

Р. Ф. ГЕККЕР

**ВВЕДЕНИЕ
В
ПАЛЕОЭКОЛОГИЮ**



ГОСТЕОЛТЕХИЗДАТ

Р. Ф. ГЕККЕР

ВВЕДЕНИЕ В ПАЛЕОЭКОЛОГИЮ



ГОСУДАРСТВЕННОЕ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛИТЕРАТУРЫ ПО ГЕОЛОГИИ И ОХРАНЕ НЕДР
МОСКВА 1957

ПРЕДИСЛОВИЕ

Палеоэкология* является одним из разделов палеонтологии. Она занимается изучением взаимоотношений между миром организмов геологического прошлого и средой их обитания, подобно тому, как экология (неоэкология) ставит перед собой те же задачи по отношению к ныне живущим организмам.

Постановка и разрешение проблем палеоэкологии имеют как большое теоретическое, так и не меньшее практическое значение.

Вопросы палеоэкологии могут решаться только на основании данных нескольких смежных наук, главными из которых являются биологические и геологические, при использовании различных методов, применяемых этими науками, и своих собственных методов.

Для теории биологии и, следовательно, для эволюционного учения, палеоэкология имеет первостепенное значение, так как проблема эволюции органического мира является в значительной мере проблемой экологической — именно палеоэкологической. Основным в разработке проблемы эволюции органических форм является выяснение процесса формообразования под влиянием внешних и внутренних факторов. Познавание внешних факторов, действовавших на организмы геологического прошлого, является одной из задач палеоэкологии.

Изучая с экологическим подходом остатки вымерших организмов и отложения, которые их заключают, мы получаем возможность оценить приспособления организмов к условиям их жизни, проследить развитие (эволюцию) организмов во взаимосвязи с этими условиями и их изменениями во времени и, таким образом, получаем возможность подойти к освещению причин и условий формообразования.

Проблема эволюции органического мира — это наиболее сложная и трудная проблема биологии, в разрешении которой должны участвовать и палеонтологи-палеоэкологи.

Повседневная работа палеонтолога-систематика, столь важная для расчленения и корреляции разрезов осадочных толщ, бу-

* От палео (греч. палайос) — древний; ойкос (греч.) — дом, жилище; логос (греч.) — понятие, учение.

дет также неполноценной без знания общих экологических закономерностей и экологии изучаемых им групп ископаемых организмов. Дело в том, что установление систематической принадлежности организма (рода, вида и т. д.) требует не только знания морфологических особенностей, онто- и филогенеза изучаемых форм, но также и знания функциональной морфологии, экологии и биогеографии.

Систематика ископаемых организмов, устанавливаемая без учета их отношения к окружающей неорганической и органической среде, часто является искусственной, формальной, не отвечающей действительным родственным связям между отдельными формами. По тем же причинам, вследствие пренебрежения экологическими данными, неверными могут оказаться — из-за неправильного построения филогенетических рядов — выводы о ходе эволюционного процесса: в один генетический ряд могут быть поставлены формы не родственные, а лишь существовавшие в сходных условиях и поэтому развивавшиеся конвергентно. Или же, наоборот, искусственно могут быть удалены друг от друга формы на основании каких-либо признаков, которые систематику покажутся важными, — в действительности же эти признаки легко варьировали при изменении условий жизни. Такие ошибки недопустимы, избежать их можно путем выявления приспособительного значения отдельных признаков.

Учет общих сведений по экологии и географии видов необходим также при использовании ископаемых организмов для стратиграфических целей. Имеется немало примеров того, как из-за пренебрежения основными положениями экологии за синхроничные фауны принимались разновозрастные гомофациальные фауны, которые вследствие обитания в близких условиях представлены сходными сообществами и формами, в то время как одновременно фаунам, обитавшим в различных условиях (гетерофациальным фаунам) и поэтому не имевшим общих форм, приписывался разный геологический возраст.

Такие ошибки легко обнаруживаются и устраняются при экологическом подходе к вымершим организмам. Точно так же использование палеоэкологических данных позволяет биостратиграфу давать более дробное, чем без их использования, расчленение осадочных толщ.

Палеоэкологический анализ фаун и флор позволяет рассматривать остатки древних организмов не только как представителей определенных систематических групп или указателей геологического времени, но и как участников создания определенной среды, как показателей (индикаторов) фациальных обстановок и условий, в которых отлагались те или иные осадки. Изучение только одних ископаемых осадков не всегда дает достаточно ясную картину их генезиса. В таких случаях экологический анализ фауны и флоры, заключенной в этих осадках, может пролить свет на условия образования осадочной толщи. Более того, иско-

паемые организмы часто являются более точными показателями среды обитания и среды осадкообразования, чем сами породы. Полученными данными можно пользоваться при выяснении генезиса месторождений полезных ископаемых осадочного происхождения. Генетическая же характеристика месторождений безусловно необходима для направления поисков, разведки и эксплуатации.

Палеоэкологический анализ ископаемых остатков очень важен для детальных палеогеографических, а также палеоклиматических построений.

Он может также оказать существенную помощь при расшифровке тектонической жизни области.

При чтении курсов палеонтологии экологический подход оживляет каменный материал и освещает значение морфологических особенностей окаменелых остатков.

На огромной территории Советского Союза имеются отложения всех геологических времен и фаций, платформы, геосинклинали, предгорные прогибы и межгорные впадины; здесь располагаются целые ископаемые бассейны, моря различных глубин, а также суша различной геологической древности с ее водоемами, находившиеся в различных климатических поясах; часто встречаются мало измененные осадки.

Все это — неисчерпаемый материал для палеоэкологических исследований. Таким образом, перед нами огромное, почти необъятное поле деятельности с интереснейшим материалом и самыми заманчивыми перспективами для выводов.

Отсутствие в мировой литературе сводок по вопросам палеоэкологии* и инструкций для ведения палеоэкологических исследований побудило автора на основании опыта, полученного им при палеоэкологическом изучении фауны и флоры Главного девонского поля Русской платформы, составить «Инструкцию и положения для исследований по палеоэкологии», которая была опубликована в 1933 г. Северо-Западным геолого-разведочным трестом (Ленинград, ОНТИ). В 1954 и 1955 гг. в серии Палеонтологического института АН СССР «Наставления по сбору и изучению ископаемых органических остатков» были опубликованы под названием «Наставление для исследований по палеоэкологии» — два издания переработанной автором инструкции 1933 г.

Предлагаемое вниманию читателя «Введение в палеоэкологию» представляет собой значительно расширенное по сравнению с «Наставлением» руководство. При составлении «Введения»

* В 1940 г. при Отделении геологии и географии Национального исследовательского совета в США был создан Подкомитет по вопросам экологии морских организмов, затем переименованный в Комитет по вопросам морской экологии и ее отношению к палеонтологии и, далее, в Комитет по созданию трактата по морской экологии и палеоэкологии. Начиная с 1946 г. большой коллектив авторов готовит этот труд; по полученным сведениям, том II, «Палеоэкология», только что вышел из печати.

были использованы опыт и данные многолетних палеоэкологических исследований автора и других сотрудников лаборатории палеоэкологии Палеонтологического института Академии наук СССР, накопленные за 25-летний период изучения фаун и флор морей и других водных бассейнов геологического прошлого; были также использованы данные отечественной и иностранной литературы, появившейся за это время.

Как «Инструкция» 1933 г. и «Наставление» 1954 и 1955 гг., так и «Введение в палеоэкологию» предназначены для палеонтологов, геологов и студентов этих специальностей. Оно знакомит с задачами и методами палеоэкологических исследований и намечает программу для работ в области палеоэкологии.

Выражаю надежду, что «Введение в палеоэкологию» окажется полезным при комплексном геологическом изучении территории СССР и при других геологических и палеонтологических исследованиях и будет содействовать улучшению подготовки молодых кадров палеонтологов и геологов. Надеюсь также, что оно познакомит зоологов- и ботаников-экологов с кругом вопросов, стоящих перед палеоэкологами, покажет методы, которыми они работают, и будет способствовать проведению совместных исследований.

По вопросу организации палеоэкологических исследований и за консультацией по обработке собранных материалов желающие могут обращаться к автору работы в лабораторию палеоэкологии Палеонтологического института Академии наук СССР (Москва В-71, Б. Калужская, 33).

1. ИСТОРИЯ, ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ПАЛЕОЭКОЛОГИИ

1. История палеоэкологии

Основоположителем глубокого палеоэкологического анализа ископаемых организмов является В. О. Ковалевский (1842—1883 гг.), давший своими работами, посвященными главным образом третичным наземным млекопитающим, блестящие образцы эволюционного функционального и палеоэкологического изучения ископаемых остатков. Своими трудами Ковалевский наглядно показал, что на место сухой, чисто описательной палеонтологии должна встать палеонтологическая наука, «оживляющая» окаменелые остатки древних организмов, раскрывающая их связь и зависимость от окружающей среды и приспособительное значение их строения, наука об эволюции органического мира, построения на конкретном, глубоко понятом палеонтологическом материале.

Сам Ковалевский еще не обозначал начатое им экологическое направление в палеонтологии каким-нибудь специальным термином. Лишь впоследствии оно получило от его последователей название *этого - палеонтологического** направления (у бельгийского палеонтолога Л. Долло, 1909) и *палеобиологического* направления (у австрийского палеонтолога О. Абеля, 1912). В настоящее время это направление называется *палеоэкологическим* и мы говорим о *палеоэкологии* как о крупном и важном разделе палеонтологии, имеющем такое же право на самостоятельность, какое имеют экология животных и экология растений в рамках зоологии и ботаники. Соответственно среди палеонтологов начали обособляться палеоэкологи, т. е. специалисты, занимающиеся преимущественно вопросами экологии ископаемых организмов.

В. О. Ковалевский был у нас не первым палеонтологом, рассматривавшим вопросы зависимости организмов геологического прошлого от условий их жизни. До Ковалевского, еще в додарвиновский период, мысли о тесной связи юрских морских беспозвоночных с условиями их жизни высказывал в своих трудах

* От *этос* (греч.) привычка, обычай.

профессор Московского университета, зоолог и палеонтолог К. Ф. Рулье (1814—1858 гг.).

После В. О. Ковалевского классические исследования по эволюционной палеонтологии, с анализом экологии ископаемых форм, выполнил Н. И. Андрусов (1861—1924 гг.). Материалом для работ Андрусова послужили моллюски третичного и четвертичного возраста из морских и солоноватоводных бассейнов юга России. Развитие фауны моллюсков, формообразование и появление различных экологических типов Н. И. Андрусов рассматривал в связи с изменениями характера бассейнов. На этой прочной основе была создана детальная стратиграфическая схема неогеновых и четвертичных отложений юга СССР, не утратившая своего значения до настоящего времени. Позже Н. И. Андрусов дал первое палеоэкологическое исследование специфического местонахождения ископаемой фауны — керченских и таманских мшанковых рифов.

По пути Ковалевского и Андрусова пошли немногие русские палеонтологи. Так, А. П. Карпинский (1847—1936 гг.) в своих исследованиях пермских рыб (едестид) и девонских трохилисков использовал все имевшиеся в его распоряжении данные, в том числе сведения об условиях их нахождения и характере заключающих их пород. С начала текущего столетия Н. Н. Яковлев начал публиковать исследования по четырехлучевым кораллам и плеченогим, а впоследствии и по морским лилиям; в этих работах он рассматривал возникновение морфологических особенностей у представителей перечисленных групп палеозойских морских беспозвоночных в связи с условиями их жизни. В исследованиях А. Д. Архангельского (1879—1940 гг.) и М. Э. Ноинского (1875—1932 гг.), ставших классическими, также рассматривается проблема организма и среды.

Работы Карпинского и Яковлева посвящены преимущественно отдельным родам и видам, работы Ковалевского и Андрусова — родственным группам родов и видов, работы Ноинского и Архангельского — целым фаунам. В одних работах рассматриваются образ жизни вымерших организмов, условия жизни и влияние их на создание новых морфологических особенностей (Ковалевский, Яковлев, Андрусов) и на ход эволюционного развития группы (Ковалевский, Андрусов); другие работы лишены такого анализа и их авторы рассматривают в более общем плане условия жизни и судьбы всей фауны в зависимости от существовавших условий жизни и их изменений (Ноинский). Одни исследователи изучали также и горные породы, заключающие окаменелости (Архангельский, Карпинский, Ноинский), другие таких исследований не проводили (Ковалевский, Яковлев). Таким образом, указанные исследования по палеоэкологическим вопросам обладают различным содержанием и известной частичностью в смысле использования тех возможностей, которые палеонтологу-палеоэкологу предоставляет ископаемый материал.

Необходимо также указать, что в большинстве этих работ основное внимание уделялось морфо-функциональному анализу остатков ископаемых форм и недостаточно еще изучались биотическая среда (комплексы форм) и физические условия обитания, знание которых необходимо для глубокого понимания органического мира прошлого. Для восстановления условий обитания требуются детальные и соответственно направленные литологические исследования, а также использование других, разнообразных геологических данных; в названных работах, за исключением работ Архангельского и Ноинского, этого еще не было.

Проведение широко поставленных палеоэкологических исследований в СССР стало возможным после организации А. А. Борисяком (1872—1944 гг.) в 1930 г. Палеозоологического, впоследствии Палеонтологического, института Академии наук СССР. В институте была создана лаборатория палеоэкологии, которая поставила перед собою следующие задачи: проведение палеоэкологических исследований различного содержания и различного масштаба (преимущественно крупных) и разработку методики таких исследований.

2. Палеоэкология и вопросы биологии

Первоочередными задачами палеоэколога являются:

1) выяснение образа жизни вымерших животных и растений для более полного и глубокого понимания самих организмов и определения того влияния, которое они могли оказывать на других животных, растения или на неорганическую среду, и

2) восстановление условий жизни тех или иных форм или целых сообществ геологического прошлого, определявших возможность существования и развития живших когда-то организмов и сообществ.

Образ жизни (способы питания, передвижения, нападения, защиты; особенности размножения; забота о потомстве; сезонные и другие явления) и условия жизни, связанные с абиотической средой (характер дна для донных организмов, соленость воды, температура, степень подвижности воды, газовый режим и т. д.) и со средой биотической (пища, конкуренты, враги, паразиты, мирные сожители и др.) являются исходными моментами для понимания взаимоотношений между организмами и между ними и неорганическими факторами среды обитания. Материалом для работ, направленных на разрешение этих вопросов для геологического прошлого, являются окаменелые остатки организмов, заключающие их горные породы, запечатлевшие особенности среды обитания организмов, а также зафиксированное в геологическом разрезе распределение тех и других в толще земной коры.

Образ жизни и условия обитания организмов взаимосвязаны. При палеоэкологических исследованиях необходимо добиваться ответа на оба эти вопроса.

Судить об образе жизни вымерших организмов позволяет анализ их строения, отражающего их деятельность; познание бывшей среды обитания при этом лишь дополняет выводы такого функционально-морфологического анализа. Условия обитания вымерших организмов также выясняются по их строению, однако в недостаточной степени. Для проникновения в детали условий жизни древних организмов необходимо проводить анализ среды их обитания по вещественным (каменным) документам и косвенным признакам, которые она нам оставила. Приведем пример. Присутствие у раковин пластинчатожаберных моллюсков зияния на переднем и заднем концах и наличие десмодонтного замка свидетельствуют о том, что эти моллюски относятся к зарывающимся формам. Этот вывод иногда удается подкрепить непосредственными находками раковин в прижизненном вертикальном положении. Однако сделать более полный вывод относительно условий обитания этих моллюсков — характера грунта, глубины, солености и газового режима вод, биотических факторов и т. п. позволяет только изучение состава пород, заключающих раковины, текстурных особенностей и поверхностей напластования слоев, смены пород в разрезе в горизонтальном и вертикальном направлениях, а также изучение комплекса сопровождающих форм и их смены в пространстве и во времени.

Палеонтологам предстоит огромная работа по выяснению экологии ископаемых организмов, которым пока что были даны только описания и названия (таких ископаемых организмов большинство!), а также по выяснению приспособительного и функционального значения особенностей морфологии (морфо-экологический, морфо-функциональный анализ).

При экологическом подходе к ископаемым организмам должна в полной мере учитываться зависимость морфологии ископаемых животных и растений геологического прошлого от условий их обитания и от изменений этих условий. Отсюда иную, более правильную, оценку получают те или другие морфологические особенности ископаемых форм и иными станут критерии, которые должны быть положены в основу выделения различных систематических категорий — родов, видов, подвидов, разновидностей. Станет также понятной недопустимость выделения видов на основании различия в размерах — очень крупных или, наоборот, мелких экземпляров — или на основании случайных отклонений от нормы, вызванных особенностями жизни (раковины, искривленные вследствие густоты поселений, вследствие прирастания и т. д.).

Кроме того, при экологическом подходе к ископаемым остаткам организмов палеонтолог не заканчивает свою работу на простом распределении изучаемого материала между уже известными и новыми видами (или другими систематическими категориями), как это делается в большинстве палеонтологических работ, а стремится выяснить процесс формообразования, понять возник-

новение отдельных родов, видов и более мелких систематических единиц.

Помимо вопросов, касающихся образа и условий жизни, а также фациальной приуроченности отдельных форм, групп родственных форм, биоценозов и т. д., перед палеоэкологом должны стоять и другие палеоэкологические или более общие палеонтологические вопросы, которые также требуют для своего освещения участия палеоэколога:

а) конкретные взаимоотношения между отдельными организмами и формы их сожительства;

б) границы площадного распространения отдельных форм (определение ареала обитания);

в) густота или разреженность поселений и возможность перенаселения определенных участков;

г) борьба за существование, естественный отбор и его творческая роль;

д) изменчивость форм и ее зависимость от внешней среды;

е) элиминация (выпадение) одних форм при пагубном влиянии на них изменений среды и выживание и изменение других форм;

ж) зависимость формообразования от внешней среды и ее изменений;

з) темпы видообразования и их отношение к темпам изменения среды;

и) направленность формообразования в отдельных генетических ветвях и изменения в направлении эволюции в них в связи с изменениями условий жизни;

к) конвергенции в строении организмов, обитавших в сходных экологических условиях, и коррелятивные изменения в их строении;

л) миграции организмов, их причины, темпы и последствия и т. п.

Разработка перечисленных вопросов приведет исследователя к установлению различных частных и общих экологических закономерностей развития органического мира.

В настоящее время хорошо известны факты смены фаун и флор, отдельных систематических групп и форм ископаемых животных и растений в геологическом времени. Однако такая смена во времени или выявленная эволюция обычно увязываются с эволюцией среды жизни (абиотической и биотической) только в самых общих чертах. Разработка этих вопросов может быть значительно углублена и расширена, если организм будет постоянно рассматриваться в единстве с другими организмами и с абиотической средой.

Такие исследования не только покажут смену во времени и эволюцию отдельных систематических групп организмов — они вскроют также эволюцию биоценозов, то есть смену

в геологическом времени связанных между собою форм, обитавших при сходных условиях, при постепенной замене форм, принадлежавших древним, низкоорганизованным группам, формами более высокоорганизованных групп. Будет прослежена смена отдельных «викарирующих во времени» классов, родов и видов, принадлежащих различным систематическим группам, но приспособленных к сходным условиям жизни и вследствие этого представлявших одинаковые «жизненные формы», обладавшие конвергентными признаками (см. стр. 15). Будет также выяснено возникновение различных приспособлений внутри отдельных групп ископаемых организмов и у отдельных их представителей и будут прослежены изменения этих приспособлений в процессе геологической истории.

Эти вопросы относятся к процессу развития экологических отношений между организмами, с одной стороны, и между ними и абиотической средой — с другой. Этот процесс получил название **экогенеза** (Л. Ш. Давиташвили, 1947 и 1948).

3. Общие методы исследований

Палеоэкологический анализ, помимо морфо-функционального анализа сохранившихся остатков ископаемых форм, вообще может идти по трем основным направлениям:

а) в виде сравнительного анализа отдельных форм, систематических групп организмов и биоценозов различных, но одновременных ископаемых фаций;

б) в виде сравнительного анализа отдельных форм, групп организмов и биоценозов одних и тех же или близких, но разновременных фаций;

в) в виде сравнительного анализа экологии какой-нибудь группы (возможно также и биоценоза и отдельной формы) при изменении условий ее жизни в ходе геологического времени.

Из сказанного вытекает, что для проведения сравнительного анализа необходимо привлекать биоценозы и формы, различные по времени, а также по условиям их жизни, так как изучения палеонтологического материала из одного какого-нибудь местонахождения, места или слоя недостаточно.

Особенно плодотворен в работе палеоэколога метод возможно более широко поставленного сравнительного анализа фаун, флор, биоценозов, танатоценозов и заключающих их осадков и толщ. Сравнение следует вести включая современную эпоху.

Различные группы форм и различные биоценозы требуют для своего освещения различного сравнительного материала. Чем этого материала будет больше, например, чем больше будет число сравниваемых разрезов отложений какого-нибудь ископаемого бассейна, откуда происходят изучаемые фауна и флора, тем определеннее и интереснее будут выводы.

Так, например, во время проведения палеоэкологических исследований в Фергане было детально изучено около 50 разрезов палеогена по всей периферии Ферганской депрессии, причем изучались фауна и литология всех ярусов (Геккер, Осипова и Бельская, 1952). Такая постановка работы дала огромный сравнительный материал, который позволил сделать много прочно обоснованных выводов относительно условий обитания организмов в Ферганском заливе палеогенового моря, сильно менявшихся в разных частях залива и определявших развитие фауны и флоры. Эти выводы нельзя было бы сделать при изучении немногих разрезов палеогена и тем более при изучении какой-нибудь одной части Ферганской депрессии или только тех ярусов и горизонтов, которые наиболее богаты фауной.

Основным методом работы эколога (неоэколога), изучающего современный мир организмов, являются наблюдения над организмами в природной обстановке. Помимо этого, неоэколог имеет возможность экспериментировать. Палеоэколог лишен такой возможности. Однако геологическая история органического мира может рассматриваться как непрерывная серия естественных «экспериментов», которые природа ставила над обитателями древних морей и суши, заставляя их мигрировать вместе с перемещавшимися фациями, приспосабливаться к новым условиям, изменяться или погибать. Эти природные «эксперименты» несравнимо более грандиозны, чем эксперименты, которые может поставить человек. Мы можем выявить условия, при которых происходили подобные «эксперименты», и тем самым приблизиться к пониманию причин изменений, происходивших в растительном и животном мире.

Таким образом, методы работы палеоэколога в этом отношении противоположны методам неоэколога. Неоэколог создает в эксперименте определенные условия для получения результатов, которые ему заранее неизвестны, палеоэколог же восстанавливает условия и причины по сохранившимся в ископаемом состоянии последствиям, — результатам «экспериментов» природы*.

4. Актуалистические методы

Разрешению вопросов палеоэкологии очень способствует актуалистический метод исследований.

Большая значимость этого метода для палеонтологии, притом не только в его прежнем, более узком использовании, когда ныне

* Хотя эксперимент, в его обычном понимании, для палеоэколога не существует, последний все же имеет некоторую возможность экспериментировать со скелетными остатками ископаемых организмов.

Известно из литературы несколько таких примеров. Эксперименты были поставлены для установления прижизненной ориентировки чашечки девонского коралла *Calceola* относительно направления течения (Richter, 1929), для выяснения прижизненной ориентировки ископаемых устриц с массивной выпуклой раковиной, а также посмертной ориентировки выпукло-вогнутых створок раковин устриц.

живущие организмы привлекались ради лучшего понимания их ископаемых родичей, было должным образом оценено Р. Рихтером (1928). Он выделил особое направление в палеонтологии - актуопалеонтологию, содержанием которой является познание условий образования в настоящее время «документов», с которыми палеонтолог может встретиться в геологическом прошлом. Первым целеустремленным мероприятием в области актуопалеонтологии было учреждение специальной морской станции, на которой начали проводить очень тщательные планомерные наблюдения жизни и, в особенности, наблюдения закономерностей захоронения органических остатков на литорали и в мелководной полосе Северного моря; одновременно здесь были поставлены наблюдения над условиями образования морских осадков, что могло пролить свет на условия образования таких же осадков в геологическом прошлом (актуогеологические исследования, по Р. Рихтеру).

Наши возможности в этом отношении значительно больше, однако советскими палеонтологами они почти совершенно не используются. Территория СССР граничит с 11 морями. На побережьях некоторых из них мы имеем морские биологические станции: Мурманскую на берегу Баренцова моря, Севастопольскую и Карадагскую на Черном море, существуют также Байкальская и другие биологические станции с целой флотилией исследовательских судов, в том числе с судном «Витязь», оборудованным для океанологических исследований по последнему слову техники. Советским палеонтологам необходимо знакомиться на этих станциях и во время рейсов судов с жизнью в современных бассейнах и собирать сравнительный материал для палеоэкологических исследований.

Изучение живущих ныне животных и растений в экологическом разрезе должно сочетаться с тщательным изучением субстрата, на котором они обитают, других факторов среды, а также с исследованием процессов разрушения остатков организмов и особенностей их захоронения.

При проведении палеоэкологом подобных работ выиграет не только разрабатываемая ими область знаний, но обогатится наблюдениями и обобщениями также наука о ныне живущих организмах. Дело в том, что палеонтолога интересует очень многое; например, его интересуют следы, оставляемые животными на морском дне, их экскременты и т. п., на которые зоологи, работая с живыми организмами, обращают недостаточно внимания.

Однако при работе актуалистическим методом недопустимо непосредственное перенесение результатов наблюдений над современными организмами на родственные им вымершие формы, так как условия обитания тех и других могли быть в чем-то различны; то же необходимо сказать об образе их жизни. Полутно необходимо отметить, что экология современных организмов изучена пока неполно, а накопленные данные часто оказываются не-

сведенными. Вследствие этого палеоэкологу, желающему использовать сведения об экологии ныне живущих форм, приходится предварительно обобщать данные, разбросанные в литературе.

Знакомясь с литературой по ныне живущим формам, а также проводя над ними наблюдения, палеоэколог может сделать вклад в неозеологию по вопросам возникновения приспособлений и другим вопросам, используя свои знания по вымершим организмам.

Большое значение для палеоэколога имеет также знакомство с данными биогеографии (зоогеографии и фитогеографии). Соответствующие разделы в области палеонтологии разработаны еще очень мало, однако они очень важны и ждут своих исследователей.

Чем древнее организмы, с которыми имеет дело палеонтолог, тем труднее ему пользоваться данными о ныне живущих организмах для выяснения экологии ископаемых. Если использование ныне живущих форм вполне возможно при изучении фауны и флоры кайнозоя и еще допустимо для части групп организмов мезозоя, то актуалистический метод мало применим при изучении животных и растений палеозоя. Однако здесь на помощь палеоэкологу приходит явление «викарианта во времени». Оно должно направить его поиски не на родственные формы, а на формы, построенные аналогично, конвергентно вследствие обитания в сходных условиях и сходного образа жизни. Этот плодотворный метод работы используется еще в очень малой степени. Мы можем сравнивать, например, нижнекарбоновых крупных продуктид из рода *Gigantoproductus* с мезозойскими и кайнозойскими устрицами. И те и другие вели неподвижный образ жизни на дне моря в полосе мелкой, подвижной воды; они образовывали здесь банки и обладали очень сходными по своей форме крупными раковинами, которые имели вид сосуда, состоящего из чашки с крышкой. Другой представитель продуктид — верхнедевонский род *Irboskites*, прираставший к скалистому дну, галькам или раковинам других беспозвоночных в условиях сильно подвижной воды, — обнаруживает в форме раковины конвергентные черты с усонгим рачком *Balanus* современных и более древних морей, который обитает и обитал в аналогичных условиях.

Экологические особенности некоторых ископаемых форм, не имеющих родственных форм или ярких аналогий среди современных, поддаются выявлению с большим трудом; в таких случаях особое значение приобретает морфо-функциональный анализ их скелетных остатков. Следует также обращаться и к другим компонентам изучаемого палеобиоценоза, легче поддающимся палеоэкологическому анализу; они помогут выявить палеоэкологические особенности трудных форм, так как на тех и других может лежать одна и та же «печать среды» (см. стр. 21).

5. Понятия и термины

Среда жизни складывается из абиотических (неорганических: физических и химических) и биотических (биологических, органических) факторов (компонентов). Факторы геологического прошлого дошли до нас лишь частично. Используя эти отрывочные и неполные свидетельства неорганической и органической жизни прошлого, нам необходимо воссоздать ее возможно более полно. Факторы обеих категорий теснейшим образом связаны между собою, представляя части одного целого — среды и жизни. Вследствие этого изучение одних факторов помогает понять другие: факторы абиотические не могут быть до конца поняты без изучения факторов биотических и наоборот.

К биотическим компонентам среды обитания относятся организмы при их жизни, с их влиянием на окружающую среду, как органическую, так и неорганическую.

Абиотическими компонентами среды обитания являются как факторы, обуславливающие и составляющие физический и химический режим данного местообитания (осадок на дне моря, соленость и температура воды и т. д.), так и твердые образования мертвых организмов (раковины, кости, зубы и т. п.), входящие в состав осадка. К особой группе могут быть отнесены выделения организмов (например, копролиты) и продукты разложения их мягких тканей.

По способности организмов относиться к тем или иным факторам и к различному количественному выражению их они обозначаются терминами с приставками олиго-, мезо- и поли-, обозначающими способность организмов переносить малое, среднее или большое количество данного фактора (например, олиго-, мезо-, и полигалинные животные).

Необходимо также выяснять максимум и минимум каждого фактора, при котором организм может еще существовать. У одних организмов диапазон между максимумом и минимумом для данного фактора широк, а у других он узок. Поэтому различаются эврибионтные организмы, приспособленные к большому колебанию величины данного фактора, и стенобионтные, приспособленные к незначительному колебанию величины данного фактора.

Соответственно применяется следующая терминология:

ф а к т о р

о р г а н и з м

биотоп (место жительства)
глубина
соленость
температура

эвритопный, стенотопный
эврибатный, стенобатный
эвригалинный, стеногалинный
эвритермный, стенотермный.

Употребляется также терминология, обозначающая «любовь» или «боязнь» организма по отношению к данному фактору: говорят, например, о галофильных и галофобных организмах.

Таким образом, при восстановлении условий жизни отдельных форм, групп организмов и биоценозов палеоэкологу необходимо выяснить не только те условия, в которых они обычно встречались, но также условия, в которых они встречались в небольшом количестве или в угнетенном состоянии, а также пределы, вне которых их жизнь была невозможна. Другими словами, необходимо стремиться к полному «оконтуриванию» отношений изучаемых объектов к факторам обитания. Для этих целей, изучая какую-нибудь толщу осадков, необходимо исследовать не только те пласты, в которых встречаются интересующие нас формы, комплексы форм и биоценозы, но также чередующиеся с ними пласты и разрезы, не содержащие их остатков, но охарактеризованные другими формами или биоценозами, или же совершенно немые. В результате такого сравнительного изучения мы можем выявить наиболее и наименее благоприятные условия для существования отдельных форм и комплексов форм, а также условия, непригодные для их жизни.

Так как существование организмов в определенных условиях зависело от целого ряда различных факторов (солености, температуры, глубины, характера грунта и др.), необходимо стремиться к установлению в отдельности каждого фактора, с его количественной характеристикой, влиявшего на данную форму и ее распространение.

Палеоэкологическому анализу может и должен быть подвергнут весь мир ископаемых организмов любого геологического возраста — организмов, обитавших в любых условиях и осуществивших любой образ жизни. При этом необходимо давать себе отчет в том, что существует значительная разница в возможностях экологического анализа обитателей суши и обитателей водных бассейнов, позвоночных и беспозвоночных, форм подвижных и форм сидячих.

Отметим различия, которые представляют для палеоэкологических исследований, с одной стороны, морские беспозвоночные и их остатки и, с другой, — наземные позвоночные и их остатки.

Морские беспозвоночные

Многие мало подвижны или сидячие.

Обычно хорошая сохранность скелетных остатков.

Характерны массовые находжения остатков и их широкое распространение.

Наземные позвоночные

Подвижные.

Остатки обычно фрагментарны.

Остатки редки или образуют узколокализованные скопления.

Место захоронения с местом обитания часто совпадает; преобладают ископаемые биоценозы.

Более или менее простой, обычно наружный скелет, панцирь или раковина часто не дают достаточного представления об организации животного и, следовательно, об условиях и образе его жизни.

Место захоронения с местом обитания часто не совпадают; преобладают танатоценозы.

Сложный внутренний костный скелет хорошо отражает организацию животного и позволяет достаточно хорошо судить об образе, а также и об условиях его жизни.

Указанные особенности обусловили различные исследовательские пути, которыми пошли, например, с одной стороны, В. О. Ковалевский, изучавший третичных копытных и, с другой, — Н. И. Андрусов, изучавший третичные морские моллюсковые фауны. Эти особенности отражаются также на содержании и направлении исследований в наше время, хотя сейчас благодаря разработке новых, вспомогательных отраслей знаний и методов работы (тафономия с биостратомией, комплексный палеоэколого-литологический анализ) различие в прежних подходах при изучении наземных позвоночных и водных беспозвоночных в некоторой степени сглаживается.

Таким образом, палеоэкологу при его работе необходимо различать место обитания организма и место его захоронения; в некоторых случаях приходится еще различать место смерти организма. Эти места могут совпадать, но очень часто они различны. Пласт, заключающий органические остатки, во всяком случае является местом и средой их захоронения, но необходимо еще доказать, образовался ли он там, где организмы жили, или же на месте их смерти.

Места жизни, смерти и захоронения особенно важно уметь различать при изучении наземных позвоночных, остатки которых, как показывают исследования, чаще всего находятся в отложениях дельт, куда реками были снесены трупы. В качестве местонахождения, связанного с подводною частью дельты реки, рассматривается сейчас известное местонахождение северодвинской фауны пресмыкающихся и земноводных позднепермского возраста. Здесь были захоронены трупы животных, вынесенные рекою, при этом эти животные могли погибнуть также не на месте их жизни, а в водных потоках во время половодья. Более сложным по своему происхождению является, например, состав фауны верхнеюрского золенгофенского местонахождения в Германии. В тонкозернистых известковых илах Золенгофенской морской лагуны погибали и захоронялись многие морские животные, заплывавшие в лагуну из открытого моря во время прилива, а также разнообразные наземные животные, заходившие, залетающие или

выносившиеся в лагуну с суши реками и ветрами. Из форм, обнаруженных в золенгофенских сланцах, обитателями самой лагуны были только два вида насекомых (палочник, живший на поверхности воды, и водяной клоп).

В связи с необходимостью изучения особенностей захоронения ископаемых остатков, в 30-х годах XX в. возник новый раздел знаний, названный биостратомией* (И. Вейгельт, 1927). Задачей биостратомии является выяснение закономерностей пространственного расположения остатков организмов в слое и по отношению друг к другу. Вопросы биостратомии морских фаун рассматриваются во многих работах советских ученых (Геккер, Иванова, Мерклин, Макридин, Вассоевич и др.).

Выяснение условий и особенностей захоронения остатков ископаемых организмов особенно важно для палеонтологов, изучающих остатки наземных животных и растений, так как обычно они захороняются не на местах их обитания. Эти вопросы начали разрабатываться для наземных позвоночных И. А. Ефремовым. Им было введено новое название — тафономия — для раздела знаний о закономерностях захоронения и образования местонахождений остатков ископаемых животных и растений.

Тафономия чрезвычайно важна для палеоэколога, в то же самое время тафономия не представляет части палеоэкологии; предметом тафономии являются мертвые организмы и вопросы их захоронения, в то время как палеоэкология рассматривает древние организмы в их жизненных отношениях. Биостратомия представляет часть тафономии.

Палеоэкологу необходимо знать, какие организмы, встречаемые в пласте, были уже мертвы, т. е. являлись принадлежностью осадка, когда другая часть организмов, впоследствии также захороненная, была еще живой и составляла биоценоз данного участка. Необходимо также распознать, имеем ли мы дело с остатками прижизненного сообщества организмов, т. е. с ископаемым биоценозом, или палеобиоценозом**, или же со скопле-

* От стратос (греч.) — слой.

Под биостратомическими закономерностями мы понимаем сейчас только посмертные особенности расположения остатков организмов, отличные от прижизненных; последние закономерности мы называем палеоэкологическими.

** Некоторые авторы предлагают термин «палеоценоз» (Мерклин, 1950) вместо термина «палеобиоценоз», желая им подчеркнуть, что вследствие неполноты геологической летописи палеонтолог не может восстановить и понять ископаемый биоценоз с той полнотой, с которой это удается сделать зоологу и ботанику для современных биоценозов. На наш взгляд эта осторожность при создании термина для обозначения ископаемого биоценоза излишня, так как общеизвестно, что возможности палеонтологов в воссоздании и понимании жизни прошлого более ограничены, чем возможности зоологов и ботаников, изучающих мир ныне живущих организмов. Ведь мы пишем «палеозоология» или «палеоботаника», «палеоэкология», «палеопатология» и т. д., а не как-нибудь иначе.

нием остатков организмов, только совместно погребенных, т. е. с ископаемым танатоценозом, или палеотанатоценозом.

Что такое биоценоз, показывают определения, данные советскими экологами (Зернов, 1913 и 1949, Гурьянова, Закс и Ушаков, 1930, Кашкаров, 1945 и Воробьев, 1949).

Биоценоз* — это население ограниченного участка среды жизни, сформировавшееся за более или менее длительный отрезок времени под влиянием биотических и абиотических факторов среды, вследствие чего выработались определенные взаимоотношения, структура и количественные соотношения между отдельными членами этого населения. Биоценозы не остаются неизменными, так как большие или меньшие изменения внешней среды оказывают на них свое воздействие.

Биотопом называется ограниченный участок среды жизни, характеризующийся определенными физическими и химическими особенностями, обуславливающими возможность существования на этом участке определенного биоценоза.

В связи с колебаниями факторов среды, характеризующих биотоп, биоценоз может быть подразделен на ассоциации и видов, занимающие различные части биотопа и характеризующиеся различным количественным соотношением видов. По Мерклину (1950), виды могут быть преобладающими (количество особей вида превышает 50% всех прочих), характерными (количество особей вида превышает 25%), сопутствующими (количество особей вида превышает 10%) и случайными (менее 10% или единичные экземпляры). Так, например, на дне тарханского моря в районе современного Керченского полуострова обитал биоценоз, который можно назвать биоценозом *Cardium—Lima—Aloidis*.

В этом биоценозе можно выделить ассоциацию *Cardium liverovskayae* Merkl. — *Lima skeliensis* Merkl. — *Musculus conditus* Mayer, обитающую на глинистом дне с примесью алевролита. Вид *Cardium* был здесь преобладающей формой, виды *Lima* и *Musculus* — характерными; кроме того, из этого биоценоза определены 7 сопутствующих и 11 случайных форм пластинчатожаберных моллюсков, а также сопутствующие и случайные брюхоногие моллюски, птероподы, офиуры, крабы, остракоды, кольчатые черви, мшанки и фораминиферы. На соседних участках дна существовали несколько иные условия среды. Здесь отлагался песчанистый алевролит с большим количеством раковинного детрита и здесь жила другая ассоциация того же самого биоценоза, а именно ассоциация *Aloidis gibba* Ol. — *Abra parabilis* Zhizh. var. *attalica* Merkl. — *Cuspidaria cuspidata* Ol. — *Cultellus papyraceus* Reuss var. *scaphoideus* Zhizh.

* От койнос (греч.) — общий.

Понятие биоценоза было определено и термин был предложен немецким зоологом Мёбиусом в 1877 г.

Первый из названных видов преобладал, а остальные формы были для этой ассоциации характерны; в эту же ассоциацию входили сопутствующие и случайные формы пластинчатожаберных моллюсков, к которым принадлежали вышеупомянутые виды *Cardium*, *Lima*, *Musculus* и другие, сопутствующие и случайные виды брюхоногих моллюсков и других беспозвоночных.

Пища различных организмов, обитающих, например, на каком-нибудь участке морского дна, различна. Поэтому они ведут разный образ жизни: одни зарываются, другие прикрепляются, третьи свободно лежат, четвертые передвигаются и т. д. Соответственно различны у них способы добывания пищи, особенности размножения, приспособления к защите от врагов или от губительного влияния абиотических факторов и т. д. Вследствие этого население единого биоценоза может быть представлено весьма различными адаптивными (приспособительными) типами, или жизненными формами, которые, как принято говорить, занимают различные экологические ниши в пределах одного и того же биотопа. Однако особенности данного биотопа (подвижность воды, глубина, характер осадка и др.) обыкновенно накладывают также и общий отпечаток («печать среды») на членов единого биоценоза. Так, например, на тонкозернистых грунтах в условиях слабо подвижной воды раковины моллюсков тонки и более легки, в отличие от более толстостенных и крупных раковин моллюсков, живущих и живших в условиях более мелководных, на более грубозернистых осадках в полосе сильно подвижных вод. Другие примеры: все классы иглокожих — морские ежи, морские лилии, морские звезды, офиуры и голотурии, — обитатели вязкого дна больших глубин современного океана обладают очень слабо развитым известковым скелетом; многие представители глубоководной фауны, относящиеся к самым различными типам животных, обладают способностью свечения.

Таким образом, члены биоценоза несут на себе общие черты не вследствие родства, а вследствие приспособления к общим для них жизненным условиям.

Необходимо стремиться установить, имеем ли мы дело с ископаемым биоценозом в чистом виде, т. е. без примеси членов другого биоценоза или других биоценозов. В случае, если присутствует смесь форм, следует выяснить, члены скольких биоценозов входят в изучаемое ископаемое скопление форм; далее, палеоэкологу необходимо установить, захоронены ли все встреченные остатки организмов вне биотопов этих биоценозов или в пределах места обитания одного из них и т. д. Такой анализ скоплений ископаемых остатков совершенно необходим, так как без него легко принять за совместно обитавшие организмы такие, которые были только совместно захоронены.

Не всегда легко выяснить, принадлежали ли встреченные совместно остатки организмов членам единого ископаемого био-

ценоза. В случае неясности рекомендуется употреблять более общий термин «комплекс форм».

Понятие и термин танатоценоз* были введены немецким гидробиологом Э. Васмундом в 1926 г. для того, чтобы отличить от биоценозов, т. е. от сообществ живых организмов, скопления мертвых организмов, подчиняющихся другим закономерностям, чем биоценозы.

Первоначально термином танатоценоз палеонтологи обозначали любые скопления остатков ископаемых организмов, не образовывавших при жизни единого биоценоза. Однако впоследствии объем понятия танатоценоз некоторыми исследователями был сужен: им стали обозначать только скопления мертвых организмов, до их захоронения («сообщества мертвых»). Еще более сузили понятие танатоценоза ученые, которые рекомендовали обозначать этим термином только скопления остатков организмов, погибших одновременно и от какой-нибудь общей причины. Вместе с тем немецким палеонтологом В. Квенштедтом был введен в 1927 г. термин тафогеноз («сообщество погребения**) для обозначения захоронения организмов или их остатков, еще не подвергшихся литификации.

В целях дифференциации и обозначения различных «сообществ*** были введены также и другие понятия и термины (некроценоз, липтоценоз, ориктоценоз и др.). Они показывают, что их авторы стремились разграничить: 1) сообщества современные и ископаемые; 2) сообщества различного происхождения: а) по топографическому признаку (с одного или различных мест жизни), б) по причинам гибели (одной или разным), в) по времени образования скоплений (одному или разному); 3) то, что погибло, от того, что из погибших организмов было захоронено; 4) то, что было захоронено, от того, что дошло до нас в окаменелом состоянии, и т. д.

Обилие введенных за последнее время в науку новых понятий и терминов показывает ее быстрый рост; о том же свидетельствует наблюдаемая несогласованность в применении одних и тех же терминов разными исследователями. Поэтому одной из ближайших задач должно явиться уточнение отдельных понятий и точное определение значения каждого термина. При этом необходимо иметь в виду, что успех в работе палеоэколога во многом будет зависеть от максимально дифференцированного подхода к каждому явлению. Однако создание большого числа новых терминов (в особенности из мало кому знакомых греческих и латинских слов) недопустимо. Выходом из положения

* От танатос (греч.) — смерть.

** От тафэ (греч.) — могила.

*** Здесь словом «сообщество» обозначаются различные группировки исключительно мертвых организмов или смешанные группировки из остатков мертвых организмов и отпавших частей живых организмов.

является употребление обозначений, составляемых из нескольких общеупотребительных слов, желательно русских.

Для того, чтобы палеонтолог мог возможно более полно разобраться в вопросах жизни вымерших организмов, он должен также вникать в вопросы причин и условий их гибели.

Помимо старости и болезней, гибель могла наступить от самых различных внешних причин, как-то: от нападения других животных; вследствие появления паразитов, обрастания другими животными или растениями, от недостатка кислорода; при попадании в вязкие среды (в ил, нефть, смолу, трясину и др.), при падении уровня и высыхании водоемов или, наоборот, во время наводнений и т. д. В некоторых случаях удастся наблюдать (например, в янтаре) признаки предсмертной борьбы животных.

Во многих случаях могут быть найдены доказательства той или иной причины смерти. Их необходимо выяснять и описывать. Палеоэколог должен быть также знаком с процессами, происходящими в различных условиях с трупами животных и остатками растений (область некрологии) вплоть до стадии окаменения органических остатков.

Иногда ископаемые остатки несут на себе признаки разложения трупов. Примерами могут служить: приподнимание занесенных илом раковин аммонитов газами разложения, получившимися при гниении мягких частей; вздутые и лопнувшие чешуйчатые покровы ганондных рыб (на окаменелых остатках рыб удается наблюдать отдельные стадии разложения и разрушения их трупов и скелетов).

Вопросы окаменения (фоссилизации) представляют для палеоэкологов также весьма важный раздел знаний (см. Deescke, 1923). Твердые скелетные образования и твердые защитные выделения ископаемых организмов (например, трубки червей) подвергаются во время их жизни, при захоронении и после него воздействию химических, механических и биологических агентов.

Кислород и углекислота как химические агенты приводят к растворению; вода и ветер, являясь механическими агентами, разрушают твердые скелетные образования путем их перекачивания, причем остатки шлифуются или разламываются, гибкие тела при механическом воздействии на них изгибаются (табл. II, фиг. 2). Помимо этого, происходят разъединение и механический отбор скелетных образований по величине, весу и форме; происходит также закономерная ориентировка выпукло-вогнутых раковин в наиболее устойчивом положении — выпуклостью вверх (табл. I, фиг. 3 и 4), а раковин и других остатков удлиненной формы — параллельно (табл. II, фиг. 1 и 3).

К биологическим агентам, воздействующим на твердые скелетные образования, относятся сверлящие микро- и макроорга-

низмы, которые механически сверлят или химическим путем протравливают раковины, как, например, сверлящие водоросли и моллюски (табл. III, фиг. 1, 4 и 5), сверлящие черви (табл. III, фиг. 2 и 3) и губки (табл. III, фиг. 6). Сюда же относятся различные животные, раскусывающие или дробящие раковины и панцыри для того, чтобы добраться до тела жертвы; хищники, обгладывающие и дробящие кости и т. п.

6. Палеоэкология и вопросы геологии

Многие факторы среды жизни древней фауны, как-то: глубина, температура и подвижность воды в каком-нибудь бассейне, легко определяемые гидрологом или самим биологом при его работах над современным миром организмов, не могут непосредственно наблюдаться и замеряться геологом или палеоэкологом. Данные, характеризующие эти факторы, приходится выяснять косвенным путем, прибегая к литологическому и фациальному анализам. При этом, как и при изучении ископаемых организмов, нельзя ограничиваться описанием состава и установлением точного названия изучаемых пород, а необходимо выяснить их происхождение и охарактеризовать обстановку их возникновения и тем самым в значительной степени среду обитания фауны и флоры. Кроме того, особое внимание должно быть уделено изучению процессов изменения осадков после их отложения (диагенез, эпигенез); эти изменения должны быть отброшены при воссоздании условий образования осадков.

Палеоэкологические и литологические исследования должны идти рука об руку. Палеоэколог не может не затрагивать сферы исследований литолога, и, наоборот, литолог — сферы работ палеоэколога, так как в смежной области они иногда только и в состоянии будут найти ключ к разрешению ряда вопросов своей области — соответственно, вопросов образа и условий жизни организмов и условий образования осадков. Само собою разумеется, что палеоэколог, как и литолог, должны быть и хорошими геологами.

Вследствие специализации научных дисциплин, сильного и непрерывного роста фактического материала, накопленного отдельными областями знаний, а также вследствие дифференциации методики работ, в особенности лабораторной, одному лицу невозможно одинаково овладеть всеми знаниями, требующимися для работ по палеоэкологии и литологии.

Ввиду этого исследователю приходится быть или литологом или палеоэкологом, а для исчерпывающего изучения материала — работать совместно со специалистом в другой области. При этом необходимо помнить, что овладение знаниями, нужными для более полного самостоятельного охвата материала, является для палеоэколога крайне желательным.

Таким образом, для решения современных задач палеоэко-

логии требуются специалисты широкого профиля и необходима разработка комплексного палеоэколого-литологического метода исследований отложений геологического прошлого. Предлагаемое название этого метода не включает всех разделов палеонтологии и геологии, которые должны быть привлечены для разработки вопросов палеоэкологии, а только их основные, ведущие разделы, т. е. палеоэкологию и литологию.

После обычного выяснения качественного состава фауны, флоры и пород (родовой и видовой состав фауны и флоры и, соответственно, типы пород) и их количественной характеристики, совместному установлению палеоэколога и литолога подлежат, например, в случае изучения участка дна ископаемого моря с его населением, удаленность от берега исследуемой части дна, ее освещенность, глубина, степень подвижности воды и ее температура, газовый режим, соленость и другие факторы среды, которые изучаются для современных морей гидробиологами и океанографами.

В настоящее время мы еще далеки от возможности точно выяснить многие из выше перечисленных общих и местных особенностей, но рано или поздно мы научимся их распознавать из того же самого материала, которым занимаемся и сейчас, — из геологического разреза, горных пород и окаменелостей, запечатлевших совокупность физических, химических и биотических условий среды прошлого, в которой жил и развивался мир древних организмов и где захоронялись его остатки.

При применении комплексного палеоэколого-литологического метода основой для работ является геологический разрез, различно используемый геологами и палеонтологами и требующий при палеоэкологических исследованиях специального, особенно тщательного и разностороннего изучения. Лишь на детально и разносторонне изученном разрезе можно основывать выводы палеоэкологического характера.

По своей структуре земная кора разделяется на участки различных типов: платформы и геосинклинали, предгорные прогибы и межгорные впадины, отличающиеся друг от друга степенью подвижности, типами осадков, темпами их отложения, мощностями и многим другим. Все эти области, различные в структурно-геологическом отношении, допускают постановку палеоэкологических исследований, однако легкость их проведения и получения выводов, а также определенность последних для различных областей будут различными.

Условиями, благоприятными для проведения палеоэкологического анализа и освещения условий жизни ископаемых организмов, являются:

а) хорошая обнаженность, позволяющая не сомневаться в правильной увязке разрезов отдельных обнажений и допускающая многочисленные полевые наблюдения и богатые сборы;

б) хорошая сохранность фауны и флоры, легкость ее извлечения из породы, отсутствие метаморфизации у последней;

в) сравнительно небольшая мощность исследуемой толщи, позволяющая видеть в обнажениях отдельные горизонты или составлять их разрезы без пробелов по отдельным обнажениям;

г) значительная горизонтальная протяженность толщи, позволяющая проследживать фациальные переходы внутри стратиграфических единиц, по слоям;

д) незначительность тектонических нарушений или их отсутствие, благодаря чему отложения могут быть прослежены на большом протяжении и без пробелов.

Все перечисленные благоприятные условия характеризуют морские осадочные образования в платформенных условиях. Геосинклинальные области с их значительно большими мощностями осадочных образований, их частичной метаморфизацией и сильными тектоническими нарушениями представляют более трудные объекты для исследований.

Лицам, впервые приступающим к палеоэкологическим исследованиям, необходимо братья вначале за более легкие объекты и от них переходить к более трудным. Это относится как к толщам, заключающим органические остатки, так и к отдельным органическим формам, фаунам или флорам.

Наиболее благоприятными для палеоэкологического анализа являются толщи, состоящие из чередования слоев различного литологического состава и, в связи с этим, заключающие различные комплексы фауны и флоры. Такие толщи отражают сильную изменчивость условий осадкообразования и условий органической жизни и дают палеоэкологу больше данных для суждения об условиях и образе жизни вымерших животных и растений, чем отложения, сложенные однообразными осадками, со столь же однообразной по составу фауной и флорой (рис. 1).

Толщи с чередованием слоев различного состава, предоставляя исследователю большой сравнительный материал, дают ему хорошую возможность «оконтурить» жизненные возможности вымерших организмов и определить их фациальную приуроченность. И это тем более, что отложения такого типа отличаются не только сильными (обычно быстрыми) фациальными изменениями в вертикальном разрезе, но в них наблюдаются также довольно быстрые фациальные изменения по протяжению слоев (в пространстве), которые позволяют проверить и уточнить выводы, сделанные при изучении вертикальных разрезов.

Следует отметить, однако, что в таких сильно изменчивых отложениях трудно собрать материал для изучения филогенетического развития организмов, так как на данном участке бассейна вследствие быстрых и резких изменений среды обитания одна и та же фауна или флора длительно существовать не могла. Толщи, образованные в таких условиях, как, например, отложения верхнего девона в пределах Главного девонского поля

(см. рис. 1Б), будут заключать лишь отдельные, разрозненные звенья филогенетических ветвей.

Иначе было бы в тех частях бассейна, где условия менялись не столь резко и быстро. Здесь отложения представлены более однообразными по составу толщами, заключающими остатки организмов, которые развивались в течение значительного времени на месте. Поэтому такие толщи дадут хороший материал для прослеживания развития отдельных, в особенности эвриби-

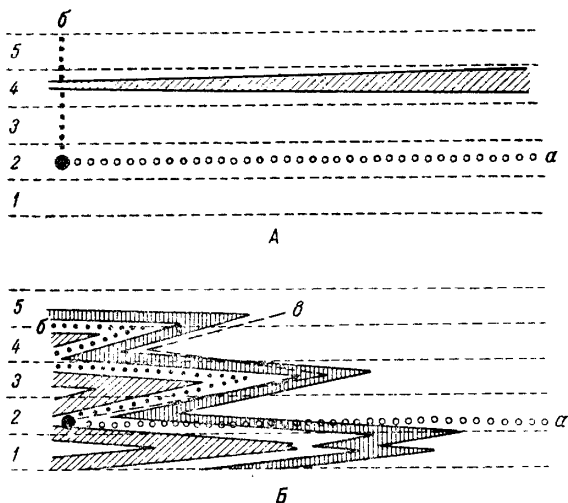


Рис. 1. Два различных типа осадочных толщ

А — с однообразными фациями и биоценозами, длительно существовавшими на одном и том же месте, и Б — с разнообразными и постоянно мигрировавшими фациями и биоценозами. Последовательные отрезки времени отложения осадков и жизни фауны и флоры обозначены цифрами; их границы отмечены пунктирными линиями. а, б и в — различные направления сравнительно-палеоэкологических исследований

онтных, групп организмов, а также для построения протяженных филогенетических линий и целых филогенетических деревьев. Примерами могут служить отложения верхнего девона Центрального девонского поля и ордовика Ленинградской области и Эстонии, карбона центральной части Русской платформы и некоторые ярусы палеогена Ферганской депрессии (см. рис. 1А).

Опыт работы советских ученых показывает, что наиболее плодотворными являются комплексные палеоэколого-литологические исследования целых бассейнов геологического прошлого или крупных их частей на значительных отрезках геологического времени (желательно на протяжении всего времени существования бассейна). Получаемый при таких иссле-

дованиях огромный фактический материал дает широкие возможности для сравнительного анализа и проверки палеоэкологических выводов.

Такие широко поставленные исследования позволяют также делать многочисленные хорошо обоснованные выводы по вопросам систематики и эволюции органического мира, литогенеза, фаций, палеогеографии, палеоклиматологии, стратиграфии, тектоники, генезиса полезных ископаемых, а также по другим вопросам, освещенным с палеоэкологической стороны.

Так, например, раньше допускались крупные ошибки в корреляции отдельных разрезов, до горизонтов и ярусов включительно. Они происходили вследствие игнорирования исследователями фациальной приуроченности и фациальной смены ископаемой фауны и флоры, т. е. от незнания основных положений палеоэкологии. Наглядный пример трудности коррелирования разнофациальных морских отложений и допускавшихся при этом ошибок дают отложения верхнего девона Главного девонского поля.

Разрезы отдельных горизонтов морских отложений в западной и восточной половинах Главного девонского поля представлены разными типами пород с разными комплексами форм; кроме того, в центральной части поля обнаженность недостаточна для прослеживания фациальных переходов в пространстве. Почти полное отсутствие общих форм организмов в одновозрастных отложениях привело к существованию нескольких вариантов сопоставления разрезов обеих половин Главного девонского поля. Правильная единая стратиграфия для отложений этого региона могла быть выработана только тогда, когда были установлены в пределах его восточной половины закономерности в смене фаций (осадков и комплексов организмов) от берега в глубь водоёма и когда было выяснено, что комплекс организмов, характерный для западной части поля, представляет следующую по очереди нормальное звено единого одновозрастного ряда комплексов форм. На рис. 2 показан этот закономерный ряд («гамма») комплексов форм и заключающих их горных пород.

Таким образом, оказалось, что прежде затрудняли работу стратиграфа те особенности, которые можно было предугадать, если подойти к имевшимся данным с палеоэкологическим анализом.

Приведенный пример корреляции трудно сопоставимых разрезов девона Русской платформы показывает первостепенное значение палеоэкологии в решении вопросов стратиграфии. Когда основной в стратиграфии метод «руководящих форм» или рекомендуемый в настоящее время метод «руководящих комплексов форм» не может быть применен, на первое место выдвигается метод корреляции разрезов на основании зако-

номерной экологической смены комплексов форм и биоценозов в пространстве.

Изучение фациально сильно изменчивых толщ со значительной сменой фаций в пространстве показывает, что чем различнее были друг от друга на дне бассейна эти фации, тем меньше общих органических форм они содержали; одновозрастные фации могут, как известно, и не заключать общих форм. Поэтому в практике стратиграфа не редки будут случаи, аналогичные

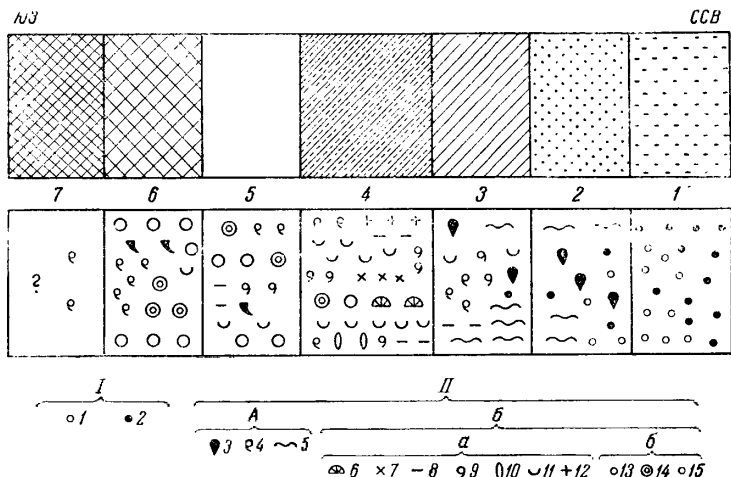


Рис. 2. Закономерная смена („гамма“) пород и связанных с ними комплексов форм в морских и прибрежно-континентальных отложениях верхнего девона Главного девонского поля, в направлении с северо-северо-востока на юго-запад (от берега моря в глубь водоема)

1—красноцветные терригенные породы; 2—белые кварцевые пески; 3—глины; 4—глинистые известняки и мергели; 5—чистые известняки; 6—доломитовые известняки; 7—доломиты. Фауна и флора: 1—обитатели пресных вод: 1—трохилиски; 2—рыбы красноцветной фации; 11—обитатели моря. А—эвригалинные формы: 3—лингюлы; 4—*Platyschisma*; 5—черви (следы); 6—стеногалинные формы; а—обитатели нормальносоленых вод: 6—табуляты; 7—*Spirorbis*; 8—пелесиподы; 9—гастроподы (большинство); 10—наутилоидеи; 11—замковые брахиоподы (большинство); 12—морские лилии; б—обитатели вод с нормальной и несколько повышенной соленостью; 13—сине-зеленые водоросли (*Girvanella-Pycnostroma*); 14—строматопоридеи; 15—ругозы

рассмотренному выше, когда корреляция разрезов потребует изучения закономерностей смены фауны и флоры в пространстве в зависимости от условий их существования.

Рассмотрим и другие случаи. Когда стратиграф занимается особенно дробной, послойной увязкой разрезов толщ, отвечающих небольшим отрезкам геологического времени, за которые видовой состав фауны (флоры) существенно не менялся, он также должен будет перейти от метода руководящих форм и комплексов форм (в смысле геологического времени) к другому методу, а именно к методу детальной корреляции

разрезов по палеоэкологическим и биостратомическим признакам. К палеоэкологическим признакам относятся: прижизненные количественные отношения видов, их приуроченность к определенным частям слоя, соответствующим местам и времени их жизни, различные следы животных и их приуроченность к разным уровням слоя, прижизненная ориентировка раковин, корней растений и т. д. К биостратомическим признакам относятся: вторичные, посмертные количественные отношения остатков различных видов, а также сохранность раковин, ориентировка и скопления их и т. д., обусловленные механическими факторами, действовавшими при гибели или после смерти организмов.

На рис. 3 показана часть разреза нижнего карбона на р. Мсте, в Новгородской области, заключающая восемь слоев известняка с остатками фауны, общий видовой состав которой почти не меняется на протяжении всего разреза. Этот сводный разрез нельзя было составить по одному обнажению, а при составлении его по частям, по многим обнажениям, при сопоставлении отдельных слоев допускались ошибки. Узнать отдельные слои в отдельных обнажениях и правильно составить сводный разрез удалось только при использовании перечисленных палеоэкологических и биостратомических признаков, выдерживающихся на некотором, сравнительно небольшом расстоянии (в несколько километров).

Мстинский разрез наглядно показал, что перечисленные особенности слоев могут служить прекрасными «руководящими признаками» для послойной корреляции разрезов, в особенности в тех случаях, если они состоят из частого чередования нескольких, повторяющихся типов пород, с соответственно повторяющимися комплексами форм. Этот метод может оказать большие услуги детальной, послойной стратиграфии месторождений полезных ископаемых.

Стратиграфам может быть также рекомендован метод выделения стратиграфических единиц и корреляции разрезов по смене экологических комплексов форм во времени. Дело в том, что для биостратиграфии имеет значение не только смена во времени видового состава фауны или флоры, сохранявшей при своем развитии в общем один и тот же экологический облик. Очень важной является также смена во времени (в разрезе) комплекса фауны или флоры одного экологического облика комплексом другого экологического облика, если эта смена охватывала более или менее значительные площади. Так, например, при выработке стратиграфической шкалы верхнего девона Главного девонского поля был выделен шелонский горизонт на том основании, что, представляя лагунные отложения, он содержит сильно обедненный комплекс форм по сравнению с предшествующим чудовским и последующим свинордским морскими комплексами.

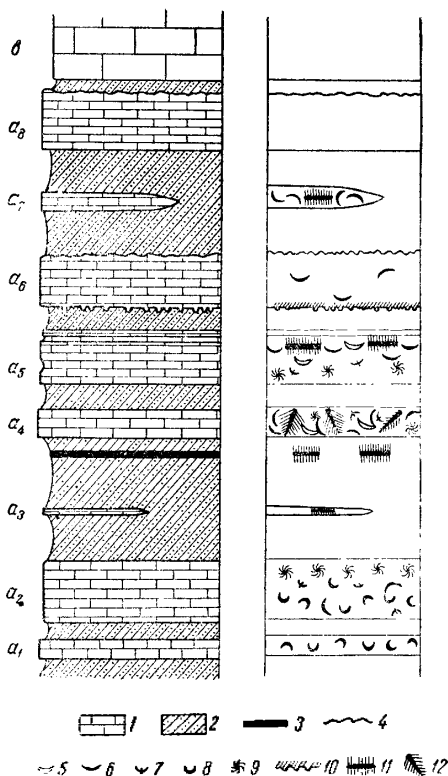


Рис. 3. Различная палеоэкологическая и био-
стратиграфическая характеристика восьми
слоев известняка (a_1 — a_8) при сохранении ви-
дового состава фауны

Толща переслаивания „а“ нижнего карбона на р. Мсте, выше г. Боровичи. 1—известняк; 2—песчано-глинистые породы; 3—уголь; 4—поверхность размыва; 5—раковины *Gigantoproductus* с обемными створками; 6—раковины *Gigantoproductus*, отдельные створки; 7—*Productus semiplanus* Sch w e t z.; 8—мелкие плеченогие; 9—сложные ходы *Taonurus* (*Spirophyton*); 10—петлеобразные и мелкие простые ходы червей; 11—горизонтальные стигмарины; 12—вертикальные и косые стигмарины. Значки плеченогих показывают одновременно ориентировку раковин, а значки *Gigantoproductus*—также целые раковины или разрозненные створки

(см. рис. 17). Точно так же палеоэкологический анализ ферганской позднеалайской фауны при прослеживании ее во времени позволил обнаружить очень бедный родами и видами специфический комплекс моллюсков, указывающий на временное сильное понижение солености вод в Ферганском заливе. На этом основании прежний нерасчлененный верхнеалайский подъярус был разбит на три части — Al_2^1 , Al_2^2 и Al_2^3 (см. рис. 16).

Данные палеоэкологии и тафономии оказывают геологической теории и практике значительную помощь при изучении условий отложения осадков и условий образования полезных ископаемых осадочного происхождения.

Приведем примеры из палеогена Ферганы. Детальное палеоэкологическое изучение его фауны и флоры и детальное изучение осадков позволило выделить в морском заливе, занимавшем Ферганскую межгорную впадину в палеогене, несколько зон морского дна с характерным для каждой из них населением (см. рис. 18, 19 и 22) и выяснить, чем отличались разные части залива (северная, южная, предпроливная и др.), и это изучение дало также много для уточнения условий отложения различных типов морских и лагунных осадков.

Было установлено, что, кроме известных ранее отложений моря и соленых лагун по периферии бассейна, большое развитие имели на севере красноцветные дельтовые образования, ранее относившиеся к мелу.

По направлению к центру бассейна дельтовые отложения сменялись терригенными и терригенно-карбонатными осадками, заключающими остатки морских моллюсков, клешни раков и многочисленные норы роющих животных. При изучении этих нор и клешней выяснилось, что они принадлежали роющим среднехвостым ракам из рода *Callianassa*, современные представители которого населяют литораль (приливо-отливную зону) и верхнюю часть сублиторали теплых морей.

Таким образом, изучение этих остатков фауны и следов жизни, которым ранее не уделялось никакого внимания, позволило определить литоральные осадки и точно провести на фациальных картах береговую линию Ферганского залива для разных моментов его существования. Эти данные, как и установленные палеогенового возраста красноцветы, имеют большое практическое значение, так как позволяют очертить естественные границы морских отложений, заключающих различные полезные ископаемые.

Комплексное изучение пород и фауны Ферганского залива привело также к выяснению условий образования доломитовых илов — сейчас доломитов, встречаемых на двух уровнях разреза. Оказалось, что эти илы осаждались в период значительного понижения солености вод в заливе, когда в нем обитала скудная фауна моллюсков — мелкие *Eulima*, *Meretrix tschangirta-schensis* Liw. — и когда здесь появился также *Unio*. Таким

путем был установлен новый тип доломитообразующих бассейнов: морской залив, сильно опресненный водами рек.

Сопоставление данных о появлении и исчезновении в разрезе различных экологических комплексов фауны с данными о нефтеносности ферганского разреза показало, что уровни массового развития указанных моллюсков совпадают с горизонтами наибольшей нефтеносности. Следовательно, этот комплекс форм характеризует в ферганском палеогене условия, благоприятные для накопления нефтяной органики. Поэтому он и близкие ему комплексы могут быть и в других районах в аналогичной геологической обстановке использованы как поисковые признаки.

Таким образом, опыт работы показывает, что систематическая палеонтология и палеоэкология могут давать практике не только руководящие формы (роды, виды и целые комплексы форм) и соответствующие атласы и определители для установления геологического возраста отложений. Они могут также давать руководящие формы, а отсюда и атласы и определители для распознавания фаций, условий отложения осадков и условий образования связанных с ними полезных ископаемых.

Такие «руководящие формы» в новом понимании реально существуют; необходимо только заняться их выявлением. Это может быть сделано при условии развития у нас палеоэкологических и, еще лучше, комплексных палеоэколого-литологических исследований. Ими будут выявлены для различных геологических систем и отдельных ископаемых бассейнов надежные индикаторы фаций, а при обобщении данных по многим бассейнам могут быть составлены «определители фаций, условий отложения осадков и условий образования полезных ископаемых» по отдельным ископаемым формам, экологическим комплексам и биоценозам, а также на основании закономерностей их захоронения. Эти определители будут весьма полезны для поисков разнообразных полезных ископаемых осадочного происхождения (горючих и негорючих, рудных и нерудных, а также строительных материалов).

Наконец, данные палеобиогеографии и палеоэкологии, а в других случаях данные тафономии помогают установлению общей тектонической жизни территории, выявлению мелких колебательных движений земной коры, определению времени возникновения и продолжительности «жизни» тектонических структур, а также определению элементов залегания слоев.

Дело в том, что изменения животного и растительного мира отражают (и тем самым отмечают) изменения, происходившие в среде их жизни, а эти последние являлись в значительной степени следствием перемещений, происходивших в земной коре. Наблюдаемую нами смену фауны и флоры в вертикальном разрезе, их миграции в пространстве и во времени можно рассма-

тривать в основном как следствие тектонических процессов, происходивших на данном участке или в смежных областях. Таким образом, тектонические процессы «регистрировались» составом и развитием мира организмов.

Было также выяснено при детальном изучении некоторых тектонических структур, что они «жили» длительное время и что прежде, чем окончательно сформироваться, они существовали на дне морского бассейна в виде поднятий. На вершине и на склонах таких поднятий обычно отлагались более грубозернистые осадки, за их пределами — более тонкозернистые; соответственно на этих различных участках обитала в чем-то отличная фауна и флора и существовали различные обстановки для их захоронения. Таким образом, нахождение в разновозрастных отложениях различных органических остатков, различным образом захороненных, а также характер осадков в разных частях структур при их эколого-литологическом анализе могут указать время проявления на данном месте тектонических движений.

Далее, закономерности ориентировки раковин, например, наличие разрозненных створок раковин плеченогих или пластинчатожаберных моллюсков, ориентированных выпуклостью вверх (табл. I, фиг. 2—4), направление роста кораллов, строматопороидей, водорослей и др., следы ползания животных в виде желобков на верхней поверхности слоев и, соответственно, валиков на нижней поверхности (табл. IX, фиг. 1 и 2), а также многочисленные другие биостратомические и палеоэкологические признаки точно отмечают лежащий и висящий бока слоев (см., например, Н. Б. Вассоевич, 1932, 1951); это бывает необходимо знать в районах с сильными тектоническими нарушениями.

Таким образом, остатки ископаемых животных и растений могут служить не только для установления геологического возраста отложений, а имеют для геологии многостороннее индикаторное значение.

II. ПОЛЕВЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Обычно для палеонтологических работ считались достаточными обильные сборы окаменелостей хорошей сохранности, изучение которых затем протекало в кабинетной обстановке. В настоящее время этого совершенно недостаточно: исследования палеоэкологического характера необходимо проводить в значительной мере в полевой обстановке, одновременно со сборами материала.

Полевые наблюдения и исследования, сопровождаемые сборами и различной документацией виденного, являются основой палеоэкологических исследований. Важные наблюдения и выводы несомненно могут быть сделаны также при обработке любых коллекций, даже при обработке отдельных случайных находок, однако изучение такого материала будет лишено полевой про-

верки и возможного расширения выводов на основании полевых наблюдений. Центр тяжести в работе палеоэколога должен быть перенесен на систематические полевые исследования и на сбор соответствующих материалов в поле.

Главный залог успеха лежит в возможно большей детальности и тщательности наблюдений. Палеоэкологические исследования во многих случаях являются пересмотром уже известных фактов, но углубленным и проводимым под иным углом зрения.

Тесное переплетение вопросов палеоэкологии и литологии делает необходимым одновременное проведение литологического изучения разрезов, причем очень важно, чтобы палеоэколог и литолог ставили перед собой возможно больше вопросов, развивали и умножали их в поле и там же совместно добывались их разрешения*.

Необходимая детальность исследований и малая разработанность вопросов палеоэкологии исключают на современном этапе развития палеоэкологических знаний проведение маршрутов с прохождением в заранее установленные сроки определенного числа километров, но длина колонки тщательно изученного разреза и количество изученных обнажений могут служить некоторым показателем объема произведенных исследований.

Основным методом работы в области палеоэкологии является метод сравнительного анализа. Полевые наблюдения необходимо вести, постоянно сравнивая особенности одного пласта и заключенной в нем фауны и флоры с особенностями другого пласта, одной серии слоев — с другой (с неперменной отметкой в записях их сходства и различий). При этом рекомендуется возвращение к исходным разрезам (после проработки других) для сравнительной их оценки и для поисков в исходных обнажениях деталей, замеченных лишь в последующих.

Палеоэкологу необходимо учитывать групповой состав фауны и флоры, его разнообразие или однообразие, количественные соотношения отдельных видов, присутствие тех или других жизненных форм, нормальный или угнетенный рост особей, степень развития скелетных образований и др. Совокупность этих данных помогает осветить среду жизни организмов и ее влияние на них.

Одним из основных вопросов, к разрешению которых в поле должен стремиться палеоэколог, является вопрос о том, пред-

* Специальные инструкции для полевых литологических наблюдений и исследований пока отсутствуют, но этим вопросам посвящен большой раздел в «Методическом руководстве по геологической съемке и поискам» (1954). Много общих и частных сведений по вопросам литологии можно почерпнуть в курсах М. С. Швецова, Л. В. Пустовалова и Л. Б. Рухина, в сводке У. Х. Твенхофела, а также в «Спутнике полевого геолога-нефтяника», т. I (1954) и «Справочнике путешественника и краеведа», т. II (1950). Очень ценное руководство по вопросам условий отложения осадков представляет только что вышедшее из печати 3-е издание «Учения о фациях» Д. В. Наливкина (1956).

ставляет ли найденное скопление окаменелостей прежний биоценоз или же скопление форм, не связанных при жизни, т. е. тана-тоценоз.

Для решения этого вопроса требуется:

1) знакомство с основными чертами экологии встреченных групп животных (так, например, мы не станем относить тентакулиты — формы нектонные или планктонные — к одному биоценозу с сидячими плеченогими, вместе с которыми они могут быть захоронены) и

2) оценка степени участия водной среды в создании данного скопления окаменелостей. Подвижная водная среда, унося трупы, раковины и другие скелетные образования из одного места и отлагая их в другом, а также сортируя их по объему и весу на дне бассейна, является главным фактором образования тана-тоценозов.

Кроме разделения и сортировки обеих створок двустворчатых раковин, происходит под воздействием подвижной воды также их закономерная ориентировка; то же происходит с другими скелетными остатками и трупами (табл. I, фиг. 2—4; табл. II). Большое значение при оценке силы воздействия воды и автохтонности (прижизненности) или аллохтонности скоплений раковин имеет также и степень их свежести или окатанности, их цельность или фрагментарность; однако наблюдения над ныне живущими моллюсками показывают, что истираться с поверхности могут также и раковины живых моллюсков.

Следует также отметить, что смена местных условий жизни и условий отложения осадков могла происходить, в особенности в мелких и беспокойных водах, очень быстро, вследствие чего наслоения, характеризующие эти условия, могут быть очень тонкими. Очень важно уметь разделять эти свидетельства различных условий. Так, например, фиг. 3 на табл. V иллюстрирует поселение плеченогого на строматопоройде. Оно могло произойти только после отмирания последней, что, по-видимому, произошло в связи с изменением условий жизни; таким образом, строматопоройдеа и *Cyrtospirifer* характеризуют различные условия жизни и осадкообразования.

Первостепенное значение при палеоэкологическом анализе фаун и флор и установлении био- и танатоценозов имеет учет характера осадка. В тонкозернистых осадках, отложившихся в условиях малоподвижной воды, биоценозы имеют больше шансов сохраниться в нетронутом виде, чем в более грубозернистых осадках. Нередко мы здесь находим остатки организмов даже в неизменном, прижизненном положении. Примерами могут служить находки равноускульных пелеципод, лингул и естественных групп замковых плеченогих, залегающих в глинах, мергелях, тонкозернистых известняках и других породах некоторых горизонтов Главного и Центрального девонских полей (табл. I, фиг. 1; табл. V, фиг. 1 и 2). Часто в таких условиях захороня-

лись раковины донных беспозвоночных разных возрастных стадий и здесь можно увидеть вместе как начальные стадии их развития, так и взрослые и старческие особи (табл. XII, фиг. 2).

Однако и в условиях подвижной водной среды также сохраняются на месте многие компоненты биоценозов, а также формы на отдельных стадиях их развития. Связано это с наличием в подобных фациях твердого скального морского дна, галек или крупных раковин и, соответственно с этим, большого числа прираставших форм из представителей различных групп животных. Они не отпадали после смерти от субстрата и не уносились водою. Великолепные примеры представляют биоценозы абрадированного скального дна и галечников девонского моря Русской

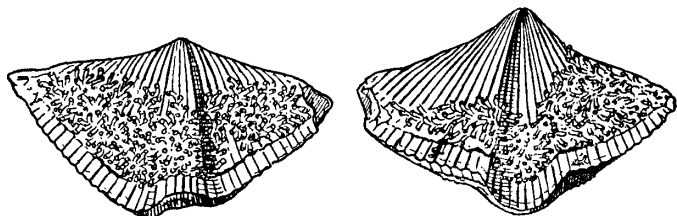


Рис. 4. Развитие колоний *Aulopora heckeri* Tschern. на обеих створках раковины *Cyrtospirifer schelonicus* NaI. до определенной стадии роста последнего, отмеченной резкой линией нарастания. (Явление комменсализма, при котором временная остановка в росте плеченогого, по-видимому вследствие его болезни, губительно отразилась на колониях кораллов). Свинордские слои верхнего девона Главного девонского покоя. Рч. Колошка. Нат. вел

платформы, в состав которых входили прираставшие раковинами плеченогие и пластинчатожаберные моллюски, кораллы аулопоры, ругозы, черви-трубкожилы, морские лилии и текоидеи (табл. V, фиг. 5, табл. VI и VII).

Прирастающие и прикрепляющиеся формы представляют большой интерес в том отношении, что, находя их совместно, нередко сросшимися, можно говорить не только о том, что данные формы в большинстве случаев принадлежали одному и тому же биоценозу, но и о более тесных их связях, т. е. о различных формах биоценоотических отношений — симбиозе (мутуализме или комменсализме) или паразитизме*.

Такие интересные документы из жизни прошлого не представляют очень большой редкости: известны они с начала палеозоя и при поисках их можно обнаружить в отложениях любого геоло-

* Мутуализм, или симбиоз (в узком смысле слова), — форма отношений между двумя организмами, выгодная обоим; комменсализм, или иахлебничество, — форма отношений между двумя организмами, при которой пользу по линии питания извлекает только один из них; паразитизм — форма отношений между двумя организмами, при которой один из них использует другой в качестве источника пищи или места обитания, обычно вреда ему.

гического возраста (табл. IV, фиг. 1 и табл. V, фиг. 5; рис. 4). При анализе таких находок необходимо в первую очередь убедиться в том, не представляют ли они случаи поселений одних организмов на скелетах других после их смерти. Ясно, что на внутренней поверхности створок брахиопод и пелеципод другие организмы могли поселиться только после их смерти; точно так же, если мы обнаружим, что на целую раковину (например, *Cyrtospirifer*) нарос стелющийся коралл, который переходит с одной створки на другую, мы можем сделать вывод о поселении коралла на плеченогом после его смерти.

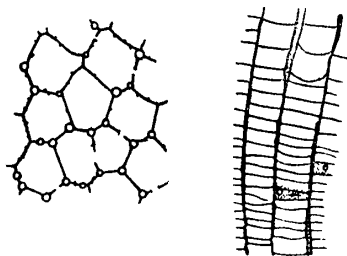


Рис. 5. Трубки червя-комменсала *Chaetosalpinx ferganensis* Sok. в колонии коралла *Favosites*. Силур Ферганы. (Из работы Б. С. Соколова, 1948). $\times 6$

То же самое необходимо иметь в виду при истолковании различного рода полостей в раковинах или других скелетах, чуждых их собственной структуре. Они могут:

- а) быть жилищем комменсалов, как, например, трубочки червей-комменсалов *Hicetes* в колониях девонского коралла *Pleurodictyum problematicum* Goldf. и в скелетах ордовикских мшанок *Dianulites petropolitanus* (P and.) (табл. IV, фиг. 7—9), а также трубочки червя-комменсала *Chaetosalpinx* в полипниках среднепалеозойских фавозитид (рис. 5);
- б) являться жилищами паразитов (табл. IV, фиг. 2—4, 10 и 11);

в) быть ходами различных организмов в раковинах живых беспозвоночных, не причинявших последним вреда, если число сверлильщиков было не велико (*Palaeosabella*; табл. III, фиг. 2); в случае большого числа сверлильщиков такая безвредная форма сожительства переходила в паразитизм. Ходы губок *Clione* (*Vioa*), червя *Polydora* и пластинчатожаберного моллюска *Lithodomus* в раковинах устриц на табл. III, фиг. 4—6 иллюстрируют такие случаи.

Часто сверлящие организмы, например черви *Trypanites*, *Polydora* и моллюски *Lithodomus*, селились в гальках и скальном морском дне (табл. VI, фиг. 1, табл. VII, VIII, XV, фиг. 2; рис. 27).

Ходы, каналы и норы, образованные беспозвоночными животными и водорослями, и следы ползания на поверхности осадка или внутри его являются документами древней жизни, коренным образом отличающимися от обычных, «телесных» окаменелостей, т. е. минерализованных твердых скелетов или выделений вымерших животных и растений, обуглившихся тканей растений, а так-

же от отпечатков мягкого тела животных. Такие образования называются «следами жизни». Они могут принадлежать животным, обладавшим скелетами, чаще же принадлежат бесскелетным животным и некоторым водорослям. Окаменелости такого рода пользуются большим распространением в отложениях геологического прошлого; иногда, кроме них, других признаков жизни в осадочной толще не встречается.

Бесскелетные организмы составляют и составляли раньше большой процент во многих биоценозах. Поэтому поиски и наблюдения в поле окаменелостей рассматриваемого типа являются совершенно необходимыми для восстановления ископаемых биоценозов.

Многие из таких окаменелостей весьма характерны для определенных, в особенности для мелководных, прибрежных фаций, и являются очень хорошими их показателями. Они с успехом могут быть использованы также для определения лежащего и выходящего боков слоев (см. стр. 34 и табл. IX, XI, фиг. 5).

Ввиду того, что природа таких окаменелостей долгое время оставалась непонятой, загадочной, они причислялись к группе проблематических образований — к «проблематикам» (*Problematica*). Многие из них все еще неправильно рассматриваются как отпечатки водорослей, корни наземных растений или неорганические образования. В настоящее время благодаря палеоэкологическому анализу этих окаменелостей с широким использованием актуалистического метода расшифрована природа прежних фукоидов и хондритов (табл. X, фиг. 2), ризокораллиумов (табл. X, фиг. 1), корофиоидов (табл. XI, фиг. 1 и 2), ризолитов (табл. XI, фиг. 3 и табл. XV, фиг. 1), спирофитонов, или таонуров (табл. X, фиг. 3), гельминтоидов (табл. XI, фиг. 4) и некоторых других образований.

Выяснилось, что фукоиды и хондриты представляют собой разветвленные ходы грунтоедов, по-видимому червей, в рыхлом осадке, что ризокораллиумы и спирофитоны (таонуровы) представляют петлевидные, с объемлющим ходом, горизонтально или на винтовой поверхности расположенные ходы грунтоедов, также, вероятно, червей. Корофиоиды и ризолиты являются карманообразными, петлевидными или простыми норами десятиногих ракообразных или других животных, расположенными вертикально или косо к поверхности слоев. Гельминтоиды представляют петлевидные, с параллельными, касающимися друг друга петлями, ходы на поверхности морского дна, очевидно, оставленные червями.

Другие следы и ходы оставлены ползающими и зарывающимися моллюсками и другими животными. Однако многие «проблематики» ожидают еще своей разгадки (например, *Caulerpites*; табл. XI, фиг. 5). Поэтому такие окаменелости требуют к себе особенно большого внимания как в полевой обстановке, так и при последующем изучении.

В ископаемом состоянии могут также сохраниться следы позвоночных животных, которые вообще легче поддаются изучению, чем следы жизни беспозвоночных. В СССР находок следов позвоночных известно пока очень мало. Были обнаружены следы ног верхнемеловых динозавров (табл. XIV, фиг. 1), а также миоценовых птиц, парнокопытных и хищных млекопитающих. Поиски «следов жизни» позвоночных в СССР несомненно дадут свои результаты.

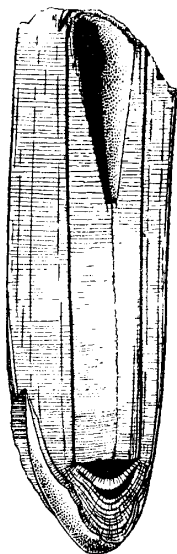


Рис. 6. Продольный разлом ростра *Cylindroteuthis absoluta* (Fisch.), вскрывший повреждение ростра в раннюю стадию его роста. Волжский ярус верхней юры. Волга около г. Ульяновска.
М. И. М. И.

Глубокое изучение ископаемых остатков организмов позволяет подмечать некоторые особенности, привлекавшие раньше к себе мало внимания и систематически не изучавшиеся. В то же самое время эти разнообразные «проявления жизни» или «следы жизни» (в широком смысле) позволяют еще глубже проникнуть в вопросы органической жизни геологического прошлого и ее среду (см. хорошую сводку по этим вопросам в работе О. Abel, 1935). К особенностям такого рода относятся:

а) болезненные явления и следы прижизненных механических повреждений (область палеопатологии). В качестве иллюстраций их могут служить рис. 6, изображающий обломанный и продолжавший дальнейший рост ростр белемнита, раковины аммонитов и плеченогих с залеченными укусами хищников (фиг. 5 и 6 на табл. IV), а также сравнительно нередко находимые сросшиеся переломы и болезненные разрастания костей у позвоночных;

б) явления из области размножения и начальных стадий развития. Примером их могут служить находки ископаемых рыб с икрой (табл. XII, фиг. 1). Известны также находки яиц динозавров и птиц, эмбрионов ихтиозавров

в утробе взрослых особей, находки молодых трилобитов, плеченогих и аммонитов (табл. XII, фиг. 2 и 3) и других организмов;

в) факты из области питания и пищи. К ним относятся: расположение устьев каналов и трубок червей, а также колоний аулопор у лобного края створок раковин плеченогих; это указывает на то, что черви и кораллы в своем росте все время следовали за нараставшим краем раковин плеченогих, получая здесь пищу (табл. III, фиг. 2 и табл. V, фиг. 5; рис. 4); отверстия

в раковинах плеченогих и пластинчатожаберных моллюсков, просверленные хищными брюхоногими моллюсками (табл. III, фиг. 1); расположение раковины гастроподы *Platyceras* над анальным отверстием морской лилии (табл. IV, фиг. 1); находки заглоченной молодежи ихтиозавров внутри крупных экземпляров ихтиозавров; гастролиты (желудочные камни) динозавров; остатки растений между зубами и в желудке трупов мамонтов и шерстистых носорогов; следы зубов хищников на костях; копролиты (экскременты) различных беспозвоночных (рис. 7) и позвоночных животных; ископаемые погадки птиц и т. п.



Рис. 7. Норка роющего животного, заполненная экскрементами (копролитами) морских беспозвоночных (червей или моллюсков). Подольский горизонт среднего карбона. Р. Онега. (Из работы И. В. Хворовой, 1953). $\times 15$

г) следы линьки у членистоногих: трилобитов (табл. XIII, фиг. 2) остракод и высших ракообразных.

Проводя исследования, палеоэколог никогда не должен забывать, что многие компоненты древних фаун и флор до нас дойти не могли, так как не обладали твердыми или иными образованиями, которые могли сохраниться.

Судить о таких исчезнувших организмах мы можем по различным следам их жизни — следам ползания, норам, ходам, экскрементам, скоплениям органического вещества и т. д. Точно так же мы можем расширить представление о составе населения того или иного биотопа на основании общих соображений о том, чем

питались организмы, превратившиеся впоследствии в окаменелости или оставившие после себя другие следы. В редких случаях удается встретить отпечатки мягкотелых животных (например, медуз, червей и некоторых других) или отпечатки мягкого тела животных, обладавших внутренним скелетом (белемниты из Золенгофена, ихтиозавры из Гольцмадена), сохранившиеся в специфических условиях захоронения. К очень редким ископаемым остаткам организмов относятся находки в Киргизской ССР, недалеко от оз. Иссык-Куль, перьев птиц (табл. XIII, фиг. 4) и находки в юрских горючих сланцах Поволжья чернильных мешков двужаберных головоногих (табл. XIII, фиг. 1). Табл. XIII, фиг. 3 изображает пустоту, оставшуюся от паука, заключенного в янтарную смолу.

III. СБОРЫ

Собираемый материал должен возможно полнее иллюстрировать произведенные в поле наблюдения.

Целью сборов является также получение материала для его последующей камеральной обработки и создания коллекций вещественных документов по различным вопросам палеоэкологии. Важно также во время сборов иметь в виду создание выставок по вопросам палеоэкологии и дублетного фонда для обмена на сравнительный документальный и экспозиционный материал.

При полевых исследованиях должны стоять на первом месте поиски и сборы объектов специфического палеоэкологического, а также литологического значения. Массовые сборы окаменелостей, рекомендуемые в инструкциях по сбору палеонтологических коллекций, необходимы и для наших целей: они способствуют нахождению объектов, интересных в палеоэкологическом отношении. Массовый материал требуется также для установления изменчивости форм, прижизненных повреждений, случаев тесных биоценологических связей между отдельными формами и для учета сохранности окаменелых остатков.

Ввиду необходимости не только собрать палеонтологические остатки, но и установить их положение в разрезе (приуроченность к тем или иным слоям, к определенным частям этих слоев, их ориентировку и т. д.) сборам окаменелостей должно предшествовать изучение разреза. После послойного просмотра и изучения обнажения, его замера, зарисовки и описания, многие находки из осыпей также могут быть привязаны более или менее точно к отдельным слоям или к отдельным пачкам слоев разреза, а иногда и ориентированы в нем. Поэтому рекомендуем перед началом изучения обнажения произвести только осмотр осыпей и обнажения. Так как запасы окаменелостей, находящихся на поверхности, в особенности в стенке обнажения, безграничны, извлечение их до изучения разреза приводит к лишению последующих послойных записей существенной части палеонтологической документации; точно так же окаменелость, выхваченная

из слоя без отметки ее ориентировки в нем и других особенностей, теряет значительную часть своей ценности.

На выбиваемых кусках породы или на самих окаменелостях следует отмечать положение их верха и низа (буквами *в* и *н*) карандашом (не химическим). Такие же обозначения необходимо наносить карандашом или острием зубила на литологические образцы. Нужно также отмечать повторяющуюся ориентировку удлинённых раковин относительно стран света в случаях, если такая наблюдается.

В поле необходимо отбирать наиболее характерные образцы (иногда и выветрелые, если при выветривании обнаруживаются важные детали) и при оббивке их не портить их лицевой поверхности ударами молотка; нельзя допускать истирание, царапание и поломку образцов во время перевозки, что возможно предупредить соответствующей упаковкой. В целях монтировки групп окаменелостей необходимо собирать рыхлый осадок как фон для окаменелостей, а также брать обломки твердых пород для заполнения щелей между неплотно сходящимися плитками, содержащими ископаемые остатки.

Сборы окаменелостей должны сопровождаться количественной оценкой фауны (флоры), встреченной в слое и на отдельных поверхностях наслоения, а также подсчетами относительного количества отдельных форм и представителей отдельных систематических групп организмов в составе этой фауны (флоры), с обязательной отметкой возрастных стадий, сохранности и т. д. Количественную характеристику в записях можно производить баллами, но лучше это делать словами «много», «мало», «преобладает», «редко», «единично» или еще более подробно. Рекомендуется также при работе в рыхлых породах вести непосредственный подсчет окаменелостей на площади, например, в 25×25 , 50×50 см или более, разбирая этот участок в случае выдержанности фаунистического состава на такую же глубину.

В литературе можно также встретить относительную количественную оценку распространения видов, даваемую сокращенными латинскими словами (Иванова, 1949): *soc* (*socialis*) — ископаемое образует фон, встречается в больших количествах почти в каждом обнажении данного горизонта или слоя; *cop* (*copiosae*) — ископаемое встречается в значительном количестве, но не в каждом обнажении; *sp* (*sparsae*) — ископаемое встречается единичными экземплярами почти в каждом обнажении; *sol* (*solitariae*) — ископаемое встречается единичными экземплярами в редких обнажениях; *un* (*unicum*) — ископаемое найдено в очень небольшом количестве, только в одном обнажении.

Сборы фауны и флоры не должны ограничиваться сборами окаменелостей, чистых от породы или разобщенных друг от друга. Для палеоэколога имеет большое значение именно сохранение окаменелости в породе, так как такие образцы показывают

связь ископаемого организма с местом его обитания или характеризуют обстановку его захоронения. Представляют также большой интерес группы окаменелостей (прижизненные и посмертные). Вследствие этого надо собирать как отдельные экземпляры фауны и флоры, так, обязательно, и их группы в горной породе.

Особенный интерес представляют поверхности напластования слоев с отсортированными и закономерно ориентированными окаменелостями, с выросшими формами, ходами сверлящих организмов и другими признаками воздействия организмов на морское дно, или же поверхности напластования слоев с признаками факторов неорганической среды (со знаками ряби, признаками размывания и т. п.). Такие особенности могут быть лучше всего показаны крупными образцами «вольных» очертаний, которым не придается обязательная прежде для образцов прямоугольная форма. Точно так же придание литологическим образцам величины и формата, принятого для петрографических образцов, нежелательно: они становятся недостаточно демонстративными, а с другой стороны, вследствие своего однообразия имеют неприятный вид.

Таким образом, для характеристики ископаемых осадков, кроме серии образцов пород (с кусочками для шлифов и анализов) не особенно большого формата (так как в музейную экспозицию они в большинстве случаев не пойдут), необходимо брать плитки естественной величины и обычно неправильной формы. Именно такие плитки значительных размеров, а также большие плиты и глыбы отразят более полно те особенности (например, участки «окаменевшего морского дна» с их населением, другие чем-либо замечательные поверхности слоев и т. д.), которые желательно иллюстрировать натурными объектами. Экспозиционная ценность крупных объектов весьма значительна, а расходы по их доставке невелики; к тому же вес таких крупных экспонатов может быть уменьшен за счет их утонения, если в них важна лишь одна из поверхностей; или же они могут быть взяты по частям с расчетом на последующую склейку.

IV. ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛА

Собранные в поле палеоэкологические, обычные палеонтологические и геологические материалы должны быть при их обработке максимально использованы для решения теоретических и практических вопросов в области биологии и геологии.

Камеральная обработка палеоэкологических материалов должна подытожить полевые наблюдения, а также углубить их путем применения соответствующих методов исследований.

Анализ материала должен быть возможно более детальным и разносторонним, для чего в работе следует пользоваться возможным большим сравнительным материалом, в том числе материалом по ныне живущим животным и растениям.

Палеоэколог должен стремиться возможно полнее вскрыть

взаимоотношения, существовавшие между отдельными животными и растительными организмами и неорганической внешней средой. Если на поставленные вопросы он не всегда будет получать ясные ответы, то это не должно останавливать его работу, так как и для многих ныне живущих организмов эти взаимоотношения пока не вскрыты.

Как и в полевую стадию исследований, работа в камеральный период должна вестись комплексно: палеоэкологические и другие палеонтологические данные должны обрабатываться параллельно с изучением горных пород и при полном учете всей совокупности других геологических данных. Такая разносторонняя обработка возможна лишь при участии коллектива из нескольких специалистов в разных областях знаний. Необходимо стремиться к расширению комплекса и к увеличению коллектива специалистов по разным вопросам, занятых обработкой материала.

Если при обычных палеонтологических исследованиях палеонтологи-специалисты по отдельным систематическим группам ископаемых организмов ограничиваются изучением только своей группы и об изучении других групп не заботятся, то при полных палеоэкологических исследованиях необходимо, чтобы были изучены все сохранившиеся группы организмов; необходимо, чтобы были выяснены экологические особенности представителей этих групп в отдельности и всего комплекса (комплексов) форм в целом.

Однако так полно и разносторонне не изучена сейчас почти ни одна ископаемая фауна или флора и поэтому палеоэкологу приходится организовывать доизучение систематических групп фауны и флоры исследуемого объекта, которым раньше палеонтологи уделяли мало внимания. При этом вновь изучаемые группы организмов должны освещаться также и с учетом требований палеоэкологии. Такие же требования должны быть предъявлены к группам организмов, которые ранее были обработаны только в морфолого-систематическом аспекте: они должны быть доизучены в экологическом направлении.

При организации таких работ обычно оказывается, что изучены были наиболее богато представленные группы организмов, отчасти по той причине, что они наиболее важны для стратиграфии, или же те группы, представители которых наиболее хорошо сохранились. Плохо сохранившиеся остатки, редкие и малочисленные формы и, в особенности, различные «следы жизни» ископаемых организмов часто оставались без обработки. На самом же деле такие «малые группы» и следы жизни беспозвоночных, не обладавших образованиями, способными окаменевать, представляют для палеоэколога большой интерес. Они значительно пополняют наши представления о комплексе форм, обитавших совместно, а малочисленные формы способны также бросить яркий свет на условия жизни как их самих, так и всего комплекса в целом.

Для палеоэколога имеет также большое значение учет тех групп организмов, которые в данном комплексе вовсе не представлены, и выяснение причины их отсутствия.

Правильность этих положений наглядно показала история изучения фауны ферганского палеогена. Из этой фауны были полностью описаны только великолепно сохранившиеся устрицы. Остальная фауна пелеципод, а также гастроподы, были изучены в систематическом отношении только частично, в значительной степени из-за плохой сохранности. Норы роющих беспозвоночных, встречающиеся почти во всех горизонтах, и притом часто в огромных количествах (табл. XV, фиг. 1), правильно поняты не были, а на часто встречающиеся клешни десятиногих раков указания в литературе почти полностью отсутствовали. Не было также должным образом оценено индикаторное значение для характеристики условий жизни в Ферганском заливе редких находок морских ежей и баланусов, а также отсутствие нуммулитов, плеченогих и головоногих моллюсков.

При палеоэкологическом изучении отсутствие названных трех групп беспозвоночных, редкость нахождения и малые размеры морских ежей, а также чрезвычайная редкость и малые размеры шестилучевых кораллов (которые также были обнаружены во время детального комплексного изучения ферганского палеогена) — явились показателями того, что воды Ферганского залива в соответствующие моменты не обладали нормальной соленостью.

Выше была подчеркнута важность изучения разнообразных «следов жизни». Изучение определенного вида нор в отложениях ферганского палеогена, на которые раньше не обращали внимания (табл. XV, фиг. 1), показали, что их обитатели жили исключительно в мелководье. Изучение же клешней, которые обнаруживались буквально в каждом разрезе, показало, что они принадлежат десятиногим ракам из рода *Callinassa*, которые рыли указанные норы. Сейчас *Callinassa* обитают в литоральной зоне и в верхней части сублиторальной зоны. Это установление позволило при нахождении в слоях нор *Callinassa* точно фиксировать прохождение береговой линии Ферганского залива палеогенового моря Средней Азии.

Сохранность остатков какой-нибудь группы ископаемых организмов может быть настолько плохой, что не позволит определить их до вида и более дробно или же не позволит с уверенностью установить и назвать новые виды. Несомненно, знание точного систематического положения ископаемых форм очень желательно, но невозможность по указанным причинам дать точные определения не является в глазах палеоэколога большим дефектом. Дело в том, что видовая принадлежность и название организма, как правило, ничего не говорят об экологии (если только эта форма не живет сейчас или не очень близка какой-нибудь ныне живущей, в экологическом отношении хорошо

изученной форме); значительно важнее морфо-функциональный анализ ископаемого остатка. Поэтому в таких случаях палеоэкологу приходится довольствоваться определениями ископаемых остатков до рода, иногда даже довольствоваться установлением их принадлежности к более крупным систематическим категориям, а эти данные им также могут быть использованы.

Так, например, пришлось поступить при изучении плохо сохранившейся части ферганской фауны моллюсков, и ее экологический анализ дал очень ценные результаты.

Ядра и отпечатки раковин пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков, отнесенные к родам *Meretrix*, *Diplodonta* и *Eulima*, своими малыми размерами и многочисленностью при принадлежности к единичным видам показали общее обеднение и угнетение фауны Ферганского залива в некоторые моменты его существования, а массовые находки ядер и отпечатков *Unio* дали возможность доказать сильное понижение солености его вод в это время (см. рис. 16).

Как было указано, для выяснения образа жизни вымерших организмов необходимо углубленное изучение их скелетных остатков и следов жизни — в одинаковой степени и тех и других. Поэтому при камеральном исследовании следует в первую очередь провести детальный морфо-функциональный анализ ископаемых остатков, а затем необходимо изучить изменчивость различных порядков (индивидуальную, возрастную, экологическую) на скелетных остатках и проследить наблюдающиеся эволюционные изменения. Результаты этого изучения необходимо тщательно увязать с данными литологии, а также с другими геологическими данными, с целью выявления связей первых со вторыми и с теми изменениями, которые происходили в среде жизни. Важно также выяснить, происходили ли изменения только в одной группе организмов или одновременно во многих группах и т. д.

Разработка экологических вопросов на палеонтологическом материале должна идти в основном в двух различных, но в то же время тесно связанных между собой направлениях. Одно из этих направлений аутоэкологическое, другое — синэкологическое. Аутоэкологическое направление (аутоэкология) рассматривает экологию только отдельных систематических групп организмов большего или меньшего объема или отдельных их представителей, в то время как синэкология имеет задачей выяснение экологии целых комплексов организмов или биоценозов.

Такое разделение и распределение работы естественно, так как весь объем ее не по силам одному лицу.

Аутоэкологические исследования представляют одну из более ранних стадий полного палеоэкологического анализа, они необходимы для дальнейшего синэкологического анализа и синтеза. Примерами работ, заключающих аутоэкологические разделы, могут служить работа З. А. Максимовой (1955) о средне-

верхнедевонских трилобитах и работа В. П. Макридина о верхнеюрских плеченогих (1952).

Работа специалистов по отдельным систематическим группам организмов (которые должны быть одновременно палеоэкологами своих групп) должна сочетаться с работой палеосинэколога (желательно, чтобы он был также знатоком какой-нибудь группы). Синэколог совместно с литологом ведет полевые исследования, участие в которых всех специалистов по отдельным группам желательно, но необязательно, делится своими наблюдениями, материалами и выводами с другими палеонтологами, обобщает один или вместе с ними весь материал и делает вытекающие из него синэкологические выводы. Примером такого исследования может служить работа Е. А. Ивановой и И. В. Хворовой по фауне среднего и верхнего карбона Подмосковного бассейна.

Суммирование результатов палеоаутоэкологических исследований, выполненных по отдельным группам какой-нибудь фауны или флоры, не может заменить специальное палеосинэкологическое исследование и специальную палеосинэкологическую монографию по данной фауне или флоре в целом, в которой должно быть рассмотрено все население изучаемого ископаемого бассейна или участка суши, как биотический комплекс, с его сложными внутренними связями, со всеми его конкретными биоценозами, притом в теснейшей связи с условиями существования и в историческом аспекте.

Палеоэкологическое изучение какой-нибудь группы организмов или комплекса ископаемых форм начинается с изучения их образа жизни и экологических отношений для небольшого отрезка геологического времени. Выяснив все возможное для этого момента геологической истории, мы можем далее проследивать характер и изменения экологических отношений во времени. Таким образом, от «палеоэкологии в статике» мы переходим к «палеоэкологии в динамике» — к установлению смены экологических отношений во времени: к установлению, с одной стороны, изменений экологических отношений какой-нибудь систематической группы, и, с другой, к установлению эволюции биоценозов и общего экогенеза мира организмов какого-нибудь бассейна геологического прошлого или части древней суши. Точно так же нельзя начинать исследования сразу на очень большой площади: ее следует увеличивать постепенно.

В итоге правильно организованных полевых и камеральных исследований мы выясним экологию и экологические закономерности жизни населения объектов большей или меньшей величины и большей или меньшей длительности существования: крупных частей открытых морей, полузамкнутых морских бассейнов, заливов, озер или, соответственно, больших или меньших участков суши за большие отрезки времени их существования. Примерами таких исследований являются (не полностью опубликованные) работы Е. А. Ивановой и И. В. Хворовой по фауне

средне- и верхнекаменноугольного моря Русской платформы, Р. Ф. Геккера по верхнедевонской фауне Главного девонского поля, Р. Ф. Геккера, А. И. Осиповой и Т. Н. Бельской по населению Ферганского залива палеогенового моря Средней Азии и Р. Ф. Геккера по юрскому озеру в хребте Кара-Тау.

Эти и другие выполненные работы выявили уже немалое число закономерностей в органической жизни и в осадкообразовании.

Сравнение результатов аутоэкологических исследований отдельных систематических групп фауны (флоры) и результатов синэкологических исследований палеобиоценозов и целых фаун (флор) отдельных бассейнов, располагавшихся в областях, отличавшихся в тектоническом отношении * и по геологическому возрасту, позволит дать обобщающие палеоэкологические и эволюционно-палеонтологические работы и вывести общие, более крупные экологические и эволюционные закономерности.

Ввиду теснейшей взаимосвязи экологии и эволюции — эволюция комплексов органических форм не может быть понята без знания экологических особенностей отдельных входящих в них форм и обстановок их жизни. Кроме того, без знания этих последних моменты формообразования и эволюции отдельных групп организмов могут быть только зафиксированы, да и то не всегда правильно, но часто не могут быть поняты. Отсюда вытекает необходимость рассмотрения филогенетического развития отдельных групп организмов во взаимосвязи с физико-географическими и биотическими факторами среды жизни и их изменениями в течение геологической истории группы.

Такие требования должны сейчас предъявляться палеонтологам, изучающим отдельные группы ископаемых организмов. Но эти требования могут быть ими выполнены только в содружестве с синэкологами. Именно синэкологи выясняют весь состав и экологические особенности всего комплекса органических форм, а также, вместе с литологами, условия среды его жизни, пользуясь для этих целей всеми доступными палеонтологическими и геологическими данными.

Возможность использования палеоэкологических и биостратомических данных для стратиграфических целей и возникающие при этом новые методы детализации стратиграфического подразделения отложений пояснены в главе I. Там же коротко сказано о направлениях обработки этих данных для разрешения вопросов литологии, фаций, палеогеографии, тектоники и генезиса полезных ископаемых. Необходимо при этом помнить, что чем тщательнее будет проведен палеоэкологический анализ, тем точнее будут получаемые на его основе стратиграфические и другие геологические выводы.

* Бассейны платформ, геосинклиналей, предгорных прогибов, межгорных впадин.

V. ГРАФИЧЕСКИЕ ИЗОБРАЖЕНИЯ

В настоящей главе указываются различные способы графического изображения палеоэкологических (а также литологических и фациальных) данных и обобщений. Изготовление таких иллюстраций представляет обязательный раздел работы палеоэколога. Профили, карты и различные схемы не только служат для иллюстрирования и обобщения того, о чем идет речь, — их составление рассматривается нами как метод выявления закономерностей фациальной приуроченности ископаемых организмов, закономерностей фациальной смены, миграций и т. д.

Вообще к графическому методу как во многих случаях более наглядному и точному по сравнению со словесным способом передачи наблюдений и мыслей, а в полевой обстановке — более быстрому, необходимо прибегать возможно шире. Графика может заменить длинные описания, и они могут быть в поле сведены к минимуму (иногда к нескольким словам, буквам, стрелкам и т. п., которыми снабжаются рисунки).

1. Полевые рисунки

Наиболее распространенными в полевой практике палеоэколога являются рисунки-схемы и точные штриховые рисунки; желательно (где это потребуется) выполнение рисунков цветными карандашами и красками.

Схематические рисунки обычно применяются для иллюстрирования разрезов. Им придают или вид колонок, ограниченных прямыми линиями, или, что будет более отвечать нашим целям, вид «лестницы», которая отражает наблюдаемый в природе профиль (рельеф) обнажения, создаваемый чередованием более устойчивых слоев одного состава, выступающих в виде карнизов, и более рыхлых слоев другого состава, образующих в разрезе ниши (рис. 8). Колонкам при их вычерчивании также может быть придана рельефность, если более устойчивые слои разреза обводить со всех сторон толстой линией.

Условные обозначения для различных типов пород и для тектурных особенностей (косая слоистость, поверхности размыва и др.), выработанные автором или заимствованные из существующих инструкций, необходимо выдерживать во всех схемах однообразно. На разрезах должно быть также обозначено расположение окаменелостей (внизу, в середине или вверху слоя, на границах слоев), скопления окаменелостей, их ориентировка, сохранность (например: одно- или двустворчатые раковины у пластинчатожаберных моллюсков), норы роющих животных, ходы камнеточцев и др.

При описании обнажений эти рисунки желательно располагать в полевой книжке таким образом, чтобы сбоку оставалось достаточно места для послыжного описания и указаний на фауни-

стическое (флористическое) содержание, частоту нахождения отдельных видов фауны и пр. Для этого рисунок удобнее помещать на левой странице раскрытой полевой книжки. Масштаб рисунка разреза должен быть взят таким, чтобы на нем нашли место все отмечаемые детали.

В целях приближения зарисовок разрезов к натуре, в полевой книжке, и затем в печати, могут быть даны рисунки разрезов

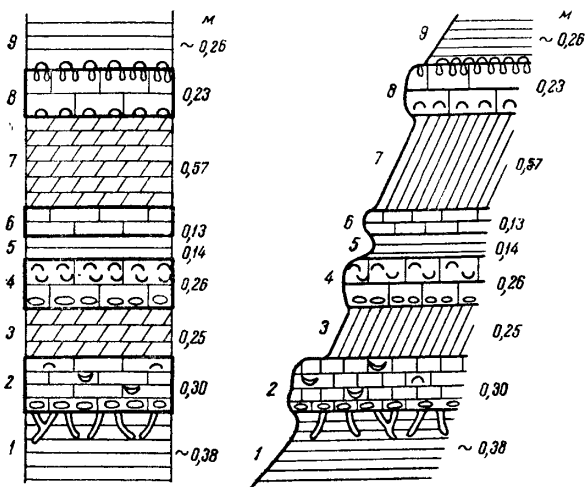


Рис. 8. Два различных способа схематического изображения разрезов

в более «вольной» манере (рис. 9 и 10). На них условные знаки, обозначающие литологический состав отдельных слоев, не вычерчиваются при помощи линейки и угольника, а в несколько схематизированном виде передаются естественная отдельность породы, распределение остатков фауны и флоры, а также другие особенности слоев.

Очень важно при наблюдениях в поле зарисовывать различные детали: изображать расположение и ориентировку окаменелостей, особенности их захоронения, особенности строения, различные образования на поверхностях слоев и т. п. (рис. 11 и 12); в некоторых случаях приходится давать рисунки изучаемого объекта в нескольких плоскостях.

Рисунки должны быть снабжены указаниями на естественные размеры изображаемых объектов, а в случае одинаково ориентированных объектов (гребней ряби, удлиненных раковин моллюсков

ков, растений и др.) — также на их ориентировку относительно стран света. Рисунки должны быть простыми, контурными, с нанесением, в случае выпуклых предметов, теней штриховкой, с выделением всех важных особенностей изображаемого объекта и с опущением несущественного.

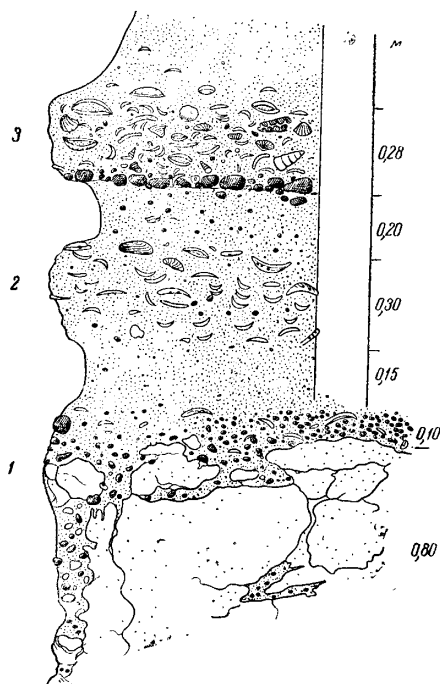


Рис. 9. Рисунок разреза (обнажения) с показом структурных и текстурных особенностей пород, распределения раковин моллюсков, их количества, сохранности и ориентировки. Основание сузакского яруса в Северной Фергане, в районе кишлака Варзык. (Полевой рисунок)

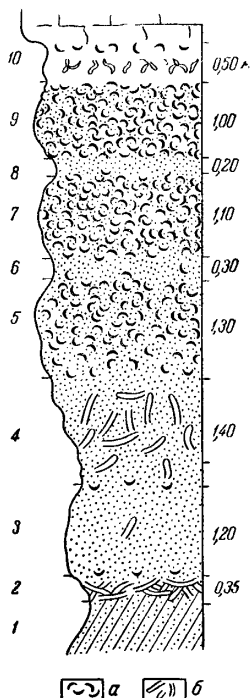


Рис. 10. Рисунок разреза, вскрывшего слои устричников, состоящие из разрозненных, различно ориентированных створок *Tarkostrea turkestanensis* (R o m.) (а) и норы среднехвостых раков *Callianassa* (б). Алайский ярус палеогена. Юго-западная Фергана, Сулюкта. (Полевая зарисовка)

Необходимо также делать штриховые рисунки обнаженных участков, отдельных обнажений или их частей для иллюстрирования общего вида особенно интересного обнажения или особенностей залегания слоев и т. п. Для тех же целей в ряде случаев

могут быть применены краски и цветные карандаши, что особенно необходимо для передачи цвета пород (например, пестроцветных толщ).

Карандашные рисунки (черные) делаются графитовым карандашом средней твердости. В тех случаях, когда изображается



Рис. 11. Устричник, образованный раковинами *Ostrea hemiglobosa* Rom. var. *kafirniganica* Вигач. Сузакский ярус. Северная Фергана, Аксай. (Полевой рисунок)

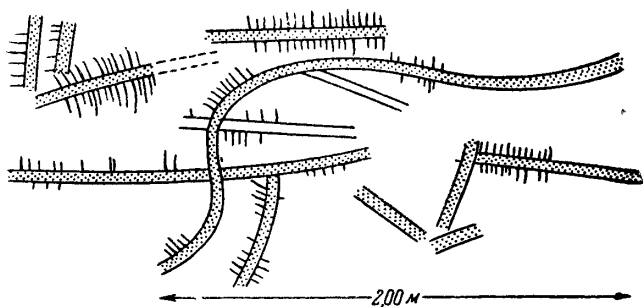


Рис. 12. Стигмарии с ризоидами на верхней поверхности слоя глинистого известняка. Нижний карбон. Северо-Западное крыло Подмосковского бассейна, рч. Ретиша. (Полевая зарисовка)

местность с многими планами, рекомендуется пользоваться двумя или тремя карандашами различной твердости и рисовать наиболее мягким карандашом передний план, карандашом средней твердости — средний план, а жестким карандашом — дали (рис. 13а). Этим простым способом на рисунке хорошо достигается перспектива. Раскраску отдельных геологических горизонтов и слоев лучше наносить не на рисунок, а на покрывающую его восковку; цвета желательно брать близкими к естественным

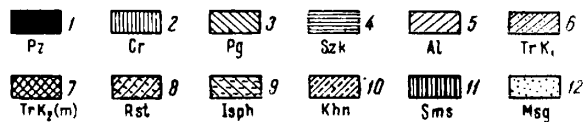
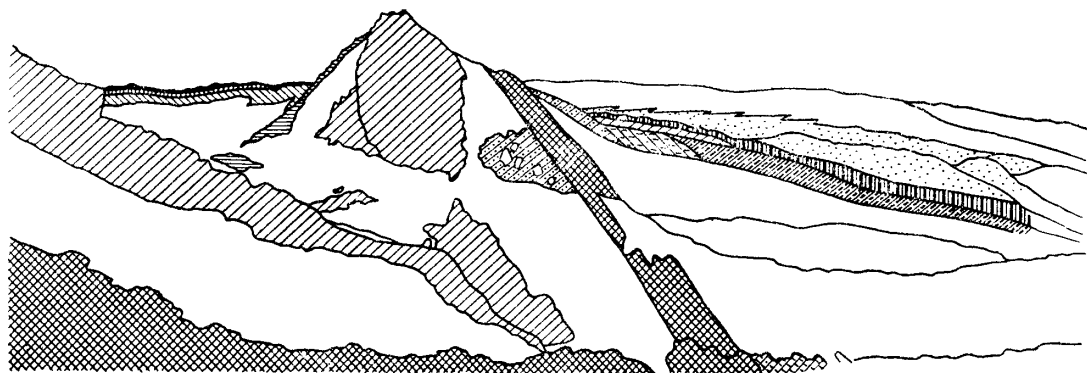


Рис. 136. Стратиграфические обозначения к рисунку 13а, даваемые штриховыми обозначениями или цветными карандашами на восковке, накладываемой на рисунок

1—палеозой; 2—мел; 3—палеоген вообще. Подразделения морского палеогена: 4—сузакский ярус, 5—алайский ярус; 6—нижнетуркестанский горизонт; 7—верхнетуркестанский горизонт; 8—ригиданский ярус; 9—исфиринский ярус; 10—ханабадский ярус; 11—сумсарский ярус; 12—массагетский ярус (континентальные верхи палеогена и неоген)

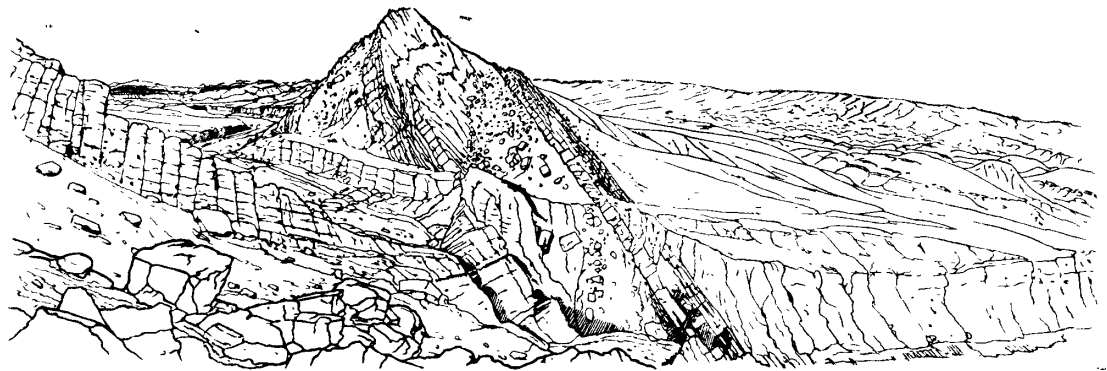


Рис. 13а. Разрез палеогена в Северо-Восточной Фергане в местности Сурхи, к востоку от кишлака Варзык
(Полевой рисунок карандашами различной твердости)

цветам слоев. На рис. 13б, дающем геологическую трактовку изображенной местности, стратиграфические обозначения даны (на восковке) графическим способом.

2. Рисунки в печатных работах

Полевые штриховые рисунки, исполненные тушью, дают весьма желательный иллюстрационный материал для печатных работ, а также для экспозиции в музеях.

Схематические рисунки разрезов, помещаемые в работах, необходимо снабжать условными обозначениями, изображающими отдельные систематические группы, роды или виды ископаемых организмов (рис. 14). Эти обозначения для лучшего восприятия должны передавать в схематизированном виде контуры окаменелостей; их необходимо ставить точно против слоев, в которых окаменелости были найдены. Относительное обилие различных окаменелостей может быть показано различной величиной условных значков или иным способом. При сопровождении рисунков разрезов такими обозначениями, внутри их должны быть сохранены знаки породообразующих остатков организмов.

Из отдельных разрезов составляются профили, или схемы распределения осадков, фауны и флоры (со значительным превышением вертикального масштаба над горизонтальным, но с соблюдением относительных расстояний между разрезами).

Таких профилей, или схем должно быть по меньшей мере три (табл. XVII): 1) стратиграфический, 2) литологический или профиль осадков и 3) палеоэкологический.

На стратиграфическом профиле выделяются цветом или штрихом только стратиграфические единицы.

На литологическом профиле внутри стратиграфических подразделений выделяются отдельные слои (пласты) пород. В процессе литологического изучения пород должны быть выявлены их диагенетические изменения и восстановлен первичный облик осадков. Тогда профиль может быть назван *профилем осадков* (рис. 15). Состав пород или осадков обозначается на профилях штрихами или красками, наиболее близкими к характерной естественной окраске пород.

При составлении палеоэкологического профиля на основу, на которой помимо стратиграфических подразделений нанесены также границы слоев, различными условными обозначениями наносятся находки фауны и флоры (рис. 16). Этими знаками (например, геометрическими: кружки, точки, крестики, прямые линии, линии под различным наклоном и т. п., или же знаками, в схематизированном виде передающими контуры окаменелостей) обозначаются отдельные виды, роды или крупные систематические группы (или же отдельные комплексы форм и биоценозы). Далее, для обозначения отличающихся в экологическом отношении форм или групп (например, обитатели береговой зоны, зоны более уда-

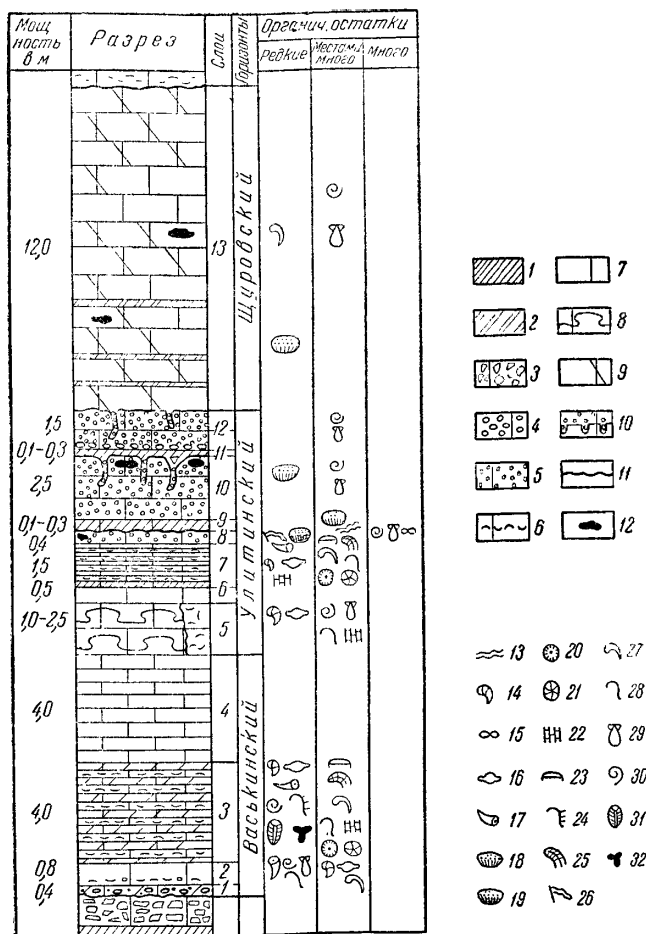


Рис. 14. Схематический рисунок разреза в печатной работе, со значками, обозначающими различных животных и растения, заключенные в отдельных слоях

1—глины; 2—хемогенные глины; 3—известняковые брекчии; 4—известняковые конгломераты; 5—копрогенные известняки; 6—микрослонистые и шламовые известняки с прослоями органогенного детрита; 7—микрозернистые и шламовые известняки; 8—водорослевые биогермные известняки; 9—доломитизированные известняки; 10—глубокие норки животных в основании копрогенных прослоев; 11—размывы; 12—конкреции кремня; 13—строматолиты; 14—различные мелкие фораминиферы; 15—палеонубекулярин; 16—фузулииды; 17—одиночные кораллы; 18—хететиды; 19—колонии Rugosa; 20—криноиды; 21—морские ежи; 22—мшанки; 23—Chonetes; 24—Linoproductus; 25—Dicyoclostus; 26—Meekella; 27—Choristites; 28—плеченогие без родового обозначения; 29—пластинчатожаберные моллюски; 30—брюхоногие моллюски; 31—трилобиты; 32—остатки рыб. (Из работы Е. А. Ивановой и И. В. Хворовой, 1955)

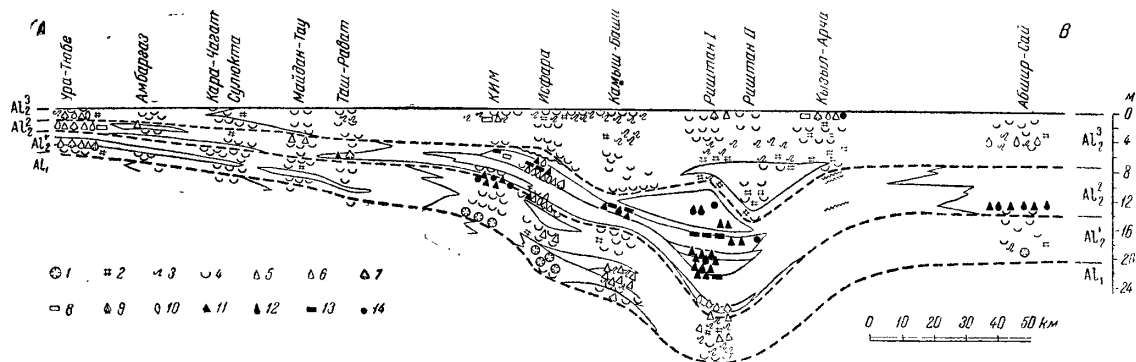


Рис. 16. Схема распределения фауны и флоры позднеалайского времени в южной части Ферганского залива.
(Палеоэкологический профиль)

1—морские ежи; 2—мшанки; 3—серпулы; 4—устрицы; 5—*Turritella*; 6—*Meretrix*; 7—*Cardita*; 8—*Panopaea*; 9—*Cardium*; 10—*Cucullaea*; 11—*Eulima*; 12—*Meretrix tshangirtaschensis*; 13—*Unio*; 14—*Diplodonta* aff. *renulata*. Краской залиты знаки обитателей вод с пониженной соленостью. (Из работы А. И. Осиповой, 1956)

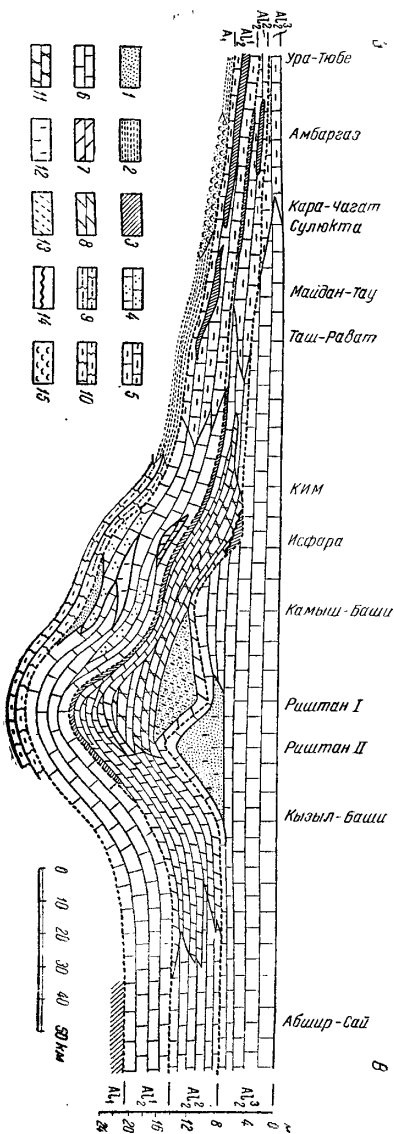


Рис. 15. Схема распределения осадков позднеатланского времени в южной части Фриганского залива. (Профиль осадков)

1 - песок; 2 - алевролит; 3 - серые и зеленые глинистые илы; 4 - песчано-известковые илы; 5 - глинистые известковые и глинисто-дермидовые илы; 6 - дермидовые, ракушечные и устричные известковые осадки; 7 - известково-доломитовые илы; 8 - доломитные илы; 9 - известково-доломитовые илы; 10 - доломитизированные известковые осадки; 12 - иловатые илы; 13 - доломитовый ил; 14 - неровная поверхность разлома; 15 - устрички. (Из работы А. И. Сидорова, 1956)

ленной от берега и т. д.; формы эвригалинные, стеногалинные и т. д., см. рис. 18; формы зарывающиеся, прирастающие, ползающие и т. д.) отдельные группы знаков даются с различной дополнительной нагрузкой (с точками, с сплошной заливкой) или же различными цветами. Частота нахождения соответствующих организмов в отдельных местах профиля может быть обозначена различным количеством знаков или их различной величиной.

При составлении и анализе палеоэкологических профилей необходимо помнить о том, что совместно захороняются организмы бентоса, нектона и планктона и что бентос может быть захоронен не на месте его обитания. Второе обстоятельство не играет роли при составлении палеоэкологических профилей (карт и других схем) мелкого масштаба, так как, как правило, трупы и скелеты донных организмов волнами и донными течениями перемещаются недалеко от мест их обитания. При составлении же полных или частичных (см. ниже) палеоэкологических профилей крупного масштаба должны быть учтены также и моменты совпадения или несовпадения мест обитания и захоронения.

Профили, одновременно показывающие распределение осадков, связанных с ними организмов и их экологических особенностей, называются **ф а ц и а л ь н ы м и п р о ф и л я м и**. При рассмотрении таких профилей особенно ясно выступает связь различных донных форм и групп организмов с различными осадками (в тех случаях, если они захоронены на месте обитания).

Сделаем некоторые дополнительные замечания к составлению профилей (схем) распространения фауны, флоры и осадков:

а) когда стратиграфия проста (профиль охватывает малое число горизонтов), можно обойтись без специального стратиграфического профиля, так как стратиграфическая основа дается и на других профилях;

б) участки на профилях между изученными разрезами могут быть оставлены пустыми или же могут быть путем интерполяций заполнены обозначениями, что предпочтительнее. Делать это, однако, следует только в том случае, когда для интерполяций имеется достаточно данных. В описании профиля необходимо указать фактический материал, который использовался для его составления; на самом же профиле линиями необходимо обозначить положение и вертикальную протяженность изученных разрезов;

в) если толщина фациально сильно изменчива и в вертикальном направлении представляет частое чередование повторяющихся слоев различного состава и различного фаунистического и флористического содержания — профили могут быть схематизированы в том смысле, что внутри отдельных горизонтов такое чередование различных типов пород, осадков и соответствующих им комплексов организмов показывается меньшее число раз, чем оно имеет место на самом деле. Это должно быть оговорено в объяснении к профилю;

г) на палеоэкологических профилях, составленных для фациально сильно изменчивых толщ или же очень богатых органическими остатками, обилие условных значков затрудняет проследивание распространения отдельных форм и групп организмов. Поэтому рекомендуется давать, помимо полных профилей, также профили с частичной (выборочной) загрузкой (рис. 17). На таких рисунках показываются в экологическом аспекте лишь некоторые группы организмов или другие палеоэкологические особенности;

д) по той же причине при составлении фациальных профилей палеоэкологические данные можно наносить на восковую бумагу, накладываемую на профиль распределения осадков.

Профили бывают недостаточно наглядными также в тех случаях, когда смена фаций происходит медленно, на больших горизонтальных расстояниях. В таких случаях в дополнение к фациальным профилям необходимо давать схемы зонального и фациального распределения осадков, фауны и флоры (рис. 18). Такие схемы более ясно выявляют закономерности в распределении осадков, органических форм и их комплексов на дне ископаемого бассейна и показывают их естественную смену («гаммы», «ряды», «цепи»).

На таких рисунках дается полоска смены осадков от берега (в тех случаях, если он может быть установлен) в глубь водоема, с обозначением значками, под каждым «звеном» осадочного ряда, животных и растений, населявших эту полосу дна. Полоска с обозначениями органических форм может быть двурядной: в верхнем ряду более крупными значками обозначаются преобладающие формы, а в нижнем, более мелкими значками, — формы, играющие в данной фации второстепенную роль. Такие схемы даются для drobных отрезков времени и, в случае наличия фактического материала, для частей ископаемого бассейна, для которых они будут разными.

Помимо рассмотренных графических изображений палеоэкологических и литологических данных и обобщений могут быть составлены также и другие схемы.

Так, например, схема на рис. 19 показывает зональное распределение (по глубинам) фауны и флоры в отдельные моменты (например, века) истории бассейна.

Сопоставление таких схем, даваемых для последующих моментов истории бассейна, показывает: 1) четкую приуроченность организмов к определенным зонам, 2) иногда некоторое смещение в распределении их по зонам, чему должно быть найдено объяснение, и 3) изменения, происходившие в населении бассейна и его зональном распределении в моменты общего изменения условий жизни (например, солёности).

Схемы стратиграфического распространения отдельных организмов (рис. 20) отмечают появление одних форм (или групп форм), исчезновение других, вспьшки в развитии или периоды угасания, но они не раскры-

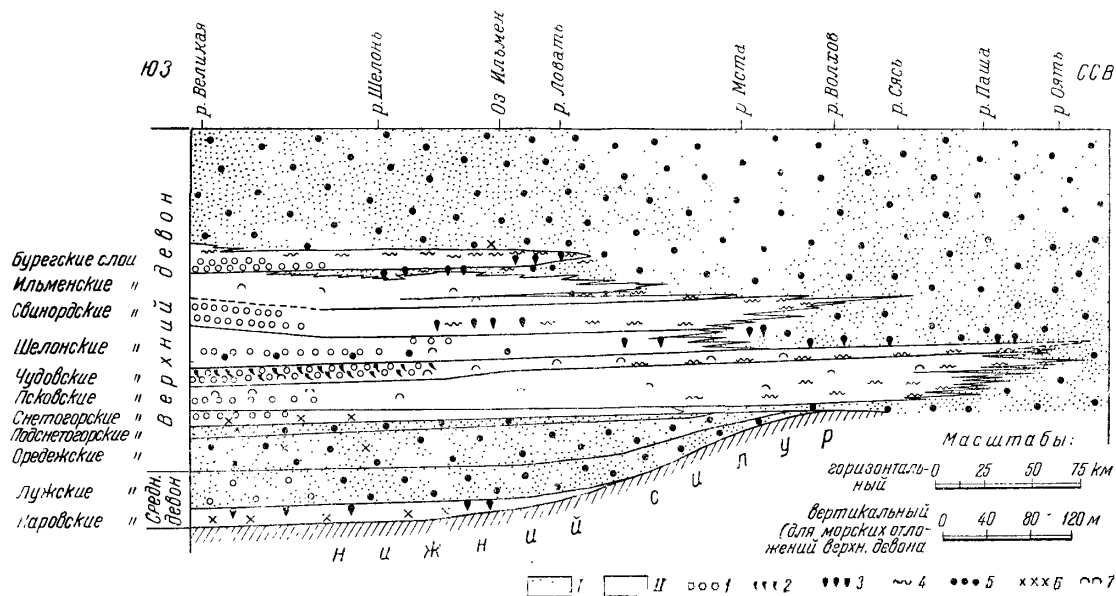


Рис. 17. Частичный (выборочный) палеоэкологический профиль среднего и верхнего девона восточной половины Главного девонского поля

1—нижняя красноцветная и верхняя пестроцветная толщи; II—морские и лагунные отложения; 1—строматопороиды и синезеленые водоросли *Girvanella-Pycnostroma*; 2—ругозы; 3—лингулы; 4—ходы червей; 5—рыбы, кроме *Osteolepis*, *Dipterus* и *Ptyctodus*; 6—*Osteolepis* и *Dipterus*; 7—*Ptyctodus*

вают экологические особенности и обстановки жизни ископаемых фаун. Такие схемы только поднимают вопрос о существовании физико-географических процессов, которые приводили к изменениям в органическом мире, во многом сходным у отдельных его групп.

Значительно более показательными являются схемы стратиграфического и фациального распространения (рис. 21), сопровождаемые литологической колонкой. Смена

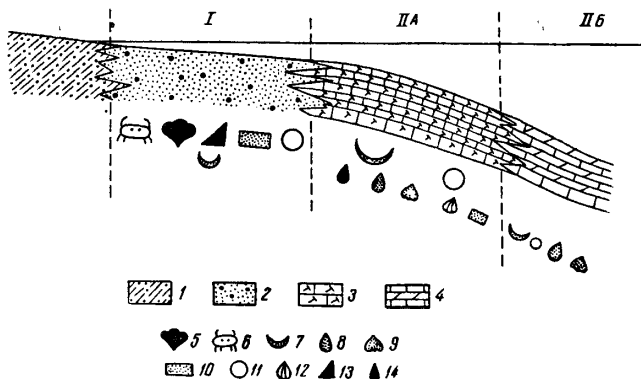


Рис. 18. Схема зонального и фациального распространения осадков, фауны и флоры в северной части Ферганского залива в среднесузакское время палеогеновой эпохи. (К карте, рис. 22)

I — литоральная зона; IIА — верхняя часть мелководной зоны; IIБ — нижняя часть мелководной зоны; 1 — дельтовые красноцветы; 2 — гравийники, пески, терригенно-известковые осадки; 3 — де-гритусовые, оолитовые, фораминиферовые известковые осадки, устричники, ракушечники; 4 — тонко-зернистые известковые, доломитово-известковые и алевроитово-карбонатные илы; 5 — известковые водоросли; 6 — роющие раки *Callianassa*; 7 — устрицы; 8 — *Meretrix*; 9 — *Cardita*; 10 — *Panopaea*; 11 — *Pectunculus*; 12 — *Cardium*; 13 — *Potamides*; 14 — *Meretrix tschangirtaschensis* Liw et al. Горизонтальная линия — уровень моря. Условные знаки эвригалинных форм заполнены точками, а знаки обитателей вод с пониженной соленостью залиты краской

пород, показываемая колонкой, уже дает определенное (правда, неполное) указание на события в физико-географической жизни бассейна, которые не только влияли на расцвет или угасание тех или других форм организмов, но также являлись движущими силами изменений и эволюции фауны и флоры, вызывали миграции и приводили к гибели части населения бассейна.

Когда имеющийся материал пригоден для освещения не только одного направления в пространстве (одной «линии профиля»), но также и некоторой площади, в дополнение к профилям литологическому или же профилю осадков, к профилям палеоэкологическому и фациальному составляются карты литологические или же карты осадков, палеоэкологические и фациальные для отдельных моментов существования ископаемых бассейнов по отдельным стратиграфи-

ческим горизонтам или более дробным их подразделениям. На литологических картах показывается распределение (зональное или более дробное) пород, на картах осадков — распределение осадков ископаемого бассейна; на палеоэкологических картах условными значками показывается распределение различных форм или групп ископаемых организмов. Фациальные карты

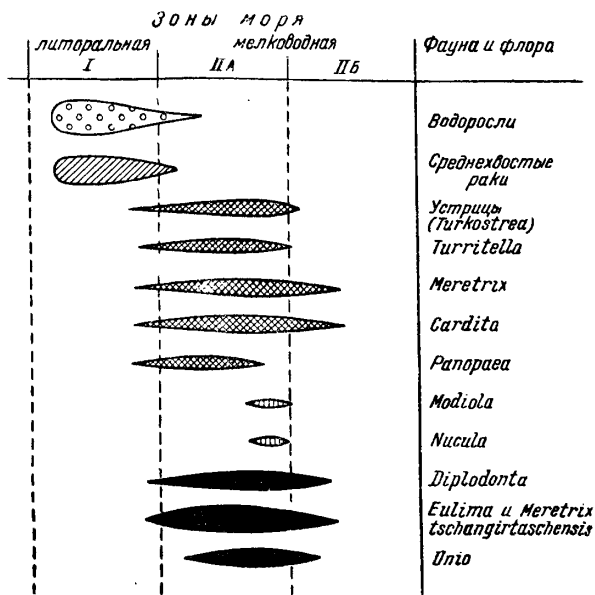


Рис. 19. Схема зонального распределения основной макрофауны и флоры в Ферганском заливе палеогенового моря в середине позднеалайского времени

Перекрещивающаяся штриховка — эвригалинные формы; вертикальная штриховка — обитатели вод нормальной солености; сплошная заливка — обитатели вод пониженной солености. IIА — верхняя часть мелководной зоны, IIБ — нижняя часть мелководной зоны

(рис. 22) синтезируют наши знания о распределении и взаимосвязях осадков и населения бассейна в пределах изученной площади. Знаки и раскраска карт даются такие же, как на профилях. Как и при составлении фациальных профилей, можно рекомендовать, в случае обилия фактического материала, наносить палеоэкологические данные на восковую бумагу.

Очень интересными и показательными являются так называемые «сингенетические схемы», предложенные В. П. Колесниковым (1949), в которых даются особым образом составленное родословное дерево группы животных, например,

семейства моллюсков, и рядом одна или несколько карточек (рис. 23). Родословное дерево рисуется на фоне отдельных зон морского дна и на нем очень ясно выступают соотношения между отдельными видами, а также степень и зональность их распространения. На карточках указываются размещение и миграции отдельных видов.

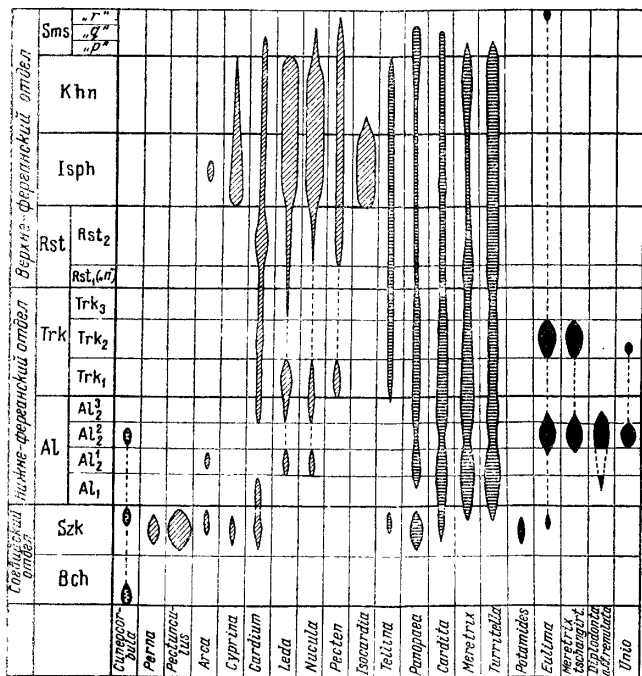


Рис. 20. Схема стратиграфического распространения некоторых родов и видов пластинчатожаберных и брюхоногих моллюсков ферганского палеогена

1—обитатели вод повышенной солености; 2—обитатели вод нормальной морской солености; 3—эвригалинные формы; 4—обитатели вод пониженной солености

Такие схемы, передающие ход событий во времени и в пространстве, изображают судьбы отдельных систематических групп организмов. По сравнению с карточками, входящими в такие схемы, карточки того типа, который показан на рис. 22, обладают тем преимуществом, что на них показаны 1) грунты и 2) комплексы форм, населявшие бассейн.

Очень показательны «схемы палеоэкологического анализа фаций», дающие наглядное представление о насыщенности породы органическими остатками, об особенностях их

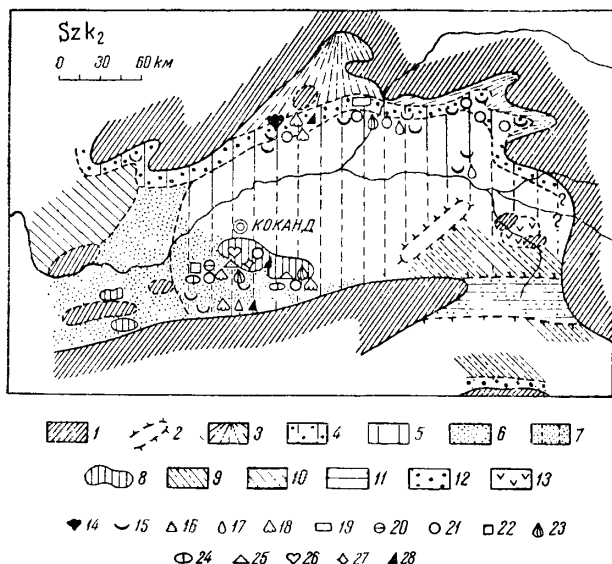


Рис. 22. Схематическая фациальная карта Ферганского залива палеогенового моря в среднесузакское время

1—суша; 2—подводные гряды; 3—красноцветные дельтовые осадки. Морские осадки: 1—песчано-известковые осадки с гальками и гравийные пески с норами раков *Callianassa*, водорослевые известняковые образования; 5—известковые осадки: фораминиферовые, детритусовые, устричные (пунктиром показано предполагаемое распространение); 6—пески и алевриты, местами с галькой и норами *Callianassa*; 7—пески и алевриты, неравномерно-карбонатные, местами с галькой и норами *Callianassa*; 8—терригенно-доломитовые и доломитовые илы; 9—глинистые и алевритово-глинистые илы; 10—глинистые и диатомовые илы; 11—грубые терригенные осадки; 12—пески с галькой. Лагуновые осадки: 13—гипсы. 14—известковые водоросли; 15—устрицы; 16—*Turritella*; 17—*Meretrix*; 18—*Cardita*; 19—*Panopaea*; 20—*Lucina*; 21—*Pectunculus*; 22—*Cyprina*; 23—*Cardium*; 24—*Cucullaea*; 25—*Arca*; 26—*Modiola jeremejevi*; 27—*Cuneocorbula*; 28—*Potamides*

захоронения, а также о систематическом и экологическом составе фауны и флоры (рис. 24). Много дают также «схемы филогенеза и фациальной приуроченности» видов одного рода, на которых филогенетические ветви видов одновременно указывают фации, где они встречались (рис. 25), и «схемы расселения» отдельных видов, показывающие одновременно пути и время расселения (рис. 26).

По замыслу элементарно простые, но очень много дают «таблицы соотношений между наблюдениями и выводами», на которых выписаны, с одной стороны, наб-

людения, сделанные над отложениями какого-нибудь бассейна, его населением, населением суши и особенностями захоронения органических остатков, а с другой — все выводы, к которым приходит исследователь. От наблюдений к выводам протягиваются линии. Чем больше линий от различных наблюдений сходится, как в фокусе, у какого-нибудь вывода, тем более обоснованным может считаться этот вывод (Геккер, Рябинин, Раммельмейер и Филиппова, 1948).

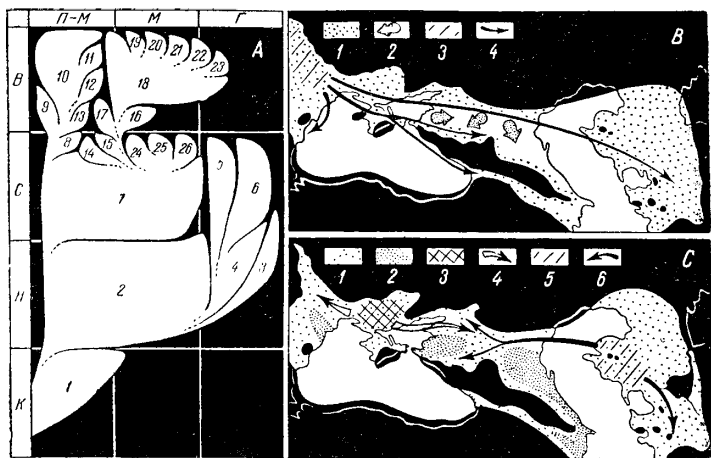
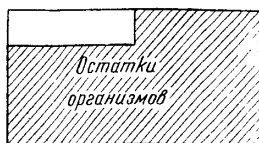
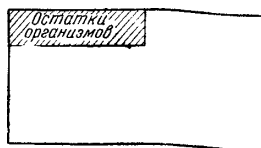


Рис. 23. „Сингенетическая схема“ сарматских *Mactridae*

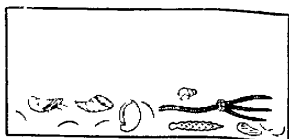
А—схема стратиграфического и палеобатиметрического распространения видов. ПМ—прибрежно-мелководные отложения; М—мелководные отложения; Г—глубоководные отложения. К—конкские слои; Н—нижнесарматские слои; С—среднесарматские слои; В—верхнесарматские слои. 1–26—различные виды рода *Mactra*, среди них: 2—*Mactra eichwaldi* Lask.; 7—*Mactra fabreana* d'Orb.; 8—*Mactra pallasi* (Bailey); 15—*Mactra subvitaliana* Koles. В—схема расселения видов в нижнесарматское время и в начале среднесарматского; 1—области, заселенные *Mactra eichwaldi* Lask.; 2—вторжение нижнесарматских мактр в глубоководную зону; 3—область первоначального развития *Mactra fabreana* d'Orb.; 1—пути расселения того же вида. С—схема расселения среднесарматских мактр: 1—области, заселенные *Mactra fabreana* d'Orb.; 2—области, заселенные глубоководными мактрами; 3—область первоначального развития *Mactra subvitaliana* Koles.; 4—пути расселения того же вида; 5—область первоначального развития *Mactra pallasi* (Bailey); 6—пути расселения того же вида. (Из работы В. П. Колесникова, 1949)

Одной из конечных целей палеоэкологического исследования должно являться возможно более полное «восстановление» во всех ее проявлениях жизни отдельных ископаемых организмов и целых фаун и флор во все время их существования.

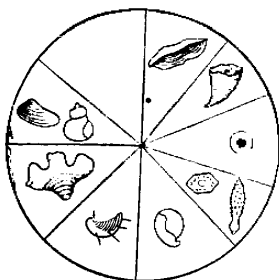
Эти «реконструкции жизни в геологическом прошлом» должны быть даны в виде очерков, но их необходимо также иллюстрировать «картинами жизни» (прежнее название: «геологические ландшафты»). Уже с самого начала исследований



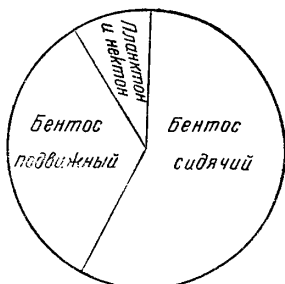
a



b



в



г



д



Рис. 24. Схема палеоэкологического анализа фации переслаивания (зоны прибрежного мелководья) среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна

a — насыщенность органическими остатками слоев известняка (слева) и слоев мергеля и глины (справа); *b* — характер захоронения органических остатков в слоях глины и мергеля (вверху) и слоях известняка (внизу); *в* — систематический состав; *г* — общий экологический состав; *д* — экологический состав плеченогих. Условные обозначения для систематического состава: 1 — фораминиферы; 2 — одиночные четырехлучевые кораллы; 3 — мшанки; 4 — плеченогие; 5 — морские лилии; 6 — морские ежи; 7 — брюхоногие и пластинчатожаберные моллюски. (Из работы Е. А. Ивановой, 1949 г.).

необходимо продумывать и собирать материал для «картин жизни».

«Картины жизни» необходимо давать отдельно для каждого естественного комплекса форм (биоценоза), для каждой фации

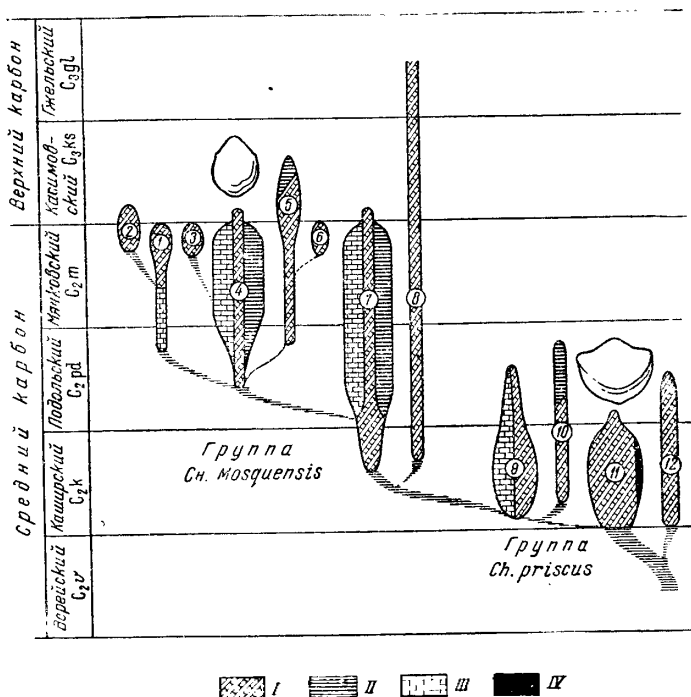


Рис. 25. Схема филогенеза и фациальной приуроченности двух групп рода *Choristites* Fisch.—гр. *Choristites mosquensis* и гр. *Choristites priscus*—в Подмосковном средне- и позднекаменноугольном бассейне

I—переслаивание глины и известняков; II—известняки органогенно-обломочные; III—известняки шламовые; IV—доломиты.

1—*Choristites loczyi* Frck sem. Chao; 2—*Ch. loczyi* Frck sem Chao. var. *transversalis* A. et E. Ivan.; 3—*Ch. tashenkensis* A. et E. Ivan.; 4—*Ch. mosquensis* Fisch.; 5—*Ch. mosquensis* Fisch. var. *solida* A. et E. Ivan.; 6—*Ch. mosquensis* Fisch. var. *longiuscula* A. et E. Ivan.; 7—*Ch. sowerbyi* Fisch.; 8—*Ch. densicostatus* Ivan.; 9—*Ch. radiculosus* A. et E. Ivan.; 10—*Ch. n. sp.*; 11—*Ch. priscus* Eichw.; 12—*Ch. uralicus* Leb. var. *brevicula* A. et E. Ivan. (Из работы Е. А. Ивановой, 1949 г.)

и для отдельных отрезков геологического времени; необходимо избегать так называемых «картин-зверинцев», на которых на одном листе бумаги изображается в неестественных соотношениях вся или большая часть известной фауны (флоры) данного отрезка времени.

VI. ФОТОГРАФИЧЕСКАЯ ДОКУМЕНТАЦИЯ ПОЛЕВЫХ НАБЛЮДЕНИЙ

Фотографическая документация полевых наблюдений необходима, так как не все исследователи могут сделать зарисовки с требуемой точностью и убедительностью. Фотографирование

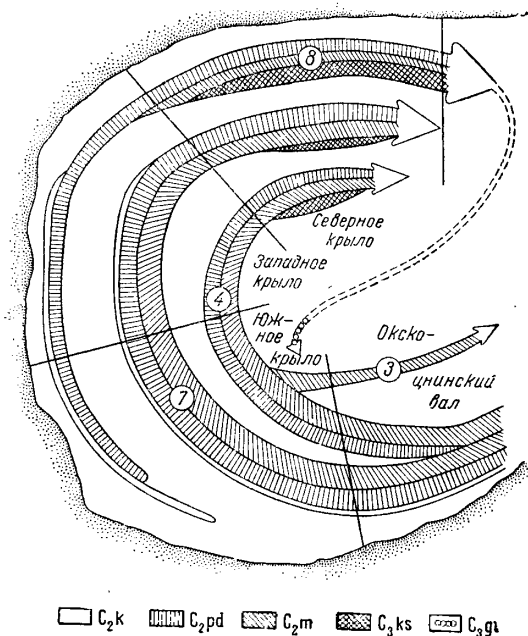


Рис. 26. Схема расселения группы *Choristites mosquensis* Fisch. в Подмосковном бассейне. Условные знаки обозначают отдельные горизонты среднего и верхнего карбона

3—*Choristites tashenkensis* A. et E. Ivan.; 4—*Ch. mosquensis* Fisch.;
7—*Ch. sowerbyi* Fisch.; 8—*Ch. densicostatus* Ivan.
(Из работы Е. А. Ивановой, 1949 б)

отнимает меньше времени, чем рисование, и, наконец, фотографический снимок всегда будет являться более «правдивым», хотя и не всегда более ясным документом, чем рисунок.

При полевых палеоэкологических исследованиях главное внимание должно быть обращено на фотографическую документацию деталей, как-то: интересные части разрезов, вскрываемые

обнажениями, характер захоронения окаменелостей, характер поверхностей слоев, покрытых следами ползания животных, сохранившиеся ископаемые биоценозы и т. п. (табл. XIV, XV и XVI). При этом необходимо помнить, что фотография дает хорошие результаты только в случае достаточной оттененности рельефа снимаемого объекта, поэтому нерельефные предметы предпочтительнее рисовать.

Детали, интересные в палеоэкологическом отношении, должны сниматься с тем расчетом, чтобы отчетливо выступало то, что желательно показать, и чтобы при малом фокусном расстоянии в фокусе находились как сами объекты (окаменелости и др.) на всем их протяжении, так и их фон. Для этого бывает выгоднее изготовить более мелкий четкий снимок с несколько более дальнего расстояния для последующего увеличения.

Когда при детальной близкой съемке аппаратом с матовым стеклом (без видоискателя и приспособления для фокусирования, типа ФЭД) предметов, расположенных на косой или горизонтальной поверхности, нельзя воспользоваться штативом, то съемку можно производить с рук. Для того чтобы снимаемый предмет оказался при съемке в фокусе, необходимо запомнить положение тени от аппарата при наведении его на фокус при помощи матового стекла; при съемке необходимо следить за тем, чтобы тень аппарата падала на то же место, как и при наведении аппарата на фокус.

Фотоснимок детали или обнажения должен сопровождаться в полевой книжке схематической зарисовкой снимаемого объекта. На зарисовке выделяются отдельные экземпляры окаменелостей, границы слоев, наносятся их номера и т. п.; здесь же отмечаются размеры снимаемых объектов.

Помещение рядом с объектом, интересным в палеоэкологическом отношении, метра, молотка или иного предмета полевого снаряжения «для масштаба» является нежелательным, так как снимок имеет целью способствовать перенесению зрителя в воображении в обстановку жизни вымерших организмов и в обстановку образования ископаемых осадков. Посторонние же предметы служат лишь помехой. Поэтому рекомендуется замечать снимаемые объекты, чтобы затем в подписях к фотографиям проставить величину уменьшения.

VII. ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПОЗИЦИЯ *

Палеоэкологические экспозиции значительно отличаются от обычных музейных экспозиций палеонтологических материалов.

* Говоря об экспозиции палеоэкологических материалов, необходимо указать, что экспозиционная работа может рассматриваться также как один из методов исследовательской работы. При подготовке музейной экспозиции, требующей наглядного показа материала и составления предельно сжатых объяснительных текстов и графики, обычно выявляются не вполне доработанные вопросы, что способствует их разрешению.

Палеоэкологическая экспозиция только в том случае может считаться хорошей, если она, во-первых, переносит музейного посетителя в полевую обстановку, во-вторых, — и это является основным — в обстановку того времени, когда выставленные окаменелости являлись живыми организмами, а породы — только что отложенными осадками, и, в-третьих, если экспозиция вводит посетителя в круг различных вопросов и проблем прошлой жизни нашей планеты и связывает их с настоящим временем.

Вследствие этого выставка должна быть построена так, чтобы она позволила зрителю возможно более легко перенестись в обстановку, из которой взяты выставленные объекты и, далее, в обстановку, в которой они жили; поэтому все лишнее, не имеющее к данной теме непосредственного отношения, должно быть устранено. Помехою для сосредоточения внимания зрителя могут, например, являться яркость окраски фона, на котором монтированы образцы, излишняя вычурность шрифтов пояснительных текстов и даже такая мелочь, как инвентарные номера и другие отметки условными красками и знаками, если они нанесены при инвентаризации на лицевую сторону образцов.

Показ зрителю таких обозначений (быть может, позволительный в коллекциях руководящих окаменелостей) в выставке материалов по палеоэкологии неприемлем, так как они находятся в полном противоречии с экспонируемой тематикой (жизнью органического мира геологического прошлого). Простым выходом из этого положения является нанесение инвентарных номеров (вообще возможно более мелких размеров) на нижнюю или на боковую поверхность образца.

Палеоэкологические экспозиции можно строить в следующих направлениях:

а) можно показать основные экологические особенности населения бассейнов различных типов;

б) можно во всех подробностях показать жизнь и условия жизни в отдельных детально изученных ископаемых бассейнах, рассмотрев их население по отдельным одновозрастным фациям и проследив изменения, происходившие в населении бассейна за время его существования;

в) можно показать различные приспособления (к разному образу и условиям жизни) у представителей какой-нибудь одной систематической группы;

г) можно показать явления параллелизма и конвергенции у представителей одной и той же или у различных групп организмов; мыслима экспозиция и по другим экологическим темам.

Сама выставка экспонатов дается иначе и более «вольно» (табл. XVIII, XIX), чем до сих пор принято выставлять палеонтологический материал (в систематическом порядке или в порядке геохронологическом). Выставляемые образцы не располагаются горизонтальными или вертикальными рядами. Они группируются в каждом отдельном случае различно: то сбли-

жаются, то удаляются друг от друга, в зависимости от тематической связанности и количества сопровождающего их текстового и графического материала. Образцы горных пород перемежаются с отдельными окаменелостями и с более крупными плитами с окаменелостями, в зависимости от хода развиваемой мысли; при наличии богатой фауны и флоры следует выставлять не все формы, а те, которые наиболее ярко характеризуют комплексы форм, связанные с определенными частями ископаемых водое-

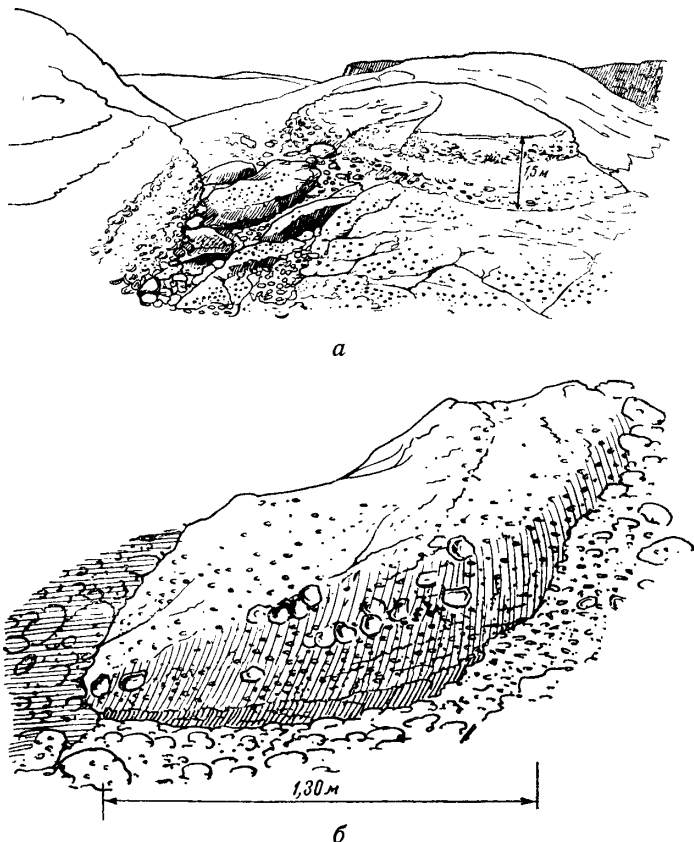


Рис. 27. Палеоэкологический памятник. (Полевые зарисовки)

а—выход палеозойских известняков, источенных палеогеновыми моллюсками-каминеточками *Lithodomus* и покрытых устричником, заключающим источенные известняковые гальки (алайский ярус палеогена). Таджикская ССР, к югу от г. Ура-Тюбе; *б*—глыба известняка с нарощенными на нее устрицами *Turkostrea turkestanensis* (R o m.) и ходами *Lithodomus* (деталь)

мов, а также отдельные биоценозы; предпочтение дается образцам (а также плитам и большим штуфам), в которых окаменелости еще связаны с породой; в композицию могут быть включены современные животные и растения для проведения параллелей между ископаемыми и современными «жизненными формами» и т. д.

Вся выставка обильно иллюстрируется рисунками, фотографиями, профилями (табл. XVII), схемами и реконструкциями и снабжается общими текстами и подробными подписями к отдельным объектам; последние будут сильно отличаться от обычного вида этикеток. Желательно изготовление макетов «картин жизни» (табл. XX).

Вообще, выставки по отдельным палеоэкологическим темам (в особенности, по отдельным ископаемым бассейнам) должны по возможности носить характер живого рассказа, подтвержденного документами самого различного характера.

Развивая музейное дело в направлении создания палеоэкологических экспозиций, необходимо иметь в виду возможность и необходимость создания «природных палеонтологических (палеоэкологических) музеев», т. е. охраняемых памятников и заповедников общего палеонтологического или специального палеоэкологического содержания (см. В. А. Варсанюфьева и Р. Ф. Геккер, 1951). Из таких заповедников в нашей стране известны Каратауский заповедник в Ю. Казахстане (табл. XIV, фиг. 2) и памятник природы со следами динозавров на горе Сатаплиа около г. Кутаиси (табл. XIV, фиг. 1). Примерами небольших палеоэкологических памятников могут служить:

1) участок скалистого берега палеогенового моря со «скальными» устрицами и ходами моллюсков-камнеточцев около г. Уратюбе в Таджикской ССР (табл. XV, фиг. 2; рис. 27) и

2) слой с хорошо сохранившимися норами десятиногих ракообразных в палеогене — же на р. Исфаре в Фергане (табл. XV, фиг. 1).

Палеоэкологическими памятниками объявляются такие объекты, которые представляют интерес в палеоэкологическом отношении, нечасто встречаются, могут быть повреждены или уничтожены при отбивании образцов, и в природной обстановке ценнее и показательнее, чем если бы они были перенесены в помещение музея. Палеонтологические (палеоэкологические) заповедники и памятники могут быть созданы почти во всех республиках и областях Советского Союза.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрусов Н. И. 1897. Ископаемые и живущие *Dreissensidae* Евразии. Тр. СПб. общ-ва естествоисп., отд. геол. и минер., т. XXV.
- Архангельский А. Д. 1912. Верхнемеловые отложения востока Европейской России. Материалы для геологии России, т. 25.
- Архангельский А. Д. 1952. Избранные труды акад. А. Д. Архангельского, т. I. Изд. АН СССР.
- Архангельский А. Д. и Страхов Н. М. 1938. Геологическое строение и история развития Черного моря. Изд. АН СССР.
- Бельская Т. Н. и Иваница В. А. 1955. Кораллово-строматопоровый биогерм верхнедевонского возраста на р. Томи. Докл. АН СССР, т. 100, № 3.
- Бобринский Н. А., Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А. 1946. География животных. Сов. наука.
- Болховитинова М. А. 1938. Экология, палеогеография и стратиграфическая ценность гигантелл тульской толщи Подмосковского бассейна. Тр. МГРИ, т. XII.
- Борисяк А. А. 1916. О находках Ч. Уолькотта в кембрийских отложениях Канады. «Природа», № 3.
- Борисяк А. А. 1944. Халикотерий как биологический тип. «Зоологический журнал», т. XXIII, вып. 4.
- Борисяк А. А. 1945а. Палеозоология. Успехи биологических наук в СССР за 25 лет. 1917—1942. Изд. АН СССР.
- Борисяк А. А. 1945б. Основные задачи эволюционной палеонтологии. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. L, отд. геол., т. XX, вып. 1—2.
- Борисяк А. А. 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. Изд. АН СССР.
- Бушинский Г. И. 1954. Литология меловых отложений Днепровско-Донецкой впадины. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 156.
- Быстров А. П. и Ефремов И. А. 1940. *Benthosuchus sushkini* Efr. — лабиринтодонт из эотриаса реки Шарженги. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. X, вып. 1.
- Варсанофьева В. А. и Геккер Р. Ф. 1951. Охрана памятников неживой природы. Изд. Всеросс. общ-ва охр. природы.
- Вассоевич Н. Б. 1932. О некоторых признаках, позволяющих отличить опрокинутое положение флишевых образований от нормального. Тр. Геол. ин-та АН СССР, т. II.
- Вассоевич Н. Б. 1948. Флиш и методика его изучения. Изд. ВНИГРИ.
- Вассоевич Н. Б. 1951. Условия образования флиша. Изд. ВНИГРИ.
- Вассоевич Н. Б. 1953. О некоторых флишевых текстурах. Тр. Львовск. геол. общ-ва, сер. геол., вып. 3.
- Войновский-Кригер К. 1945. О значении проблематических окаменелостей и о необходимости их сбора и изучения. Ежегодник Русского палеонт. общ-ва, т. XII, 1936—1939.
- Воробьев В. П. 1949. Бентос Азовского моря. Тр. Азовско-Черноморск. научно-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанографии, вып. 13.

Вялов О. С. и Флеров К. К. 1952. Ископаемые следы позвоночных в третичных отложениях Предкарпатья. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. LVII, отд. геол., т. XXVII, вып. 5.

Габуния Л. К. 1952. Следы динозавров на горе Сатаплиа. «Природа», № 1.

Габуния Л. К. 1953. К изучению моллюсков среднеплиоценовых отложений Западной Грузии. Тр. Сектора палеобиологии АН Грузинской ССР, т. I.

Геккер Е. Л. и Геккер Р. Ф. 1955. Остатки *Teuthoidea* из верхней юры и нижнего мела Поволжья. Вопросы палеонтологии, т. II.

Геккер Р. Ф. 1928. Палеобиологические наблюдения над нижнесилурийскими беспозвоночными, I. Ежегодник Русского палеонт. общ-ва, т. VII (1927).

Геккер Р. Ф. 1933. Положения и инструкция для исследований по палеоэкологии. Изд. Сев.-зап. геол.-развед. треста.

Геккер Р. Ф. 1935а. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного девонского поля. (Очерки по этиологии и экологии населения палеозойских морей Русской платформы, I). Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. IV.

Геккер Р. Ф. 1935б. Жизнь в девонском море. Изд. Палеонт. музея АН СССР.

Геккер Р. Ф. 1938а. К постановке палеоэкологического изучения нижнего карбона Ленинградской области. Матер. по регион. и прикл. геологии Лен. обл. и Карельской АССР, сб. № 2. Изд. Лен. геол. треста.

Геккер Р. Ф. 1938б. Разрез толщ переслаивания (а) окской свиты нижнего карбона на р. Мсте. Матер. по регион. и прикл. геологии Лен. обл. и Карельской АССР, сб. № 2. Изд. Лен. геол. треста.

Геккер Р. Ф. 1940а. Работы карбоновой палеоэкологической экспедиции 1934—1936 гг. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. IX, вып. 4.

Геккер Р. Ф. 1940б. Палеонтологические и палеоэкологические экспозиции. «Природа», № 1.

Геккер Р. Ф. 1941а. Отложения, фауна и флора Главного девонского поля. Фауна Главного девонского поля, I. Изд. Палеонт. ин-та АН СССР.

Геккер Р. Ф. 1941б. Задачи палеоэкологии в разработке проблемы эволюции органического мира. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1.

Геккер Р. Ф. 1948а. Примеры палеоэкологического изучения осадочных толщ. Литолог. сб., I. Изд. ВНИГРИ.

Геккер Р. Ф. 1948б. Очередные проблемы палеоэкологии. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. LIII, отд. геол., т. XXIII, вып. 1.

Геккер Р. Ф. 1953а. Стратиграфия и фауна верхнего девона Главного девонского поля Русской платформы и его фациальные изменения. Сб. «Девон Русской платформы», изд. ВНИГРИ.

Геккер Р. Ф. 1953б. Устрицы и устричники ферганского палеогена (палеозолого-эволюционный анализ). Бюлл. МОИП, нов. сер., т. LVIII, отд. геол., т. XXVIII, вып. 3.

Геккер Р. Ф. 1954. Сопоставление разрезов восточной и западной половин Главного девонского поля и основные черты экологии его фауны и флоры. Изв. АН СССР, сер. геол., № 4.

Геккер Р. Ф. 1955. Наставление для исследований по палеоэкологии. 2-е изд. Палеонт. ин-т АН СССР.

Геккер Р. Ф. 1956а. К вопросу о методах биостратиграфии. Геол. сб. № 2—3. Львовского геол. общ-ва.

Геккер Р. Ф. 1956б. О некоторых вопросах палеоэкологии и организации палеоэкологических исследований. (Ответ критикам). Геол. сб. № 2—3. Львовского геол. общ-ва.

Геккер Р. Ф. 1956в. Экологический анализ десятиногих ракообразных Ферганского залива палеогенового моря Средней Азии. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. LXI, отд. геол., т. XXXI, вып. 1.

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. 1951. К вопросу о состоянии и развитии советской литологии. Изв. АН СССР, сер. геол., № 3.

Геккер Р. Ф. и Осипова А. И. Наблюдения над органическими остатками. Сб. «Методы изучения осадочных пород». 1957. Глава 4-я. Госгеолтехиздат.

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, нов. сер., т. LVII, отд. геол., т. XXVII, вып. 4.

Геккер Р. Ф., Рябиини А. Н., Раммельмейер Е. С. и Филипова М. Ф. 1948. Ископаемое юрское озеро в хребте Кара-Тау. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XV, вып. 1.

Гептнер В. Г. 1936. Общая зоогеография. Биомедгиз.

Герасимов Н. П. 1953. О некоторых факторах видообразования и о значении их для стратиграфии. Матер. палеонт. совещания по палеозою 14—17 мая 1951 г. Изд. Палеонт. ин-та АН СССР.

Гурьянова Ев., Закс Ив. и Ушаков П. 1928—1930. Литораль Кольского залива, I—III. Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп., т. LVIII, вып. 2, 1928; т. LIX, вып. 2, 1929; т. LX, вып. 2, 1930.

Давиташвили Л. Ш. 1937. К истории и экологии моллюсковой фауны морских бассейнов нижнего плиоцена (мэотис—нижний понт). Проблемы палеонтологии, т. II—III.

Давиташвили Л. Ш. 1943. Дарвинизм и проблема накопления горючих ископаемых. «Вестн. гос. музея Грузии», т. XII—А.

Давиташвили Л. Ш. 1945. Ценозы живых организмов и органических остатков. (Опыт классификации). Сообщ. Акад. наук Груз. ССР, т. VII, № 7.

Давиташвили Л. Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. Изд. Ин-та истории естествознания АН СССР.

Дерюгин К. М. 1913. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. АН СССР, VIII сер., т. XXXIV, № 1.

Дерюгин К. М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования. Исследования морей СССР, № 7—8. Изд. Гос. Гидролог. ин-та.

Динер К. 1934. Основы бистратиграфии. Гос. горно-геол.-нефтян. изд-во.

Добролюбова Т. А. 1948. Изменчивость кораллов филогенетического ряда *Dibunophyllum bipartitum* (McCoy) — *Caninia okensis* Stuck. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2.

Добролюбова Т. А. 1952. Формообразование у нижнекаменноугольных кораллов *Lithostrotion* и *Lonsdaleia* в свете мичуринского учения. Изв. Акад. наук СССР, биол. сер., № 6.

Ефремов И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись. Кн. 1. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XXIV.

Журавлева И. Т. и Зеленев К. К. 1955. Биогермы пестроцветной свиты реки Лены. Сб. Материалы по фауне и флоре палеозоя Сибири. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. LVI.

Зенкевич Л. А. 1947, 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. I, 1951; т. II, 1947. Сов. наука.

Зенкевич Л. А. 1956. Моря СССР, их фауна и флора. 2-е изд. Учпедгиз.

Зернов С. А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. Акад. наук, VIII сер., т. XXXII, № 1.

Зернов С. А. 1949. Общая гидробиология. 2-е изд. Изд. АН СССР.

Иванова Е. А. 1941. О проявлении естественного отбора на распространении и развитии некоторых брахиопод в карбоне Подмосковной котловины. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1.

Иванова Е. А. 1947. Биостратиграфия среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XII, вып. 1.

Иванова Е. А. 1949а. Онтогенез некоторых каменноугольных брахиопод. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XX.

Иванова Е. А. 1949б. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XXI.

Иванова Е. А. 1953. Детальное сопоставление морских отложений по фауне. Матер. палеонт. совещания по палеозою 14—17 мая 1951 г. Изд. Палеонт. ин-та АН СССР.

Иванова Е. А. 1957. История развития фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с условиями существования. Труды Палеонт. ин-та АН СССР, т. LXIX.

Иванова Е. А. и Хворова И. В. 1955. Стратиграфия среднего и верхнего карбона западной части Московской синеклизы. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. LIII.

Казакова В. П. 1952. Стратиграфия и фауна пластинчатожаберных моллюсков среднемиоценовых отложений Ополя (Западная Украина). Тр. МГРИ, т. XXVII.

Камышева-Елпатьевская В. Г. 1951. О прижизненных повреждениях раковин юрских аммонитов. Уч. зап. Саратов. гос. ун-та, т. XXVIII (вып. геол.).

Каптаренко-Черноусова О. К. 1951. Киевский ярус и элементы его палеогеографии. Тр. Ин-та геол. наук АН УССР, сер. стратигр. и палеонт., вып. 3.

Кашкаров Д. Н. 1945. Основы экологии животных. 2-е изд. Учпедгиз.

Книпович Н. М. 1938. Гидрология морей и солоноватых вод (в применении к промысловому делу). Изд. ВНИРО.

Ковалевский В. О. 1950. Собрание научных трудов, т. I. Изд. АН СССР.

Колесников В. П. 1947. Проблема борьбы и сожительства в палеонтологии. ДАН СССР, т. LVIII, № 7.

Колесников В. П. 1948. О транзиции. ДАН СССР, т. LXI, № 7.

Колесников В. П. 1949. О некоторых проблемах палеонтологии. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. LIV, отд. геол., т. XXIV, вып. 3.

Колесников В. П., Жижченко Б. П. и Эберзин А. Г. 1940. Неоген СССР. Стратиграфия СССР, т. XII. Изд. ИГН АН СССР.

Коробков И. А. 1947. Анализ фауны моллюсков нефтеносной майкопской свиты. «Вестн. Ленингр. ин-та», № 5.

Коробков И. А. 1950. Введение в изучение ископаемых моллюсков. Изд. Ин-та земной коры. Ленингр. гос. ун-т.

Корольюк И. К. 1952. Подольские толтры и условия их образования. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 110, сер. геол. (56).

Либрович Л. С. 1929. *Uralonema karpinskii* пов. гев. пов. sr. и другие кремневые губки из каменноугольных отложений восточного склона Урала. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 179.

Ливеровская Е. В. 1951. Палеоэкологическое изучение чокракских отложений Дагестана. Геолог. сб., № 1 (IV). Изд. ВНИГРИ.

Ливеровская Е. В. 1953. Материалы к восстановлению условий осадконакопления в палеогене Ферганы по фауне моллюсков. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 66.

Макридин В. П. 1952. Брахиоподы верхнеюрских отложений Донецкого кража. Изд. Харьк. гос. ун-та.

Максимова З. А. 1955. Трилобиты среднего и верхнего девона Урала и Северных Мугуджар. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., т. III.

Максимова С. В. 1949. О некоторых особенностях залегания и сохранности раковин моллюсков. Тр. Ин-та океанологии, т. IV.

Максимова С. В. 1955. Фациально-экологическая характеристика продуктивной толщи Сызранского района. Тр. Ин-та нефти АН СССР, т. V.

Максимова С. В. и Осипова А. И. 1950. Опыт палеоэкологического исследования верхнепалеозойских терригенных толщ Урала. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XXX.

Марковский Б. П. 1954. Остатки беспозвоночных. В: Методическое руководство по геологической съемке и поискам. ВСЕГЕИ. Госгеолтехиздат.

Мерклин Р. Л. 1949. К познанию палеоэкологии моллюсковой фауны верхнетарханских (спиралисовых) глин Керченского полуострова. Изв. АН СССР, сер. геол., № 6.

Мерклин Р. Л. 1950. Пластинчатожаберные спиралисовых глин, их среда и жизнь. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XXVIII.

Мерклин Р. Л. 1953. О новом виде онкофор из юго-восточного Устья. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. LVIII, отд. геол., т. XXVII, I, вып. 1.

Методическое руководство по геологической съемке и поискам. 1954. ВСЕГЕИ. Госгеолтехиздат.

Модзалевская Е. А. 1955. Колонии мшанок ордовика и зависимость их формы от условий существования. Вопросы палеонтологии, т. II.

Наливкин В. Д. 1949. Стратиграфия и тектоника Уфимского плато и Юрезанско-Сылвенской депрессии. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 46.

Наливкин В. Д. 1950. Фации и геологическая история Уфимского плато и Юрезанско-Сылвенской депрессии. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 47.

Наливкин В. Д. 1933. Учение о фациях. (Условия образования осадков). 2-е изд.

Наливкин В. Д. 1956. Учение о фациях. Географические условия образования осадков. Т. I и II. Изд. АН СССР.

Наумов Н. П. 1955. Экология животных. Сов. наука.

Ноинский М. Э. 1913. Самарская Лука. Геологические исследования. Тр. Общ-ва естествоисп. при Казанск. ун-те, т. XLX, вып. 4—6.

Орлов Ю. А. 1947. *Peruniinae*, новое подсемейство кунци из неогена Евразии. (К филогении кунци). Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. X, вып. 3.

Орлов Ю. А. 1949. Палеоневрология как один из разделов палеонтологии позвоночных. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XX.

Осипова А. И. 1947. Осадки и бентос нижнеалайского моря в районе р. Исфары (Ю. Фергана). ДАН СССР, т. LVIII, № 9.

Осипова А. И. 1955. Палеоэколого-литологический анализ осадочных толщ как основа детальной стратиграфии. Вопросы геологии Азии, т. II. Изд. АН СССР.

Осипова А. И. 1956. Условия образования доломитов в Ферганском заливе палеогенового моря. Сб. «Типы доломитовых пород и их генезис». Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 4.

Равикович А. И. 1954. Современные и ископаемые рифы. Изд. АН СССР.

Раузер-Черноусова Д. М. 1929. Об одном ряде мутаций *Cardium edule*. Изв. Ассос. научно-исслед. ин-тов при физ.-мат. фак. I МГУ, т. II, № 1.

Раузер-Черноусова Д. М. 1950. Фации верхнекаменноугольных и артинских отложений Стерлитамакско-Ишимбайского Приуралья (на основе изучения фузулинид). Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 119, сер. геол., (№ 43).

Раузер-Черноусова Д. М. и Кулик Е. Л. 1949. Об отношении фузулинид к фациям и о периодичности их развития. Изв. АН СССР, сер. геол., № 6.

Рябинин В. Н., 1951. Строматопороидеи Эстонской ССР. (Силур и верхи ордовика). Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 43.

Сарычева Т. Г. 1940. О брахиоподовой фауне некоторых мелководных отложений нижнего карбона Подмосковского бассейна. Изв. АН СССР, отд. биол. наук.

Сарычева Т. Г. 1949а. Морфология, экология и эволюция подмосковных каменноугольных продуктид (роды *Dictyoclostus*, *Pugilis* и *Antiquatonia*). Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XVIII.

Сарычева Т. Г. 19496. О прижизненных повреждениях раковин каменноугольных продуктид. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XX.

Соколов Б. С. 1948. Комменсализм у фавозитид. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1.

Сошкина Е. Д. 1948. Изменчивость внешних признаков девонских и силурийских кораллов *Rugosa*. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2.

Справочник путешественника и краеведа. 1950, т. II. Географиздат.

Спутник полевого геолога-нефтяника, 1954, т. I. 2-е изд., Гостоптехиздат.

Страхов Н. М. 1934. Горючие сланцы зоны *Perisphinctes panderi* d'Orb. (Очерк литологии). Бюлл. МОИП, нов. сер., т. XLII, отд. геол., т. XII, вып. 2.

Султанов К. М. 1953. Стратиграфия и фауна верхнего миоцена Восточного Азербайджана. Ин-т геол. АН Азербайдж. ССР.

Тарасов Н. И. 1951. Море живет. 3-е изд. Сов. наука.

Тризна В. Б. 1950. К характеристике рифовых и слоистых фаций центральной части Уфимского плато. Микрофауна нефтяных месторождений СССР, сб. III. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 50.

Форш Н. Н. 1951. Палеоэкологические закономерности распределения фауны казанского времени в Среднем Поволжье. Геолог. сб., I (IV).

Форш Н. Н. 1955. Пермские отложения. Уфимская свита и казанский ярус. Серия: Волго-Уральская нефтеносная область. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 92.

Хабаков А. В. 1932. О находке фауны радиолярий в кремнистых сланцах и яшмах палеозоя Кавказского хребта и ее палеогеографическом значении. Изв. Всес. геол.-разв. объедин., т. LI, вып. 12.

Хабаков А. В. 1937. Фауна радиолярий из нижнемеловых и верхнеюрских фосфоритов бассейна верхней Вятки и Камы. Ежегодник Всеросс. палеонт. общ-ва, т. XI (1934—1935).

Хворова И. В. 1953. История развития средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XLIII.

Хворова И. В. 1955. О некоторых поверхностных текстурах в каменноугольном и нижнепермском флише Южного Урала. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 155, геол. сер. (№ 66).

Черкесов В. Ю. 1936. Нижнесилурийские кораллы Ленинградской области. (Распространение и образ жизни). Зап. Ленингр. горн. ин-та, т. IX, вып. 2.

Швецов М. С. 1932. Общая геологическая карта Европейской части СССР. Лист 58. Северо-Западная четверть листа. Тр. Всес. геол.-разв. объедин., вып. 83.

Швецов М. С. 1938. История московского каменноугольного бассейна в династскую эпоху. Тр. МГРИ, т. XII.

Шиманский В. Н. 1948. Современный наutilus и его значение для изучения ископаемых головоногих. Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та, т. LII.

Эберзин А. Г. 1949. О происхождении плюценовых родов кардинид в Эвксинском бассейне. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XX.

Яковлев Н. Н. 1907. О приростании раковины некоторых *Strophomena* (*Meekella*, *Strophalosia*, *Aulosteges*). Изв. Геол. ком., т. XXVI, № 4.

Яковлев Н. Н. 1908. Прикрепление брахиопод как основа видов и родов. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 48.

Яковлев Н. Н. 1910. О происхождении характерных особенностей *Rugosa*. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 66.

Яковлев Н. Н. 1911. Существуют ли коралловые рифы в палеозое? Изв. Геол. ком., т. XXX.

Яковлев Н. Н. 1914. Этюды о кораллах *Rugosa*. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 96.

Яковлев Н. Н. 1926. Явления паразитизма, комменсализма и симбиоза

у палеозойских беспозвоночных. Ежегодник Русск. палеонт. общ-ва, т. IV (1922—1924).

Яковлев Н. Н. 1927. О древнейших сверлящих гастроподах. Ежегодник Русск. палеонт. общ-ва, т. VI (1926).

Яковлев Н. Н. 1945. Морфология кораллов Rugosa. Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 3.

Яковлев Н. Н. 1952. Организм и среда. Журн. общ. биол., т. XIII, № 2. Изд. АН СССР.

Яковлев Н. Н. 1956. Организм и среда. Статьи по палеоэкологии беспозвоночных 1913—1956 гг. Изд. Отд. биол. наук АН СССР.

Abel O. 1912. Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.

Abel O. 1916. Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. Jena.

Abel O. 1921. Die Methoden der paläobiologischen Forschung. Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. X, H. 2.

Abel O. 1927. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. 2-te Aufl. Jena.

Abel O. 1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena.

Abel O. 1935. Vorzeitliche Lebensspuren. Jena.

Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park Th. a. Schmidt K. P., 1950. Principles of animal ecology. Saunders Co, Philadelphia a. London.

Andrusov N. 1896—1902. Die südrussischen Neogenablagerungen. Teile 1—3. Зап. Минер. общ., ч. 34, 36, 39.

Andrusov N. 1909—1912. Die fossilen Bryozoenriffe der Halbinseln Kertsch und Taman. Lief. 1—3. Киев.

Clarke J. M. 1921. Organic Dependence and Disease: Their Origin and Significance. New Haven.

Dacqué E. 1921. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin.

Deecke W. 1913—1915. Paläobiologische Betrachtungen. Серия статей по экологии различных групп животных в Neues Jahrbuch f. Geol. u. Paläontol., 1913, 1914 и 1915 (основная серия и Beilage-Bände) и в Centralblatt. f. Miner., Geol. u. Pal., 1913.

Deecke W. 1923. Die Fossilisation. Berlin.

Dollo L. 1909. La Paléontologie éthologique. Bull. Soc. Belge Géol., Paléont. et Hydr., t. XXIII. Bruxelles.

Ehrenberg K. 1952. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Ein Leitfaden. Wien.

Hauff B. 1921. Untersuchung der Fossilfundstätten von Holzmaden im Posidonienschiefer des oberen Lias Württembergs. Palaeontographica, Bd. 64.

Häntzschel W. 1955. Rezente und fossile Lebensspuren, ihre Deutung und geologische Auswertung. Experientia, vol. XI/10.

Hesse R., Allee W. C. a. Schmidt K. P. 1951. Ecological animal geography. 2nd edition.

Königswald R. 1930. Die Arten der Einregelung ins Sediment bei den Seesternen und Seelilien des unterdevonischen Bundenbacher Schiefers. Senckenbergiana, Bd. 12.

Krejci-Graf K. 1932. Definition der Begriffe Marken, Spuren, Fährten, Bauten, Hieroglyphen und Fucoiden. Senckenbergiana, Bd. 14, № 1.

Lesserfisseur J. 1955. Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. Mém. de la Soc. Géol. de France, nouv. sér., t. XXXIV, fasc. 4.

Müller A. H. 1951. Grundlagen der Biostratonomie. Abhandl. der deutsch. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Kl. f. Mathem. u. allgem. Naturwiss., № 7, (1950).

Moodie R. L. 1923. Paleopathology. An introduction to the study of ancient evidences of disease. Univ. of Illinois.

Paleobiologica. Bd. I (1928)—Bd. VII (1939).

Quenstedt W. 1927. Beiträge zum Kapitel Fossil und Sediment vor und bei der Einbettung. Neues Jahrb. f. Mineral etc, Beil.-Bd. Abt. B., Bd. 58.

Reports of the Committee on a Treatise on Marine Ecology and Paleocology, № 1—11, 1941—1951.

Richter Rud. 1922. Die Lage schüsselförmiger Körper bei der Einbettung. Flachseebeobachtungen zur Paläontologie u. Geologie, III. Senckenbergiana, Bd. 4, H. 5 (и другие номера этой серии).

Richter Rud. 1927. Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Überblick über ihre biologischen Grundformen und deren geologische Bedeutung. Paläont. Zeitschr., Bd. 9.

Richter Rud. 1928. Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. Senckenbergiana, Bd. 10, H. 6.

Richter Rud. 1929a. Gründung und Aufgaben der Forschungsstelle für Meeresgeologie «Senckenberg» in Wilhelmshaven. Natur und Museum, Bd. 59, № 1.

Richter Rud. 1929b. Das Verhältnis von Funktion und Form bei den Deckenkorallen. Senckenbergiana, Bd. 11, № 1/2.

Richter Rud. 1931. Tierwelt und Umwelt im Hunsrückschiefer; zur Entstehung eines schwarzen Schlammsteins. Senckenbergiana, Bd. 13, H. 5/6.

Richter Rud. 1942. Die Einkippungsregel. Senckenbergiana, Bd. 25.

Schäfer W. 1955. Fossilisations-Bedingungen der Meeressäuger und Vögel. Senckenbergiana lethaea, № 1—2.

Schindewolf O. H. u. Seilacher A. 1955. Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan). Abhandl. mathem.-naturw. Klasse d. Akademie d. Wissensch. u. d. Literatur, № 10.

Schmidt H. 1935. Die bionomische Einteilung der fossilen Meeresböden. Fortschr. der Geol. u. Paläont., Bd. XII, H. 38.

Seilacher A. 1953. Studien zur Paläichnologie, I. Über die Methoden der Paläichnologie, II. Die fossilen Ruhespuren (Cubichnia). Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Abh., Bd. 96, № 3 u. Bd. 98, № 1.

Seilacher A. 1954. Die geologische Bedeutung fossiler Lebensspuren. Zeitschr. d. Deutsch. Geolog. Gesellsch., Bd. 105, № 2 (1953).

Termier H. et Termier G. 1952. Histoire géologique de la biosphère. (La vie et les sédiments dans les géographies successives). Paris.

Walther J. 1893—1894. Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Bd. I—III. Jena.

Walther J. 1904. Die Fauna der Solnhofener Plattenkalk, bionomisch betrachtet (Festschrift für E. Haeckel). Jena.

Walther J. 1919—1927. Allgemeine Paläontologie. Geologische Probleme in biologischer Betrachtung. Teile I—IV. Berlin.

Wasmund E. 1926. Biocoenose und Thanatocoenose. Biosoziologische Studie der Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften. Archiv. f. Hydrobiologie, Bd. XVII.

Weigelt J. 1923. Angewandte Geologie und Paläontologie der Flachseegesteine und das Erzlager von Salzgitter. Fortschritte der Geologie u. Paläontologie, H. 4.

Weigelt J. 1927a. Über Biostratonomie. Der Geologe, № 42. Max Weg. Leipzig.

Weigelt J. 1927b. Rezente Wirbeltierleichen und ihre paläobiologische Bedeutung. Max Weg. Leipzig.

В изданиях Сенкенбергской Naturforschende Gesellschaft: «Senckenbergiana» (в настоящее время «Senckenbergiana lethaea») и «Natur und Volk» (прежде «Natur und Museum»), начиная с 1928 г., статьи под общим названием «Senckenberg am Meer».

Обзоры этих статей даны у:

Bucher W. 1938. Key to papers published by an Institute for the study of modern sediments in shallow seas. Journal of Geology, vol. 46.

Häntzschel W. 1956. Rückschau auf die paläontologischen und neontologischen Ergebnisse der Forschungsanstalt «Senckenberg am Meer». Senckenbergiana lethaea, Bd. 37, № 3/4.

ТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Фотографии объектов в натуральную величину особо не отмечены. Фотографии выполнены: на табл. I—XIII и XVII—XX — *П. С. Петровым* и *С. Н. Зенковым* (ВСЕГЕИ), *А. В. Скиндером* (ПИН) и фотографами ЛАФОКИ АН СССР; на табл. XIV—XVI — автором и *И. Р. Геккером*

ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. Захоронение в спокойных условиях. Раковина *Lingula amalitzkii* Wen. с обеими створками в прижизненном положении, в мергеле. Свинордские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Шелонь
- Фиг. 2. Захоронение в спокойных условиях. Раскрытая раковина *Paracyclas rugosa* Goldf., со створками, удерживавшимися связкою и до засыпания осадком не разобитыми. Тонкозернистый известняк. Бурегские слои верхнего девона Главного девонского поля. Оз. Ильмень
- Фиг. 3. Захоронение в беспокойных условиях. Створки *Lingula punctata* Hall, разрозненные и ориентированные выпуклою стороною вверх. Прибрежно-морской косослоистый красный песчаник. Верхнедевонская верхняя пестроцветная толща Главного девонского поля. Р. Сясь
- Фиг. 4. Захоронение в беспокойных условиях. Разрозненные створки *Chonetipustula ilmenica* Hall, ориентированные выпуклою стороною вверх; соответственно брюшная створка обращена вверх наружною поверхностью, а спинная — внутреннею. Детритусовый известняк. Псковские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Сясь



1



2



3



4

ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1. Ориентировка обломков стеблей морских лилий параллельно оси волноприбойного валика. Чудовские слои верхнего девона Главного девонского поля. Чудово
- Фиг. 2. Два экземпляра *Pteroniscus*, одинаково изогнутые волнением воды. Озерные листоватые известковистые доломиты («бумажные сланцы») позднеюрского возраста. Каратауский палеонтологический заповедник. Ю. Казахстан. $\frac{1}{2}$ нат. вел.
- Фиг. 3. Скопление намытых и параллельно ориентированных раковинок *Tentaculites glaber* T. & G. Свинордские слои верхнего девона Главного девонского поля. Рч. Колошка. $\times 3$



1



2



3

ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1. Раковина *Athyris pectinifera* Sow. с отверстием, просверленным хищным брюхоногим моллюском (*Naticopsis* ?). Казанский ярус пермской системы. Р. Сок. $\times 1,5$
- Фиг. 2. Ходы червей *Palaeosabella* в створке *Lamellispirifer muralis* (Verg.), заложенные в ее лобном крае при жизни плеченого. (Явление комменсализма). Псковские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Сясь. $\times 1,5$
- Фиг. 3. Ходы червя *Polydora* в раковине устрицы *Platygena asiatica* Rom. Риштанский ярус палеогена. Ю. Фергана, р. Исфара. $\times 2$
- Фиг. 4. Раковина, сплошь источенная камнеточцем *Lithodomus*. Туркестанский ярус палеогена. Ю. Фергана, Риштан
- Фиг. 5. Пластинчатожаберный моллюск *Lithodomus* в высверленной им поре в раковине *Platygena asiatica* Rom. Риштанский ярус палеогена. Ю. Фергана, р. Исфара
- Фиг. 6. Раковина *Turkostrea turkestanensis* (Rom.), с каналами, образованными сверлящими губками *Clione* (*Vioa*). Алайский ярус палеогена. Ю.-З. Фергана, Майдан Tay

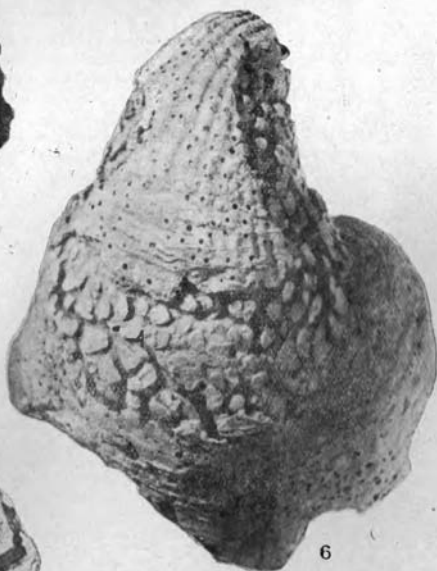
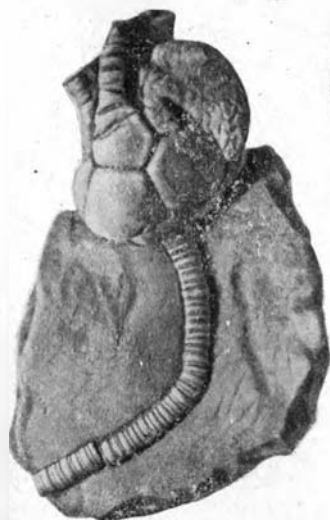


ТАБЛИЦА IV

- Фиг. 1. Морская лилия *Cromyocrinus simplex* Tr d. с сидящим на ее чашечке над анальным отверстием брюхоногим моллюском *Platyceras*, питавшимся экскрементами лилии. (Разновидность комменсализма: копрофагия). Средний карбон. Московская обл.
- Фиг. 2. Болезненное разрастание стебля морской лилии как результат деятельности паразита. Видно отверстие, через которое паразит проник в полость стебля. Верхний карбон. Г. Гжель. $\times 2$
- Фиг. 3 и 4. Болезненные разрастания стеблей морских лилий как результат деятельности паразитов. На фиг. 3 видно отверстие, через которое паразит проник во внутренний канал стебля. Ордовик. Ленинградская область; 3 — р. Волхов; 4 — р. Сясь. $\times 2$
- Фиг. 5. Раковина *Parkinsonia parkinsoni* (S o w.), с залеченными повреждениями. Байос. Саратовская область. (Из работы В. Г. Камышевой-Елпатьевской, 1951). $\frac{2}{3}$ нат. вел.
- Фиг. 6. Раковина *Antiquatonia hindi* (M.—W.) с резкими прижизненными повреждениями. Нижний карбон. Южное крыло Подмосковного бассейна, р. Ока. (Из работы Т. Г. Сарычевой, 1949б)
- Фиг. 7—11. Явления комменсализма и паразитизма у колоний мшанки *Dianulites petropolitanus* (P a n d.) и червей. 7 — вид сверху колонии мшанки, на поверхности которой видны два небольших отверстия, представляющие выходы наружу концов петлевидно изогнутой трубки червя-комменсала, располагающейся в колонии вблизи ее основания. $\times 1,5$; 8 — другой экземпляр колонии мшанки, у которого боковой шлифовкой вскрыта одна из петель трубки. $\times 2$; 9 — шлифовка колонии мшанки, дважды регенерировавшей и заключающей две трубки. Шлиф прошел через концы нижней и верхней трубок и вскрыл их петли. $\times 2$; 10, 11 — колонии мшанок с выступом, заканчивающимся одиночным отверстием, ведущим в слепой ход. (Случай паразитизма). В шлифованной колонии на фиг. 11 вскрыты также петли трубки червя-комменсала. Кукрусеские слои ордовика. Зап. часть Ленинградской области. $\times 2$



1



2



3



4



5



6



8



9



10



11

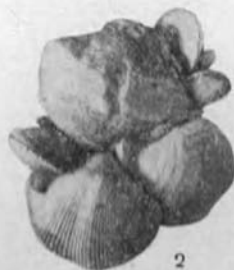


ТАБЛИЦА V

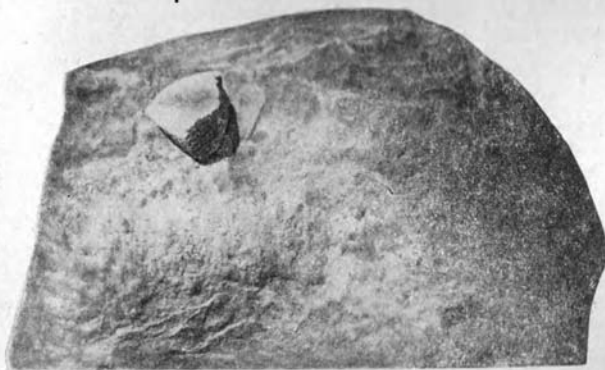
- Фиг. 1. Прижизненная группа *Camarotoechia strugi* Nal., состоящая из 13 экземпляров. Чудовские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Шелонь
- Фиг. 2. Прижизненная группа *Theodossia tanaica* Nal., состоящая из 15 экземпляров разного возраста. Верхний девон. Центральное девонское поле, р. Дон. (Из работы Е. А. Ивановой, 19496)
- Фиг. 3. *Cyrtospirifer tentaculum* (Vern.), сидящий на боковой поверхности колонии строматопороидеи. (Поселение после отмирания строматопороидеи при смене условий жизни). Бурегские слои верхнего девона Главного девонского поля. Рч. Кухва, приток р. Великой
- Фиг. 4. Поселение *Spirorbis omphalodes* Goldf. на створке *Cyrtospirifer schelonicus* Nal. Свинордские слои верхнего девона Главного девонского поля. Рч. Колошка. $\times 1,5$
- Фиг. 5. Поселение *Serpula devonica* Pacht с ориентированным ростом на створке *Lamellispirifer muralis* (Vern.). Чудовские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Шелонь. $\times 1,5$



1



2



3



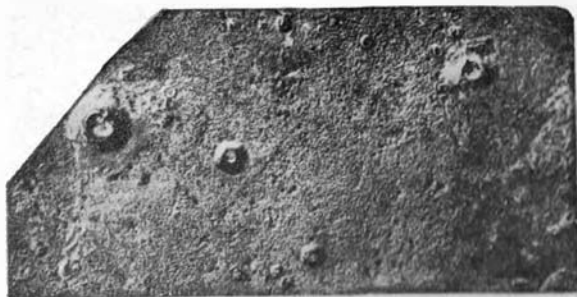
4



5

ТАБЛИЦА VI

- Фиг. 1. Корни криноидей, трубочки *Sptrorbis omphalodes* Goldf. и устья ходов *Trypanites* на абрадированной поверхности известнякового слоя. Чудовские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Шелонь. $\frac{2}{3}$ нат. вел.
- Фиг. 2. Текоидея *Lepidodiscus* sp. на абрадированной поверхности известнякового слоя. Чудовские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Шелонь. $\times 3$
- Фиг. 3. Два экземпляра пластинчатожаберных моллюсков *Limnoria*, наросшие на абрадированную поверхность известнякового слоя. Чудовские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Шелонь



2



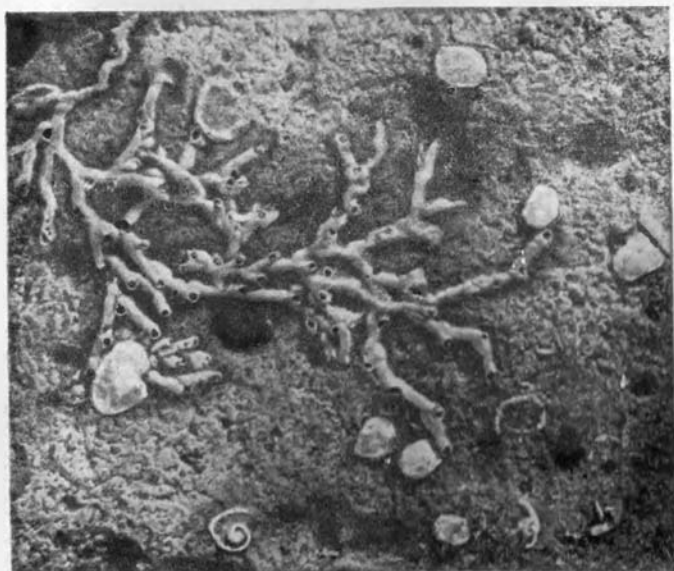
3

ТАБЛИЦА VII

- Фиг. 1. Известняковая галька, со всех сторон покрытая наростами на нее раковинами *Irboskites fixatus* Bekk., трубочками червя *Spirorbis omphalodes* Goldf. и ходами *Trypanites*. [На гальке лежит отдельная спинная створка *Lamellispirifer muralis* (Vern.)]. Псковские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Сясь
- Фиг. 2. Колония *Aulopora heckeri* Tchern. и *Irboskites suchlovae* Na l. на абрадированной и источенной поверхности известнякового слоя. Чудовские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Шелонь. $\times 2$



1



2

ТАБЛИЦА VIII

- Фиг. 1. Известняковая галька, густо источенная червями *Trypanites*. Псковские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Сясь. $\times 1,5$
- Фиг. 2. Массовые ходы *Trypanites* в твердом известняковом дне. Псковские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Великая, Выбутские пороги. $\times 2$. Пришлифовка сделана перпендикулярно поверхности напластования

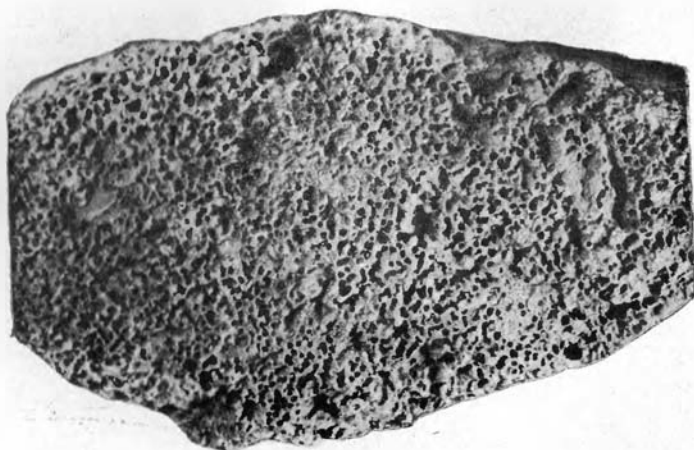
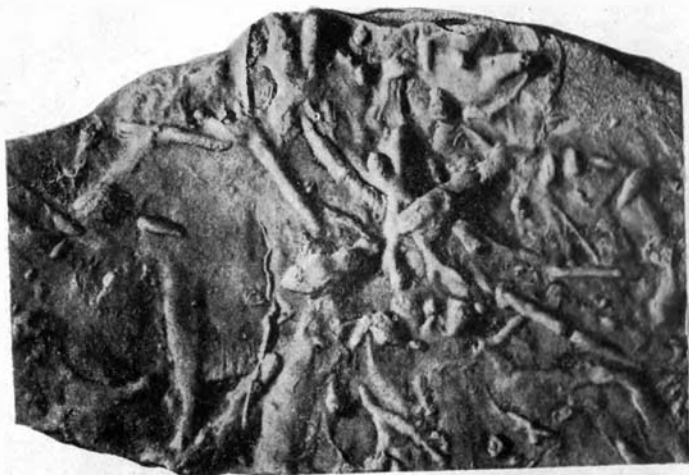
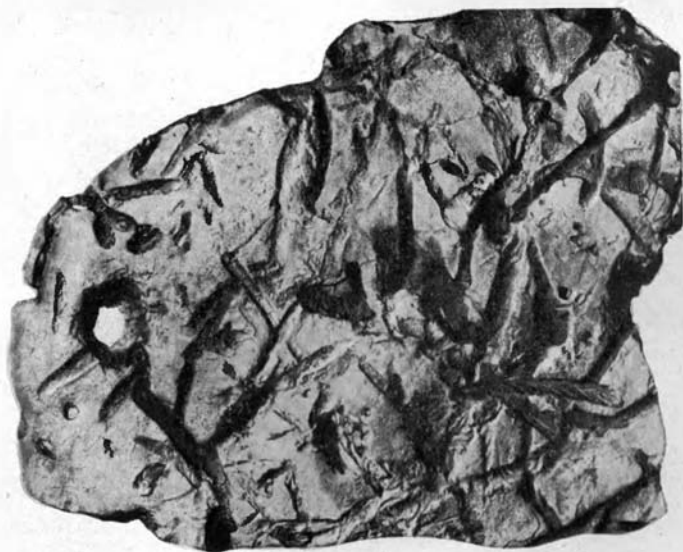


ТАБЛИЦА IX

- Фиг. 1. Валики на нижней поверхности прослая слюдистоизвесткового алевролита, представляющие заполнения ходов на верхней поверхности нижележащего слоя глины. Ильменские слои верхнего девона Главного девонского поля. Оз. Ильмень. $\times 1,5$
- Фиг. 2. Желобки, оставленные ползавшими беспозвоночными (червями?). Верхняя поверхность слоя алевролита. Псковские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Сясь. $\times 1,5$



1



2

ТАБЛИЦА X

- Фиг. 1. *Rhizocorallium devonicum* Неск. Петлевидные норы роющих беспозвоночных, по-видимому червей, параллельные поверхностям напластования слоев, в прослое алевритистого известняка. Псковские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Сясь. $\frac{1}{3}$ нат. вел.
- Фиг. 2. *Fucoides*. Ветвистые ходы илоядов, по-видимому червей, в прослое слюдитистого алевролита в глинах. Псковские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Сясь
- Фиг. 3. *Taonurus (Sptrophyton)*. Сложные петлевидные, расположенные на винтовой поверхности, ходы илоядов, по-видимому червей, в глинистом детритическом известняке. Нижний карбон Северо-Западного крыла Подмосквового бассейна. Р. Мста, выше г. Боровичи. $\frac{1}{4}$ нат. вел.



1



2



3

ТАБЛИЦА XI

- Фиг. 1 и 2. *Corophioides*. Заполнения петлевидных нор роющих беспозвоночных, по-видимому десятиногих раков, с морщинками — следами царапин от ног на стенке норы. Палеоцен. Казахская ССР, Каракумы
- Фиг. 3. Ризолит. Заполнение прямой норы роющего десятиногого рака с такими же морщинками — следами царапин от ног на стенке норы. Граница мела и палеогена. Саратовская область, г. Вольск
- Фиг. 4. *Helminthoides*. Заполнение извилистого следа ползания, по-видимому, червя, с примыкающими друг к другу оборотами, на поверхности морского дна. Флишская толща. Сильцзян, Баграш-Куль. $\times 1,5$
- Фиг. 5. *Caulerpiles pennatus* Eichw. Валик с поперечными, косо расположенными морщинами на нижней поверхности слоя известняка. Чудовские слои верхнего девона Главного девонского поля. Р. Сясь. $1/2$ нат. вел.

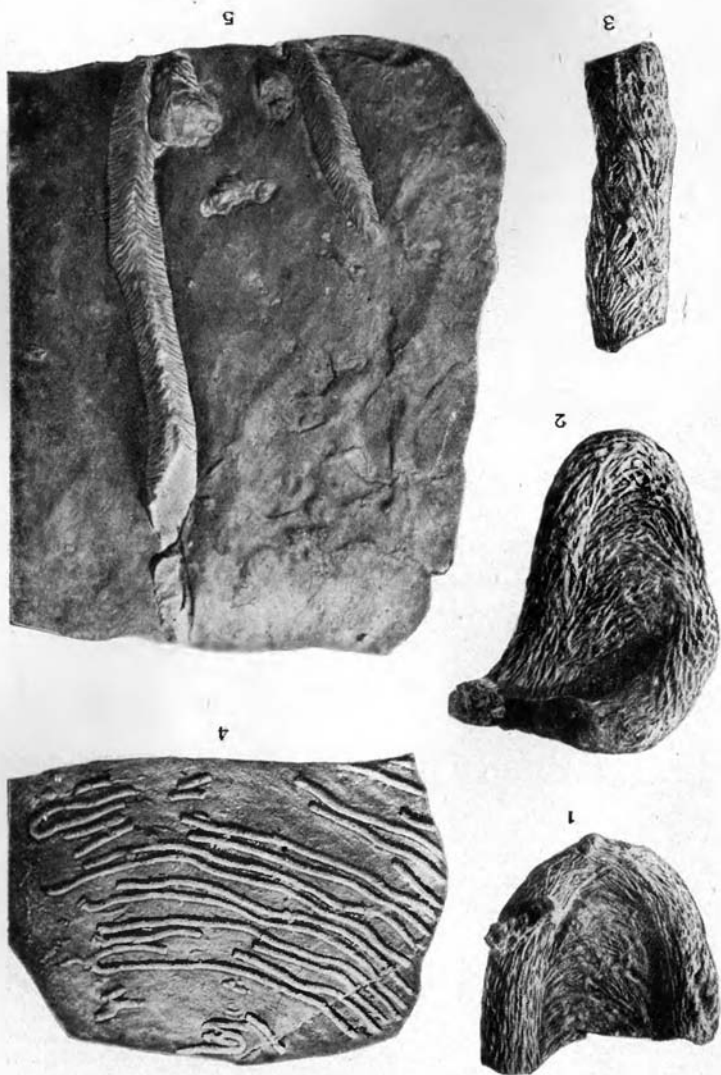


ТАБЛИЦА XII

- Фиг. 1. *Coccolepis aniscowitchi* Gorg.-Kulcsz. с икрой. Верхнеюрские озерные листоватые известковистые доломиты («бумажные сланцы»). Каратауский палеонтологический заповедник. Ю. Казахстан
- Фиг. 2. Раковинки молоди *Enteleles lamarckii* Fisch. (по сравнению с взрослым и старческим экземплярами). Касимовский горизонт верхнего карбона. Завод «Красный Строитель» на р. Москве. (Из работы Е. А. Ивановой, 1949а)
- Фиг. 3. Раковинки молоди аммонитов (скорее всего *Aconeceras trautscholdi* (Sipz.)), только что вылупившейся из яиц. Нижний мел. Р. Волга, г. Ульяновск. $\times 13$

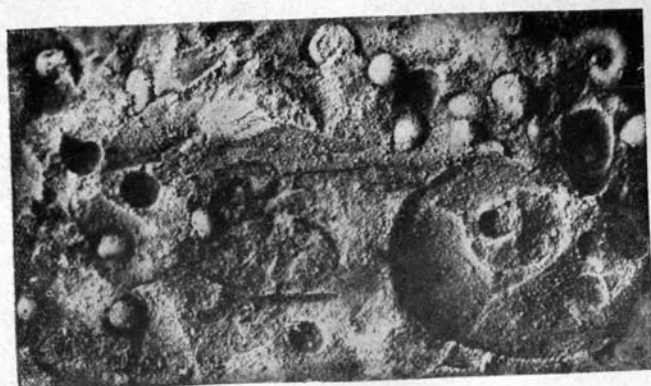
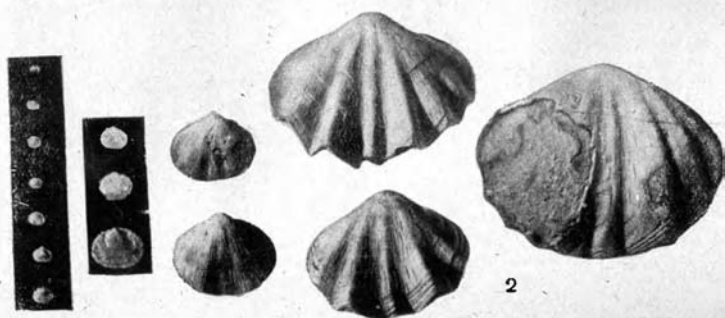
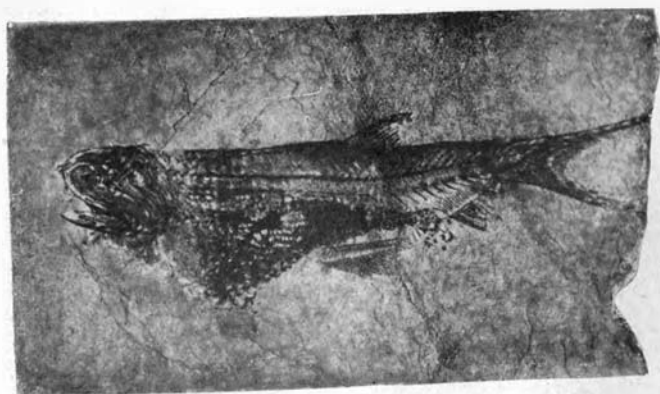
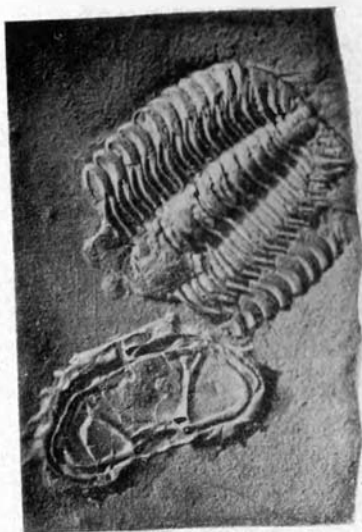


ТАБЛИЦА XIII

- Фиг. 1. Раковина головоногого моллюска *Parabelopeltis* ? sp. (подотряд Teuthoidea) с сохранившимся чернильным мешком с пигментом (краской сепией). Волжский ярус верхней юры. Костромская область, р. Унжа
- Фиг. 2. Панцырь *Phacops* (*Trimeroccephalus*) *macrophthalmus* (Reinh. Richter), сброшенный во время линьки. Фаменский ярус. Актюбинская обл., р. Джангыз-Агач. (Из работы З. А. Максимовой, 1955). $\times 1,5$
- Фиг. 3. Паук в янтаре. Нижнетретичные отложения. Калининградская область. $\times 8$
- Фиг. 4. Перо птицы на поверхности плитки озерных мергелей верхнетретичного возраста. Северная Киргизия, к югу от Кочкорки. $\times 1,5$



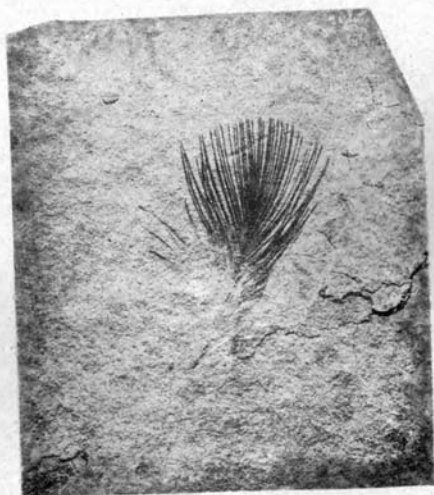
1



2



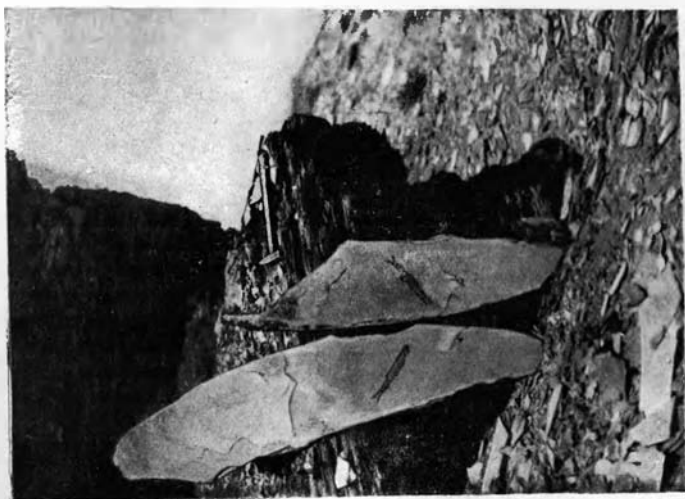
3



4

ТАБЛИЦА XIV

- Фиг. 1. Следы верхнемеловых динозавров на поверхности слоя известняка на горе Сатаплиа, около г. Кутаиси. (Заповедник Сатаплиа)
- Фиг. 2. Ганоидная рыба *Pteroniscus* в листоватых известковистых доломитах («бумажных сланцах») — отложениях позднеюрского озера. Каратауский палеонтологический заповедник. Южный Казахстан



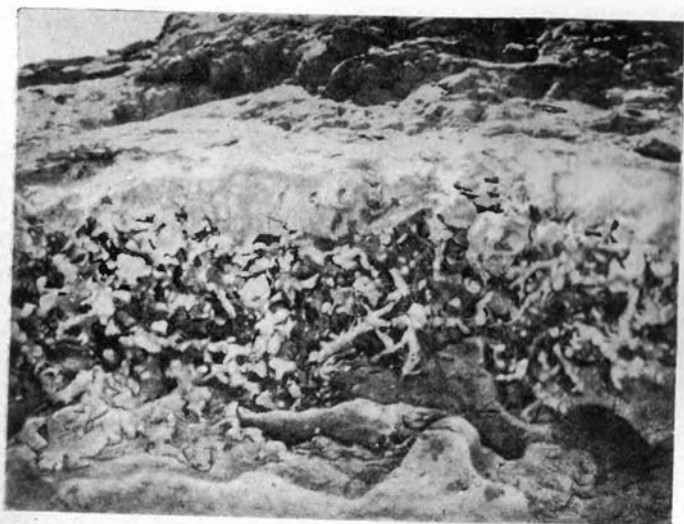
2



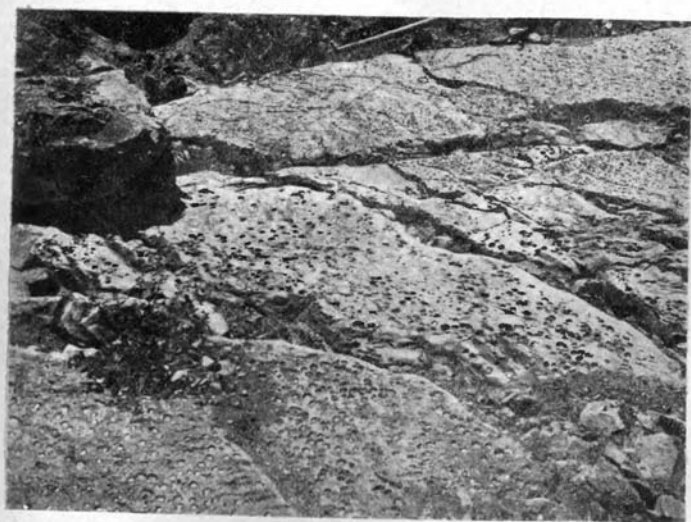
1

ТАБЛИЦА XV

- Фиг. 1. Обнажение с массой так называемых ризолитов — заполнений нор роющих среднехвостых раков *Callianassa* — на нижней поверхности слоя алевролита с карбонатным цементом. Сузакский ярус палеогена. Южная Фергана, р. Исфара
- Фиг. 2. Сглаженная морским прибоем и источенная моллюсками-камнеточцами *Lithodomus* поверхность палеозойских известняков, образывавших скалистый морской берег в алайский век палеогеновой эпохи. Таджикская ССР, окрестности г. Ура-Тюбе



1



2

ТАБЛИЦА XVI

Фиг. 1 и 2. Полевые фотоснимки различных планов.

1 — общий вид обнажения устричников с прослоями глин, выше сменяемых известняками: 2 — детали строения одного из устричных слоев. Туркестанский ярус палеогена. Северная Фергана ●



1



2

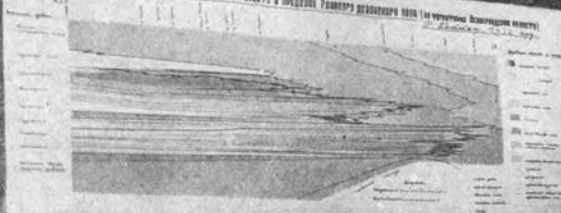
ТАБЛИЦА XVII

Палеоэкологическая экспозиция в Палеонтологическом музее Академии наук СССР. Сверху вниз: 1 — стратиграфический профиль, 2 — профиль осадков и 3 — палеоэкологический профиль через восточную половину Главного девонского поля

ПРОФИЛЬ ЧЕРЗЪ ИТАЛИИИ РАВНИНА ДЕКАСКОРА ПОДЪ 103 м. 20 Среднеархитектурный проект
Длина 103 м. 20



Распределение осадков моря, суши и континента в пределах равнины декаскора (по проекту архитектора)
Длина 103 м. 20



Распределение осадков моря, суши и континента в пределах равнины декаскора (по проекту архитектора)
Длина 103 м. 20



ТАБЛИЦА XVIII

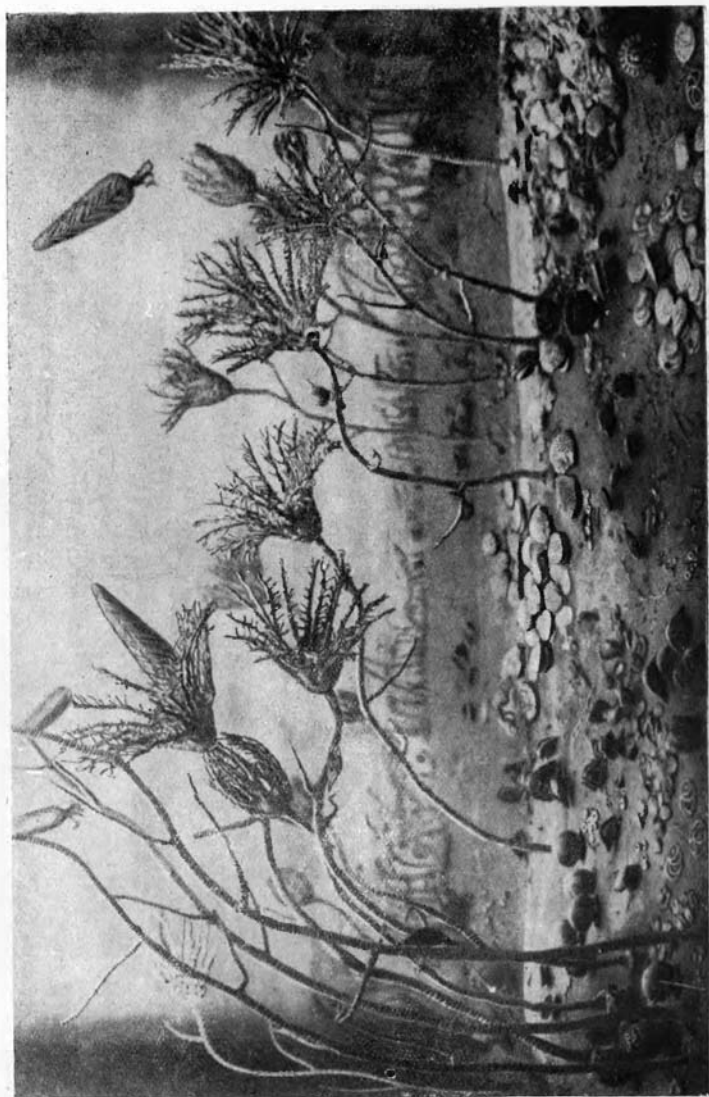
Палеоэкологическая экспозиция в Палеонтологическом музее Академии наук СССР. Часть витрины с экспозицией на тему «Жизнь в девонском море»

ТАБЛИЦА XIX

Палеоэкологическая экспозиция в Палеонтологическом музее Академии наук СССР. Деталь экспозиции на тему «Жизнь в раннекаменноугольном море»

ТАБЛИЦА XX

Картина жизни на участке твердого морского дна в чудовский век. (Позднедевонское море в пределах Главного девонского поля Русской платформы). Реконструкция (макет) по остаткам фауны, найденным в приросшем состоянии на абрадированной поверхности слоя известняка (см. табл. VI и VII, фиг. 2) и в раковинном накате на нем. Палеонтологический музей Академии наук СССР. Часть экспозиции на тему «Жизнь в девонском море»



СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
I. История, задачи и методы палеоэкологии	7
1. История палеоэкологии	7
2. Палеоэкология и вопросы биологии	9
3. Общие методы исследований	12
4. Актуалистические методы	13
5. Понятия и термины	16
6. Палеоэкология и вопросы геологии	24
II. Полевые наблюдения	34
III. Сборы	42
IV. Обработка материала	44
V. Графические изображения	50
1. Полевые рисунки	50
2. Рисунки в печатных работах	56
VI. Фотографическая документация полевых наблюдений	71
VII. Палеоэкологическая экспозиция	72
Литература	76
Таблицы и объяснения к ним	85

Автор *Роман Федорович Геккер*

ВВЕДЕНИЕ В ПАЛЕОЭКОЛОГИЮ

Редактор *А. И. Осипова*

Редактор издательства *С. М. Россова*

Техн. редактор *К. В. Крыночкина*

Корректор *Э. М. Гольцер*

Сдано в набор 12/XII 1956 г.

Подписано к печати 15/IV 1957 г.

Формат бумаги 60×92¹/₁₆.

Бум. л. 4.

Печ. л. 8.

Уч.-изд. л. 7,97.

Т-03165.

Тираж 5000.

Зак. 25.

Цена 3 р. 99 к.

Картфабрика Госгеолтехиздата