместе с ципримериями, панопе и фоладомиями. В позднем кампане единичные фарусы обитали на западе Ферганского залива. Уплотненный грунт и пониженная соленость не благоприятствовали широкому распространению их в этом водоеме.

Род Panope

Современные панопе — фильтраторы, зарывающиеся в мягкий песчаный, песчано-илистый и илистый грунт на глубинах от нижнего уровня отлива до 200 м (Коробков, 1950). Для них благоприятны умеренные движения вод (Справочник..., 1966 и нормальная соленость, хотя они могут переносить и небольшое опреснение (Казакова, 1952).

На Северо-Востоке Средней Азии ядра немногочисленных панопе (P. gurgitis (Brongn), P. mandibula Sow.) встречаются в отложениях верхнего сеномана, верхнего турона, коньяка и верхнего кампана. Они жили в верхней сублиторали Зеравшано-Гиссарского и Ферганского заливов и Алайского пролива по периферии разнообразных устричных банок и рудистовых лугов. Илистые грунты, широко распространенные в раннетурон-

ских акваториях, были, видимо, неблагоприятны для панопе, и в соответствующих отложениях остатки их отсутствуют. Соленость в местах обитания этих моллюсков была нормальной или слегка пониженной.

Род Corbula

Корбулы также принадлежат к группе фильтраторов. Они обитают на различных глубинах, хотя большинство видов встречаются в зонах сублиторали и псевдоабиссали. Эти моллюски неглубоко зарываются в мягкий илисто-песчаный, песчаный и чисто илистый грунт. Большие скопления их обычно приурочены к проливам с донными течениями (Справочник..., 1966). Представители рода распространены от морей океанической солености до устьев рек (Мерклин, 1950).

Огромное количество раковин и ядер корбул (Corbula muschketowi Böhm, C. beisseli Holz.) встречается в отложениях раннего турона, соответствующих этапу некоторого углубления позднемеловых бассейнов Северо-Востока Средней Азии. Наиболее многочисленные популяции были приурочены к Алайскому и Тарскому проливам и прилегающей части Ферганского залива. Глубины там были небольшие (верхняя сублитораль), дно мягкое, илистое, соленость близка к нормальной, а течения несколько ослабленные. Присутствие в породах пирита свидетельствует о некоторой застойности ряда участков. С корбулами сосуществовали нукулы, леды, коробковитригонии, многочисленные растительноядные торквезиеллы, указывающие на широкое развитие фитобентоса. Устричные на участках обитания корбул не получили достаточного распространения.

Род Pholadomya

Современные фоладомии живут в тихих бухтах с водами нормальной солености, зарываясь в песчаные или илистые грунты. Для них необходима хорошая аэрация и небольшие глубины (Справочник..., 1966), хотя отдельные экземпляры встречаются до 200 м (Коробков, 1950).

На Северо-Востоке Средней Азии ядра фоладомий (3 вида) распространены в породах различного состава (песчаниках, известняках, мергелях, глинах) и возраста.

Для Pholadomya albina Reich были оптимальны мягкие илистые (глинистые или карбонатно-глинистые) грунты низов верхней сублиторали на участках с ослабленными течениями и нормальной соленостью. Подобная обстановка существовала в раннем туроне в Алайском и Тарском проливах, где эти моллюски были весьма многочисленны. В сообществе с этим видом обитали коробковитригонии, питары, лиописты, единичные корбулы и некоторые другие моллюски.

Редкие P. marrotiana Orb. жили в самой верхней части сублиторали позднетуронского Ферганского залива на участках со слабо уплотненным карбонатно-илистым субстратом и ослабленной подвижностью вод вместе с мегатригониями, кардиумами, разнообразными брюхоногими и другими представителями подвижного бентоса. Видимо, малые глубины и слегка пониженная соленость неблагоприятны для этих фоладомий.

Единичные P. elliptica Münst. существовали в позднем кампане на рудистовых лугах с гироплеврами Ферганского залива. Очевидно, умеренная гидродинамика биотопа не способствовала широкому развитию этих моллюсков.

Род Liopistha

Единственный вид лиопист (Liopistha aequivalvis Goldf.) был распространен в акваториях Северо-Востока Средней Азии в туроне, коньяке и позднем кампане, хотя и не образовывал обильных поселений. Этот моллюск обитал на разных горизонтах верхней сублиторали, на грунтах различного состава, при разнообразной гидродинамике и солености, входя в палеоценозы устричников, рудистовых лугов и т. д. Но наиболее благоприятны для него были относительно спокойные участки с рыхлым илистым дном и нормальной или близкой к ней соленостью.

Рудисты. Роды Apricardia, Gyropleura, Caprotina, Caprinula, Orbignya, Eoradiolites, Biradiolites, Lapeirouseia, Ichtyosarcolites

Рудисты — в основном пожизненно прикрепленные моллюски, хотя среди них имелись и формы, свободно лежавшие на дне. По данным В. П. Ренгартена (1950), рудисты обитали на небольшой глубине (10—20 м). Как указывал В. Ф. Пчелинцев (1959, с. 17), «рудистовые поселения отмечают все участки мелководья, расположенные не только вдоль берегов континентов и островов, но и около вершин геоантиклинальных поднятий». Необходимым условием нормальной жизнедеятельности этих моллюсков была уплотненность грунта. Определенные требования они предъявляли и к составу субстрата. На Северо-Востоке Средней Азии остатки их в большинстве приурочены к известнякам, лишь раковины гироплевр наиболее часты в песчанистых известняках. В Закавказье остатки рудистов наблюдаются не только в известняках, но и в вулканогенно-осадочных отложениях (Ренгартен, 1950).

Почти все среднеазиатские представители отряда рудистов обитали в воде нормальной или близкой к ней солености. По-видимому, лишь капротины могли переносить сильное опрес-

нение: они были в числе первых поселенцев позднесеноманского Ферганского залива (Пояркова, 1977б).

Рудисты жили в теплых водах. Палеотермометрические исследования их остатков, проведенные Н. А. Ясамановым (1975), показали следующие значения: 20,0—21,2°С для Таджикского моря и 19,0—19,1°С для Зеравшано-Гиссарского залива.

Большинство прикреплявшихся рудистов, встреченных на Северо-Востоке Средней Азии,— Orbignya, Eoradiolites, часть Biradiolites (B. boldjuanensis Bobk.), Ichtyosarcolites, в меньшей степени Lapeirouseia — образовывали цепочки рифов, окаймлявших Туркестано-Алайскую и Северо-Памирскую области сноса. Остатки рудистов иногда можно видеть в прижизненном положении, зачастую сростками из нескольких экземпляров. Раковины, располагавшиеся по окраинам рифов, нередко ломались прибойными волнами, образуя своеобразные «рудистовые брекчии» (Бобкова, 1974). Такие породы обычны для маастрихта Дарваза, Заалая и южного склона Туркестанского хребта. Очень часто рудистовые известняки содержат примесь красного глинистого материала, образовавшегося во влажном теплом климате при выветривании приподнятых рифов (Попов и др., 1963). Иногда породы сохраняют серую окраску; это, видимо, свидетельствует о том, что другие участки рифов не осушались. Н. Н. Бобкова (1974, с. 123) в качестве одной из важнейших особенностей упомянутых рудистов отмечает, что «раковины многих тысяч особей одного или двух-трех видов образовывали крупные рудистовые банки, подобные коралловым рифам». Не менее существенно, что в палеоценозах подобного типа почти отсутствуют другие группы животных.

Вторая группа прикреплявшихся рудистов — Gyropleura, Caprotina, Caprinula, некоторые Biradiolites (B. coquandi Toucas) — образовывала массовые поселения иного типа — рудистовые луга, по В. Ф. Пчелинцеву (1959). Они возникали тоже на уплотненных грунтах в верхней сублиторали, но на участках с более спокойной гидродинамической обстановкой. Раковины их, как правило, встречаются в прижизненном положении, иногда сростками из нескольких экземпляров (гироплевры). Бо́льшая затишность и связанное с ней развитие донной растительности способствовали тому, что там в изобилии существовали другие группы животных. Для позднесеноманских капротиновых лугов были обычны лимы, модиолусы, архимедеи, морские ежи, среднехвостые раки и др.; для раннесантонских лугов с Gyropleura vakhschensis Bobk.— лимы, аномии, трохактеоны, морские ежи и т. п. Характерно, что на еще более затишных участках рудисты уступали место растительноядным брюхоногим (архимедеям или трохактеонам). Наиболее богатыми были биоценозы позднекампанских гироплевровых и бирадиолитовых лугов со множеством кораллов, морских ежей, брахиопод, пектенид, модиолусов, литофаг, брюхоногих моллюсков и т. д.

Третью группу рудистов составляли формы, свободно лежавшие на дне,— Apricardia, некоторые Biradiolites. Часть из них входила в сообщество рудистовых лугов (B. minor Pojar.), для других (B. heberti Toucas) допускается приуроченность к более глубоким водам (Bergquist, Cobban, 1957), хотя мощная скульптура раковин обитавших с ними брюхоногих скорее указывает на мелководье и сильную гидродинамику в пределах биотопа.

Тригониоидиды (роды Pseudohyria, Plicatotrigonioides, Sainshandia, Neotrigonioides) и унионид (роды Lanceolaria, Cuneopsis)

Представители этих вымерших родов в изобилии встречались в сантоне Ферганского и Приташкентского водоемов. Они обладали толстой, по большей части сильно скульптированной раковиной. Вместе с грубым характером вмещающих пород и беспорядочной ориентировкой раковин это свидетельствует о жизни моллюсков в крупных бассейнах с широкой прибойной зоной (Мартинсон, 1965). Помимо тригониоидид и унионид, эти бассейны населяли также крокодилы и пресноводные мягкие черепахи. Такой состав обитателей указывает на опресненный характер водоемов. Однако часть моллюсков (псевдогирии, сайншандии и ланцеолярии), по-видимому, могла существовать и при более высокой солености, поскольку в раннем кампане они жили в западной части Ферганского залива вместе с барбатиями, хламисами, некоторыми устричными и другими морскими (хотя и эвригалинными) моллюсками.

Таким образом, изученные сообщества двустворок позднемеловых акваторий Северо-Востока Средней Азии состояли из обитателей преимущественно верхней сублиторали. Среди них преобладали формы, прикреплявшиеся к уплотненному субстрату и нуждавшиеся в постоянном притоке свежих вод (фильтраторы). Сообщества рудистовых лугов и рудистовых рифов были характерны для этапов стабилизации морских условий (начало позднего сеномана, ранний сантон, поздний кампан; маастрихт), биоценозы устричных банок — для моментов обмеления бассейна (конец позднего сеномана, отчасти турон) или (в некоторых районах) начальных стадий кампанской трансгрессии. Господство малоподвижных зарывающихся двустворок, обитателей рыхлых грунтов затишных участков, в основном собирателей пленки поверхностного детрита,— отличительная черта этапа относительного углубления бассейна (ранний турон). Сообщества с преобладанием более активных форм бентоса были свойственны коньякскому веку и отчасти позднему турону. Доминировали морские, в основном относительно эвригалинные виды, но в отдельные моменты в Ферганском и Приташкентском заливах существовали только пресноводные двустворки.

ЛИТЕРАТУРА

Беленький Г. А., Миркамалова С. Х. Палеогеография мела и палеогена Приташкентской депрессии. Л.: Недра, 1965. 150 с.

Бобкова Н. Н. Позднемеловые устрицы Таджикской депрессии. — Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., т. 50, 1961. 150 с.

Бобкова Н. Н. Позднемеловые рудисты юго-восточной части Средней Азии. М.: Недра, 1974. 196 с.

Бобкова Н. П., Луппов Н. П. Особенности Среднеазиатской позднемеловой палеозоогеографической провинции.— Стратигр. верхнего палеозоя южных биогеографич. провинций. Междунар. геол. конгресс, XXII сес. докл. сов. геологов. М.: АН СССР, 1964, с. 193—203.

Борнеман Б. А. Меловые отложения Юго-Востока Средней Азии. Ташкент; Уз. ФАН СССР, 1940. 200 с.

Боуэн Р. Палеотемпературный анализ. Л.: Недра, 1969. 207 с.

Буркова-Богословская Г. Н. Позднемеловые двустворки Восточной Туркмении, их стратиграфическое значение и условия обитания: Автореф. канд. дис. Ашхабад, 1967.

Верещагин В. Н. Меловая система Дальнего Востока. Л.: Недра, 1977. 207 с. (Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., т. 242).

Вялов О. С. Схема деления меловых отложений Ферганы. — ДАН СССР, нов сер., 1945, т. 180, № 2, с. 127—131.

Геккер Р. Ф. Положения и инструкция для исследований по палеоэкологии. Москва — Ленинград — Новосибирск, ОНТИ, 1933, 40 с.

Геккер Р. Ф. Палеоэкологический метод на службе детальной стратиграфии и его распространение на отложения больших глубин.— В кн.: Биостратигр., фауна и флора кайнозоя сев.-зап. части Тихоокеанского подвижного пояса. М.: Наука, 1969, с. 134—139.

Геккер Р. Ф. Экология населения древних бассейнов и стратиграфия.— В кн.: Экостратигр. и экол. системы геол. прошлого: Тез. докл. XXII сес. ВПО. Л., 1976, с. 21—22.

Геккер Р. Ф., Осипова А. И., Бельская Т. Н. Ферганский залив палеогенового моря. Т. 2. М.: АН СССР, 1962. 332 с.

Гладенков Ю. Б. Неоген Камчатки (Вопросы биостратиграфии и палеоэкологии). М.: Наука, 1972. 250 с.

Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования. М.: Наука, 1966. 189 с.

Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования (сем. Astartidae). М.: Наука, 1970. 143 с.

Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Мировой океан. Т. 1. М.: Советская наука, 1951.

Иванова И. Н. Двустворчатые моллюски и условия осадконакопления. М.: Наука, 1973.

Казакова В. Е. Стратиграфия и фауна пластинчатожаберных моллюсков среднемиоценовых отложений Ополья (Зап. Украина).— Тр. МГРИ, т. 27, 1952.

Капица А. А. Краткий очерк меловых образований Сахалина.— Материалы совещ. по разраб. униф. стратигр. схем Сахалина, Камчатки, Курильских и Командорских островов. М.: Гостоптехиздат, 1964, с. 49—57.

Коновалов В. П., Миролюбов Ю. Г. Некоторые раннемеловые тригонииды Приморского края.— В кн.: Биостратиграфия фанерозоя юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 85—96.

Коробков И. А. Введение в изучение ископаемых моллюсков. Л.: ЛГУ, 1950. 273 с.

Коробков И. А. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Пластинчатожаберные. Л.: Гостоптехиздат, 1954. 444 с.

Кудрин Л. Н. О палеоэкологических исследованиях отложений нижнего горизонта нижнего тортона юго-западной окраины Русской платформы.— Геол. сб. Львовского геол. о-ва, № 4, 1957.

Мартинсон Г. Г. Биостратиграфия и фауна континентального мела Ферганы.— В кн.: Меловые континентальные отложения Ферганы. М.; Л.: Наука, 1965, с. 101—139.
Мерклин Р. Л. Род Leda как показатель ископаемой среды.— Тр. ПИН АН СССР, т. 20, 1949.
Мерклин Р. Л. Пластинчатожаберные спириалисовых глин, их среда и жизнь.— Тр. ПИН АН СССР, т. 28, 1950.
Найдин Д. П., Тейс Р. В., Чупахин М. С. Определение климатических условий некоторых районов СССР в верхнемеловой период методом изотопной палеотермометрии.— Геохимия, 1956, № 8, с. 23—34.
Невесская Л. А. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. 1965. 391 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 105).
Основы палеонтологии. Моллюски. Панцирные, двустворчатые, лопатоногие. М.: Изд. АН СССР. 1960. 300 с.
Перес Ж. М. Жизнь в океане. Л.: Гидрометеоиздат. 1969.
Попов В. И., Макарова С. Д., Станкевич Ю. В., Филиппов А. А. Руководство по определению осадочных фациальных комплексов и методика фациально-палеогеографического картирования. Л.: Гостоптехиздат, 1963. 710 с.
Пояркова З. Н. Позднемеловые брюхоногие моллюски Северо-Востока Средней Азии.— Палеонтол. ж., 1977а, в. 1, с. 17—31.
Пояркова З. Н. О пространственной протяженности биостратиграфических подразделений низшего ранга (на примере верхнемеловых отложений Северо-Востока Средней Азии).— В кн.: Палеобиогеогр., районирование и биостратиграфия. Новосибирск: Наука, 1977б, с. 131—148.
Пояркова З. Н., Поярков Б. В. Об известняковой гальке меловых конгломератов северо-восточной Ферганы.— Изв. АН Кир. ССР. Сер. ест. и техн. наук, 1961, т. 3, в. 4.
Пояркова З. Н., Поярков Б. В. О реках Туркестано-Алайской меловой суши.— Геол. сб. Львовского геол. о-ва, в. 15, 1976, с. 99—106.
Пчелинцев В. Ф. Основные черты филогении и классификации рудистов.— Тр. ВСЕГЕИ, в. 1, 1950.
Пчелинцев В. Ф. Фауна брюхоногих верхнемеловых отложений Закавказья и Средней Азии. М.; Л.: АН СССР, 1953. 388 с.
Пчелинцев В. Ф. Рудисты мезозоя Горного Крыма. М.; Л.: АН СССР, 1959. 164 с.
Ренгартен В. П. Рудистовые фации меловых отложений Закавказья. 1950. 110 с. (Тр. ГИН АН СССР; В. 130).
Рухин Л. Б. Палеогеография юго-восточной Ферганы в меловом периоде.— Уч. зап. ЛГУ. Сер. геол., 1955, т. 189, в. 6.
Савельев А. А. Нижнемеловые тригонииды Мангышлака и Западной Туркмении. 1959. 516 с. ВНИГРИ; В. 125).
Салин Ю. С. Количественные методы в палеоэкологии и биостратиграфии (на примере неогеновой устькамчатской серии). 1972. 123 с.
Симаков С. Н. Заметка об устричной толще Ферганы.— ДАН СССР, 1950 т. 25, № 3, с. 435—438.
Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Т. 2. Мезозой. Л.: ЛГУ, 1966.
Скарлато О. А. Класс двустворчатые (Bivalvia).— В кн.: Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука, 1976, с. 95—107.
Собецкий В. А. Верхнемеловые Pectinacea среднего Приднестровья, их систематический состав и экологические особенности. Кишинев: Штиинца, 1961. 96 с.
Собецкий В. А. Некоторые вопросы палеобиоценологии позднемеловых морей юга Русской платформы.— В кн.: Среда и жизнь в геол. прошлом (палеобиоцен. и условия осадконакопления). Новосибирск: Наука, 1977, с. 7—23.
Справочник по экологии морских двустворок. М.: Наука, 1966. 351 с.
Степанов Д. Л. Принципы и методы биостратиграфических исследований. 1958. 180 с.

Фроленкова А. Я. Сеноман Юго-Востока Средней Азии (стратиграфия, палеогеография и двустворчатые моллюски): Автореф. канд. дис. Л., 1970.
Ясаманов Н. А. Температурные условия меловых и палеогеновых морей Средней Азии.— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1975, № 12, с. 92—102.
Bergquist H. R., Cobban W. A. Mollusks of Cretaceous.— Treatise on marine ecology and paleoecology. V. 2. Paleoecology. Washington: U. S. Geol. Surv., 1957, p. 871—885.
Lowenstam H. A., Epstein S. Palaeotemperatures of the Postaptian — Cretaceous determined by the oxygen-isotope method.— J. Geol., 1954, v. 62, N 3.