

И. Н. В. ИВАНОВА

ДВУСТВОРЧАТЫЕ
МОЛЛЮСКИ
И УСЛОВИЯ
ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ

THE MUSEUM SOCIETY OF NATURAL HISTORY
OF THE UNIVERSITY OF TORONTO



THE MUSEUM SOCIETY OF NATURAL HISTORY
OF THE UNIVERSITY OF TORONTO

MEMBERSHIP LIST FOR THE YEAR 1911
The following members have been elected for the year 1911:

1911

THE MUSEUM SOCIETY OF NATURAL HISTORY
OF THE UNIVERSITY OF TORONTO

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
THE MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS

I-N. V. IVANOVA

BIVALVE MOLLUSCS
AND SEDIMENTATION CONDITIONS

(actualistic and lithologo-paleoecological analysis
of Late Paleozoic coal-bearing deposits
of South-West Siberia
and some seas of the USSR)



PUBLISHING HOUSE «NAUKA»
MOSCOW 1973

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

И-Н. В. ИВАНОВА

ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ И УСЛОВИЯ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ

(литолого-палеоэкологический
и актуалистический анализ
позднепалеозойских угленосных отложений
юга Западной Сибири
и мелководья некоторых морей СССР)

422



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1973



Двустворчатые моллюски и условия осадконакопления.
И.Н.В. Иванова, 1973 г.

В книге излагаются методика и результаты литолого-палео-экологического анализа, впервые примененного для исследования позднепалеозойских угленосных толщ. В книге разработана новая экологическая шкала для основных родов двустворок. Большое внимание уделяется изменчивости двустворок и оценке влияния среды на ее интенсивность. На основе приведенных здесь данных можно сделать ряд выводов о солености ископаемых водоемов, их границ и взаимосвязи друг с другом.

Книга рассчитана на геологов, литологов, палеонтологов, биологов.

Табл. 18, илл. 57, библи. 366 назв.

Ответственный редактор
Р.Ф.ГЕККЕР

Editor-in-chief
R.F.Hecker

Изабелла-Надежда Вячеславовна Иванова

ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ И УСЛОВИЯ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ

Утверждено к печати

Московским обществом испытателей природы Академии наук СССР

Редактор Т.П.Бондарева, Редактор издательства В.С.Ванин
Художественный редактор Н.Н.Власик
Технический редактор Г.П.Каренина

Подписано к печати 2/1У - 73г. Формат 70 x 108^{1/16}.

Усл. печ. л. 15,4. Уч. изд. л. 17,67 (16,27 + 1,4 вкл.).

Т - 01389. Бумага офсетная № 1. Тираж 800 экз.

Тип. Зак. 212 Цена 1р.80к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука", 103717 ГСП, Москва, К-62, Подсосенский пер., 21
1-я типография издательства "Наука", Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

ВВЕДЕНИЕ

Палеогеографическое изучение угленосных толщ получило довольно широкое распространение. Вызвано это тем, что результаты такого изучения имеют не только теоретическое — для восстановления условий и истории осадконакопления в геологическом прошлом, — но и прямое практическое значение, поскольку позволяют правильнее понять закономерности распределения угольных пластов в изучаемых отложениях, а также причины изменения качества углей на площади и в стратиграфической последовательности.

В настоящее время при палеогеографических исследованиях применяется комплекс разнообразных методов, причем важное значение имеет и литолого-палеоэкологический метод, включающий литологическое изучение отложений и исследование ископаемых органических остатков с целью реконструкции условий среды обитания, образа жизни организмов и условий их захоронения. Такие исследования проводятся главным образом для отложений, заключающих остатки разнообразных морских организмов, притом преимущественно бассейнов, имевших нормальную морскую соленость. Именно такие отложения характеризуются наиболее богатыми комплексами фауны, разнообразие, обилие и хорошая сохранность которой в сочетании с выдержанностью отложений ее заключающих, предоставляют большие возможности для детальных палеогеографических построений и дают наиболее благодатный материал для палеоэкологического анализа. По раннекаменноугольным и более древним отложениям Кузнецкого бассейна такие работы проводились Т.Н.Бельской (1960, 1963), Т.Г.Сарычевой, А.Н.Сокольской, Г.А.Безносовой и С.В.Максимовой (1963), Е.А.Ивановой, Т.Н.Бельской и И.И.Чудиновой (1964) и другими и дали возможность восстановить обстановку осадконакопления с большой степенью детальности и достоверности.

Угленосные же толщи, большая часть отложений которых накоплялась в пресных или опресненных водоемах, почти не подвергаются палеоэкологическому анализу, как как в силу относительной бедности их остатками животных организмов представляют менее благоприятные объекты для палеоэкологии.

Наиболее распространенной группой фауны угленосных толщ являются, как известно, двустворчатые моллюски (пелециподы). Они широко используются для стратиграфической корреляции и детального расчленения угленосных отложений. Изучение двустворок различных каменноугольных бассейнов проводится издавна, и существует большое количество работ, посвященных стратиграфическому значению их для угленосных отложений. Работами Л.А.Рагозина (1931, 1940, 1956а, 1961а, 1964б и др.), Б.И.Чернышева (1931 и др.), Л.Л.Халфина (1950а,б, 1954, 1956а,б,в,г, 1959а,в,г, 1960 и др.), Р.Н.Бенедиктовой (1950, 1954, 1959а,б,в), Е.М.Люткевича (1951а, 1957 и др.), О.А.Бетехтиной (1954, 1956, 1960, 1962, 1966б и др.), Р.Н.Бенедиктовой и Л.Л.Халфина (1967) и многих других советских и зарубежных исследователей установлены стратиграфическая значимость двустворок угленосных толщ и состав фаунистических комплексов, характеризующих различные части разрезов, а также освещены общие вопросы условий обитания. Палеоэкологическим вопросам в этих работах уделялось небольшое внимание, и двустворчатые моллюски в этом отношении изучены недостаточно или охарактеризованы противоречиво. По этой причине геологи и литологи, занимающиеся восстановлением условий накопления угленосных толщ, почти не имеют возможности использовать для палеогеографических реконструкций остатки двустворок.

Автор поставил перед собой задачу содействовать восполнению этого пробела и дать палеоэкологическую характеристику двустворчатых моллюсков ряда верхнепа-

леозойских угленосных толщ юга Западной Сибири, и на их примере показать, что палеоэкологический подход также и к этим толщам вполне возможен. Основной литологопалеогеографической базой служили палеогеографические схемы Кузнецкого бассейна, составленные А.Н.Волковой (1959, 1962, 1963, 1964) для различных этапов накопления балахонской серии, и литологофашиальные работы Г.Ф.Крашенинникова (1959, 1962а,б). Работа выполнялась в Лаборатории литологии Кафедры исторической и региональной геологии Геологического факультета Московского государственного университета.

Приступив к такому исследованию, автор вскоре убедился в том, что для правильного экологического истолкования остатков необходимо иметь сравнительный материал по условиям обитания и захоронения ныне живущих двустворок в водоемах разной солености и в различных физико-географических условиях. Ознакомление с соответствующей литературой привело к выводу, что на ряд вопросов, интересующих геолога при попытке использовать данные по биологии и экологии современных моллюсков для истолкования соотношений, встречаемых в ископаемом состоянии, не находится должного ответа. В частности, это касается морфологии раковин и их изменчивости в зависимости от конкретных условий обитания. Между тем облик раковин позволяет наметить жизненные формы, являющиеся своеобразным мостиком между ископаемыми и современными организмами. Это привело к необходимости посетить ряд современных водоемов для личных наблюдений и сборов фауны.

Сравнительное изучение древних и ныне живущих организмов за последние десятилетия получает все более широкое распространение в связи с развернувшимися исследованиями осадков морей и океанов. Оно важно для выяснения "общих закономерностей приспособления организмов к среде существования" (Марковский, 1966). Выявленные закономерности изменения состава фауны, ее распределения и сохранности в различных условиях, а также следы жизнедеятельности (Войновский - Кригер, 1936-1939; Seilacher, 1954, 1963; Вялов, 1966) могут использоваться для реконструкции среды осадконакопления древних толщ. При этом следует учитывать влияние геологического времени, выступающего как фактор ... "суммирующий и обобщающий мельчайшие единичные процессы, накапливающий их и фиксирующий суммарный результат" (Белоусов, 1942, стр. 24). Усредняется, в частности, и фашиальная картина угленосных территорий.

В предлагаемой монографии за основу приняты исследования, проведенные автором в Кузнецком и Горловском каменноугольных бассейнах, в некоторых районах Карагандинского бассейна и в Джезказганской впадине Центрального Казахстана. Кроме того, изучены коллекции Г.Ф.Крашенинникова из Белозерского месторождения Красноярского края и Белоярского месторождения Минусинского бассейна, С.К.Чандра из Терсинского района и сборы А.Н.Волковой в других районах Кузнецкого бассейна, а также коллекции Н.В.Литвинovich, Н.Л.Габая и В.М.Потапочкина из пермских отложений Джезказганской и Тенизской впадин.

Автором описано более 12 000 м керн буровых скважин, ряд естественных обнажений и горных выработок.

Условия обитания и захоронения современных двустворчатых моллюсков изучались в зоне прибрежного мелководья Кандалакшского залива Белого моря, Дальне-Зеленецкой губы Баренцева моря, в районе Геленджик - Туапсе на Черном море, на Азовском море, включая Таганрогский залив и дельту Дона. Расположение основных районов работ показано на рис. 1.

Содействие в проведении полевых работ оказали автору сотрудники Западно-Сибирского, Новосибирского, Центрально-Казахстанского территориальных Геологических управлений, СНИИГТИМС'а, Азовского научно-исследовательского института рыбного хозяйства, Беломорской биологической станции МГУ и Мурманского морского биологического института - И.И.Шутова, И.С.Сайковская, С.В.Сухов, А.И.Марус, Н.Г.Беленко, Н.Л.Габай, В.В.Сергеев, М.Я.Некрасова и др.

Лабораторная обработка фауны и заключающих ее пород производилась автором, но при изучении глинистых пород часть термических анализов выполнена В.Н.Амагаевой, а контрольное исследование ряда образцов на электронном микроскопе и дифрактометре произведено Л.Г.Рекшинской.

При обработке палеонтологического материала автор пользовался консультациями профессоров Л.Л.Халфина и Л.А.Рагозина, Р.Л.Мерклина, О.А.Бетехтиной и других



Рис. 1. Расположение районов работ

I - районы сбора ископаемой фауны: 1 - Джеккаганская впадина, 2 - Самарское месторождение, 3 - Горловский бассейн, 4 - Завьяловский, 5 - Ерунаковский и Терсинский районы Кузнецкого бассейна, 6 - Белозёрское месторождение; II - районы сбора современной фауны: 7 - Кандалакшский залив Белого моря, 8 - Дальне-Зеленецкая губа Баренцева моря, 9 - район Геленджик - Туапсе Черного моря, 10 - Азовское море, 11 - Таганрогский залив

специалистов-палеонтологов. Выполнению работы способствовала поддержка товарищей по работе на кафедре исторической и региональной геологии - профессора Д.П.Найдина, А.Н.Волковой, Н.П.Григорьева, Р.А.Коньшевой, В.Т.Фролова, Л.И.Комиссаровой и других, а также помощь Е.С.Алексеева.

Рисунки и большая часть фотографий сделаны автором, но фотографии двустворок Горловского бассейна выполнены И.И.Зардиашвили.

Всем лицам, содействовавшим выполнению настоящей работы на разных ее этапах, автор приносит искреннюю благодарность. Особая признательность адресована заведующему Лабораторией литологии профессору Г.Ф.Крашенинникову и заведующему кафедрой исторической и региональной геологии профессору А.А.Богданову.

Автор считает своим приятным долгом поблагодарить профессора Р.Ф.Геккера и Т.Н.Бельскую, чьи советы помогли во время подготовки рукописи к публикации.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ

Сущность актуо-литолого-палеоэкологического метода. Метод, применявшийся при выполнении данной работы, заключается в сравнительном проведении ряда исследований. Они включают литологическое и литолого-фациальное изучение разрезов, биостратомические наблюдения, палеоэкологическое изучение фауны геологических объектов, а также возможные аналогичные наблюдения над современной фауной, условиями ее обитания и захоронения, образом жизни и изменчивостью в связи с изменениями среды. При этом объекты актуалистических наблюдений выбирают так, чтобы охватить спектр предполагаемых изменений условий обитания (в нашем случае - от нормально морских до пресноводных). Актуалистические наблюдения позволяют оценить роль и направленность влияния некоторых факторов среды обитания на морфологию раковин, чем облегчается расшифровка соответствующих особенностей ископаемых объектов, и помогают вскрыть закономерности образования захоронений и посмертных изменений скелетных остатков.

Задачи, возможности и приемы литолого-палеоэкологического метода подробно освещаются в многочисленных работах Р.Ф.Геккера (1933-1968), Р.Ф.Геккера и А.И.Осиповой (1957), Р.Л.Мерклина (1949, 1950, 1968), А.И.Осиповой (1955), А.И.Осиповой и Т.Н.Бельской (1967) и некоторых других, посвященных преимущественно морским отложениям.

Литологические исследования. Характер полевых исследований определялся двумя факторами: поставленной задачей (выяснение условий обитания двусторчатых моллюсков) и степенью изученности регионов, в которых проводились исследования. Так, к моменту начала наших работ для Кузнецкого бассейна была уже разработана унифицированная стратиграфическая схема, изучен большой палеонтологический материал и созданы монографические описания и сводки по фауне (см. главу III), составлены литологические характеристики и литолого-фациальные разрезы по районам, составлялись палеогеографические схемы и имела обширная литература по различным вопросам геологии. Несравненно ниже была изученность Горловского бассейна и Белозерского месторождения Красноярского края; в частности, литологических и литолого-фациальных работ практически не было; фауна Белозерского месторождения была не изучена. Неодинаково изучены были и отдельные районы бассейнов. Поэтому сбор материала в различных пунктах проводился по-разному.

При работах в районах, где разрезы были изучены предыдущими исследователями или соответствующие работы проводились параллельно с нашими, основное внимание уделялось послойному отбору фауны с регистрацией ее количества, сохранности, расположения в породе, ориентированности на плоскости, отсортированности, наличия раковинного боя, мощности слоев, содержащих фауну. Разрез при этом описывался лишь на участках, содержащих фауну. Подробно описывались структура и текстура пород, фиксировались следы жизнедеятельности, вторичные нарушения текстур. Отмечался цвет, степень углистости, содержание остатков флоры, наличие и характер конкреций и т.п. Прослеживались вертикальные и горизонтальные изменения, характер контактов между слоями, т.е. выявлялись генетические признаки пород. Производились зарисовки и фотография.

В случаях слабой изученности разреза давалось полное литологическое описание, даже при отсутствии фауны. В Горловском бассейне, например, произведено описание и отобраны образцы по большому числу скважин с тем, чтобы охватить наблюдениями весь разрез, выяснить местонахождения фауны и их размещение во времени и пространстве.

Лабораторная обработка материала включала изучение вещественного состава пород как заключающих фауну, так и не содержащих ее. Основное внимание уделялось глинистым породам и алевролитам, так как в подавляющем большинстве случаев двусторчатые моллюски заключены в аргиллитах, реже – в мелкозернистых глинистых алевролитах. Только в Горловском бассейне массовые скопления двусторок связаны с мелкозернистыми песчаниками и алевролитами, а в Джекказганской впадине – с алевролитовыми и песчаными известняками. Поскольку глинистые минералы могут служить индикаторами геохимических особенностей среды, большое внимание было уделено изучению глинистой составляющей аргиллитов и других пород. Изучение глинистого вещества проводилось комплексным методом, принятым в Лаборатории литологии Геологического факультета МГУ. Глинистые породы описывались микроскопически в шлифах, определялся показатель преломления ориентированных агрегатов в иммерсии, производилось окрашивание глинистых суспензий органическими красителями по методу Викуловой-Веденевой. Широко применялся термический анализ. Результаты массовых анализов контролировались выборочным применением электронномикроскопического и дифрактометрического методов. В начальной стадии работы применялся метод определения геохимической среды осадкообразования по Г.Л.Стадникову (1957), давший в некоторых случаях хорошие результаты.

Методика подготовки пород к анализу освещена в руководстве "Методы изучения осадочных пород" (1957) и др.

Фракция мельче 1 мк использовалась для получения ориентированных агрегатов, для окрашивания, электронномикроскопического и дифрактометрического анализов. В качестве красителей употреблялись метиленовый голубой 0,001%-ный и насыщенный раствор бензидина солянокислого, электролитом служил насыщенный раствор хлористого калия. При наблюдениях учитывался цвет окрашенной суспензии, изменение цвета от добавления электролита, характер осадка (плотность, рыхлость, гелевидность, хлопья), равномерность или неоднородность прокрашивания осадка, быстрота окрашивания, чистота, блеклость и интенсивность полученных окрасок.

Термический анализ производился на пирометре Курнакова ПК-52. Эталонным веществом служила окись алюминия. Нагревание велось в тигельных печах до температуры 1100°. Употреблялись платино-платино-родиевые термомпары. Для аргиллитов, а также аргиллитов алевролитовых и песчаных обычно делался валовый анализ: кусочек породы растирался в ступке до размерности 0,1 мм и полученная проточка анализировалась полностью. Опыт показал, что при подавляющем содержании глинистых частиц в породе выделение чистой коллоидной фракции не обязательно и не повышает точность определений, так как эндотермический эффект кварца хорошо распознается, хотя и лежит в той же температурной области, что и основные эффекты глинистых минералов. Небольшая углистость или ожелезненность не мешают, но в случае сильного обогащения гидроокислами железа или органическим веществом их экзотермические эффекты, накладываясь на эндотермические эффекты превращений глинистого вещества, затрудняют или делают невозможной расшифровку термограмм.

Сопоставление результатов анализов позволило сделать вывод о составе ассоциации глинистых минералов. Отметим, что комплексное применение этих простых и не требующих специального оборудования (кроме термического) методов позволяло в достаточной мере для наших целей охарактеризовать глинистую составляющую и свести до минимума применение дорогостоящих электронномикроскопических и рентгеновских исследований. Последние применялись как контрольные и позволяющие выявить наличие глинистых минералов-примесей.

Обломочные породы изучались в шлифах. Гранулометрический анализ проводился для рыхлых и слабосцементированных пород в небольшом количестве. Минералогический анализ тяжелых минералов проводился для алевролитовой фракции в иммерсии. Характер распределения тяжелых минералов и их состав помогают установить направление сноса обломочного материала и зону, где происходило осадконакопление.

Специальный анализ конкреций, методика изучения которых разработана А.В.Македоновым (1956) и состав которых также характеризует химизм среды, автором не производился, так как в Ерунаковском районе Кузнецкого бассейна этим занимался Н.Г.Беленко (1962) параллельно с нашими работами. В Терсинском районе литологическими исследованиями занимался С.К.Чандра (1965), в других районах – А.Н.Волкова (1957, 1959, 1962, 1964), Е.П.Брунс (1940), В.В.Коперина (1960, 1962), Г.А.Шаповалова (1960, 1961) и др.

Проводился анализ сочетаний литологических разностей в разрезе и на площади. Полученные результаты сводились в виде литологических колонок по районам и литолого-фациальных профилей. В силу изменчивости угленосных отложений и значительной мощности разрезов не всегда имелась возможность точного послойного сопоставления их. В ряде случаев приходилось сопоставлять крупные стратиграфические отрезки в целом.

Палеоэкологические наблюдения. Палеоэкологические наблюдения также включали полевые и лабораторные исследования. В полевых условиях, кроме послойного отбора фауны для последующих определений, производился подсчет различных ее компонентов, наблюдения за характером ее распределения в породе, отбор крупных образцов, иллюстрирующих различные типы захоронения, зарисовка и фотографирование обнажений и их деталей. Обработка палеонтологического материала состояла в уточнении состава фауны. В необходимых случаях производилось описание двустворок и остатков других организмов (новых или впервые встреченных в данном районе). При описании двустворок использовались наиболее принятые (Бетехтина, 1966б) обозначения: длина раковины - L , длина замочного края - l , длина главной диагонали - D , длина малой диагонали - d , высота раковины - h , угол между направлением замочного края и главной диагональю - α , верхнезадний угол (между направлениями замочного и заднего краев) - β (рис. 2). Важное значение придавалось общей форме раковин, положению и облику макушек, характеру краев и их сопряжений, выпуклости, скульптуре поверхности створок, так как эти признаки в сочетании с литологическими данными позволяют наметить жизненные формы. Графики индивидуальной изменчивости строились при наличии удовлетворительного массового материала или литературных данных.

Важным этапом исследования являлось выявление закономерностей распределения фауны и степени ее сохранности в зависимости от состава пород и их фациальной принадлежности, выявление закономерных группировок форм, прижизненно связанных биотопов, установление основных типов захоронения, зависящих от подвижности среды осадконакопления и образа жизни организмов, а также прослеживание изменений комплексов фауны по разрезам.

Палеобиоценозы устанавливались при изучении захоронений, образованных на месте обитания организмов без переноса их раковин. Прослеживание их распределения и изменений на площади помогает уточнить условия осадконакопления для коротких отрезков геологического времени. Наблюдая изменение палеогеографических обстановок в длительные отрезки времени, удобнее оперировать с распределением на площади и по разрезу комплексов фауны, так как палеобиоценозы представляют собой довольно редкие частные случаи, являясь палеоэкологическими реперами.

Двустворчатые моллюски были основными обитателями водоемов позднепалеозойских площадей угленакопления. Они являлись единственной группой организмов, твердые образования которых в массовом количестве переходили в ископаемое состояние, притом большей частью в виде отпечатков и внешних ядер. Обычно встречаются не "внешние ядра" в общепринятом понимании (Друшиц, Обручева, 1971), а внешние слепки разобренных и неразобренных створок раскрытых раковин. Полные ядра редки.

Своеобразная форма сохранности раковин двустворок в угленосных отложениях заставляет внимательно относиться к морфологическим особенностям внешнего строения. Изменения в очертаниях створок, иногда очень тонкие, используются в качестве видовых и родовых признаков. Поэтому интересно выяснить зависимость этих изменений от условий обитания. С изменчивостью морфологии в зависимости от среды обитания связан также вопрос о жизненных формах, объединяющих различные организмы по общему типу приспособления к среде обитания. Это выражается, прежде всего, в установлении определенного облика раковин, соответствующих тем или иным условиям обитания и образу жизни. Выявление же жизненных форм делает возможным использование для палеоэкологического анализа индикаторных свойств древних организмов без их видового определения (Мерклин, 1968). Это особенно ценно в свете того, как остро стоит в науке проблема вида (Федотов, 1940; Толмачев, 1959, 1966; Родионова и Певзнер, 1968; Эйнон, 1968). Не менее интересен вопрос о закономерностях захоронения и формах сохранности раковин в различных условиях.

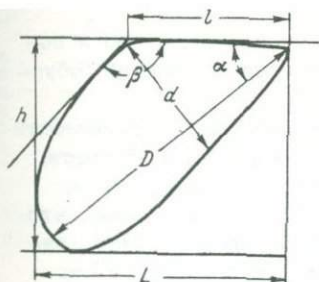


Рис. 2. Основные размеры раковин

L - длина, l - длина замочного края, D - главная диагональ, d - малая диагональ, h - высота, α - угол между направлениями замочного края и главной диагонали, β - верхнезадний угол

Анализ закономерностей изменчивости морфологии раковин и широты спектра индивидуальной изменчивости в зависимости от окружающей среды возможен на основании изучения изменений раковин современных двустворчатых моллюсков, на что указывал Д.М.Федотов (1932б). Наблюдая морфологию раковин двустворок Кольского залива, Д.М.Федотов отмечал их большую изменчивость и считал, что на ископаемом материале в ряде случаев индивидуальные отличия приняты за видовые. Он пришел к выводу, что от некоторых форм двустворок угленосных отложений придется отказаться, если им "будет дано фашиальное объяснение".

Актуалистические наблюдения

Возможность восстановления условий обитания позднепалеозойских двустворок на базе наблюдений за современными основывается на следующих предпосылках: 1. Соленость мирового океана и морей позднего палеозоя сопоставима с современной; 2. Зависимость "организм - среда", как и ныне, выражалась в приспособлении организмов к среде - в сходных условиях вырабатывались сходные жизненные формы; 3. Ухудшение условий всегда влекло качественное сокращение состава фауны; 4. Текстурные и структурные особенности осадков, типы захоронений скелетных остатков и их распределение в осадке определялись степенью подвижности воды.

Сравнительный материал по экологии современных двустворчатых моллюсков был собран в Баренцевом, Белом, Черном и Азовском морях. Такой широкий охват сравнительного материала позволил наблюдать изменения состава донного населения и изменчивость морфологии раковин в водах от нормальной морской солености до пресных, притом в разных климатических зонах. Основным объектом наблюдений были двустворки рода *Mytilus* (мидия), обитающие во всех названных водоемах. Подобно позднепалеозойским двустворкам, мидии обладают гладкостворчатой раковиной простого строения и чутки к изменениям обстановок. Наиболее полный материал получен на Азовском море, так как автору предоставилась возможность участвовать в рейсе экспедиционного судна "Грот" Азовского научно-исследовательского института рыбного хозяйства (Ростов-на-Дону).

Отбирались массовые пробы (не менее 25 экземпляров) с учетом статистической обработки. Отбирались также и образцы грунтов и мертвой ракуши. На литорали сборы проводились во время отливов, а в Азовском море пробы грунта, бентоса и мертвой ракуши отбирались при помощи дночерпателей "Океан" или Петерсена. Собирали обитателей дна и при помощи бентралов, что давало больший улов, но менее точную привязку к определенному грунту. Тело моллюсков удалялось, а раковины оставались для дальнейшего изучения. Производилась зарисовка или фотографирование типичных и уклоняющихся форм, а также поселений (например, колонии дрейссен на анодонтах и др.). В результате была составлена экологическая коллекция по некоторым районам Баренцева, Белого и Черного морей, а для Азовского моря получен и материал, позволивший составить примерные схемы распределения глубин, грунтов, температур, донного населения и судить об условиях захоронения и характере изменчивости раковин моллюсков.

Азовскому морю уделено особое внимание, так как оно, по нашему мнению, наиболее близко моделирует условия, бывшие некогда на месте теперешнего Кузнецкого бассейна (за исключением некоторой засушливости и степного окружения). В целом же такая направленность исследований позволила составить представление о характере изменения биоценозов, размеров и форм раковин моллюсков при перехо-

де от пресных речных вод к солоноватым, морским с пониженной соленостью и водам нормальной океанической солености, а также и о характере изменений, обусловленных резкой разницей климата.

Изучались также посмертные изменения раковин, типы захоронения и сохранности их в различных условиях - гидродинамические условия среды, характер субстрата, глубины, степень зараженности осадка и наддонных вод растительным детритом.

Биометрический анализ современных *Mytilus* проводился по той же схеме, что и измерение раковин ископаемых двустворчатых моллюсков (см. рис. 2). Все линейные измерения выполнялись при помощи миллиметровой бумаги и штангенциркуля, что давало возможность, не изменяя положения раковины на плоскости, снять несколько размеров и наметить нужные углы, которые затем измерялись обычным транспортиром. Выпуклость определялась на раковинах с неразобщенными створками. Результаты измерений сводились в таблицы, вычислялись основные метрические соотношения. При вычислении средних величин использовалась формула (Плохинский, 1961):

$$C_p = \left(\frac{E V^m}{n} \right)^{\frac{1}{m}}$$

где

V - индивидуальный замер (дата),

E - сумма дат

m - показатель, определяющий вид средней; у нас $m = 1$

C_p - среднеарифметическая;

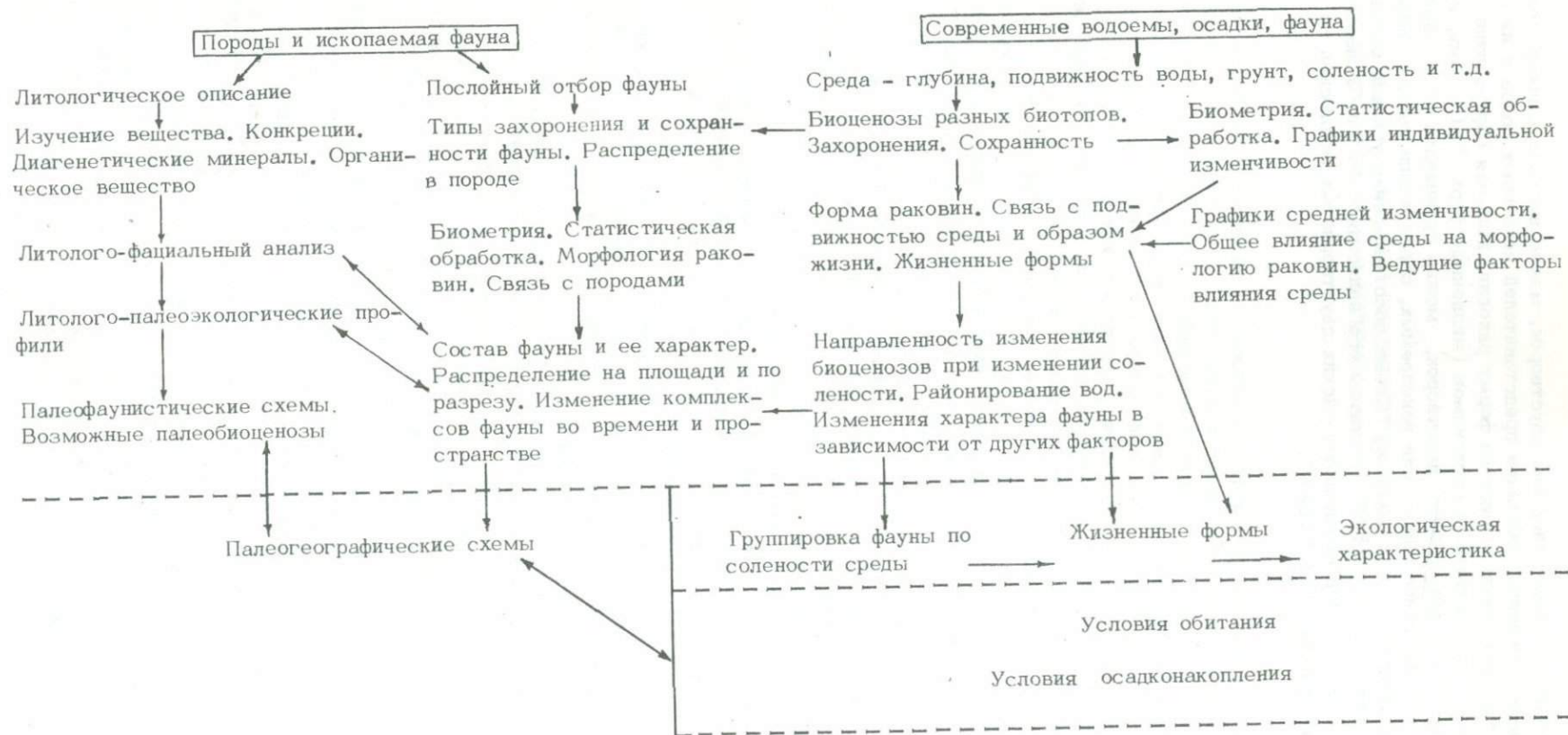
n - число усредняемых дат

На основе вычисленных индивидуальных и среднеарифметических коэффициентов строились графики изменчивости. Первые отражают индивидуальную изменчивость в пределах биотопа; вторые характеризуют общие тенденции изменчивости раковин при изменении условий.

Кроме того, в лабораторных условиях уточнялись детали внешнего строения раковин: изменение характера макушек и их положения, изменение скульптуры и степени выпуклости, выяснялись вариации характера всех краев раковин. Деталям внутреннего строения специального внимания не уделялось, так как в ископаемом состоянии позднепалеозойские двустворчатые моллюски следов внутреннего строения, как правило, не сохраняют, а одной из задач работы было выяснение вопроса о степени зависимости внешнего строения раковин двустворчатых моллюсков от среды их обитания. Изучение этих особенностей строения сопровождалось зарисовками и фотографированием двустворчатых моллюсков из различных местообитаний и построением рядов изменчивости.

Восстановление условий обитания ископаемых организмов и осадконакопления. Суммируя данные, полученные в результате трехстороннего изучения, и известные ранее палеогеографические, литолого-фациальные, палеонтологические, общегеологические сведения, получаем возможность несколько конкретизировать условия обитания двустворчатых моллюсков позднего палеозоя. Литолого-фациальный анализ позволяет установить основные направления сноса, общий характер водоемов, судить о степени подвижности среды в целом. Дальнейшее уточнение режима водоемов возможно при помощи анализа типов захоронения двустворчатых моллюсков. Некоторые сведения для гидрохимической характеристики среды дают глинистые минералы, требующие определенных условий для образования, степень карбонатности пород и состав конкреций, а также состав аутигенных минералов (Теодорович, 1962). Для установления же степени солоноватоводности водоемов необходимо анализировать состав ассоциаций фауны и его изменения во времени, учитывая порядок выбывания или появления и массовость тех или иных компонентов. Сравнивая ход изменения состава современной фауны при переходе в водоемы различной солености, получаем возможность распространить произведенное районирование современных вод на позднепалеозойские водоемы. Соленость мирового океана в позднем палеозое достигла современного уровня или была близка к нему (Ронов, 1964), поэтому исходную "нормальную" соленость моря принимаем равной современной. Анализируя формы и

Схема восстановления условий обитания вымерших организмов



характер раковин позднепалеозойских двустворок, можно высказать предположение о гидродинамических условиях обитания представителей некоторых родов и их образе жизни. Эти факторы прямо влияют на форму раковин, вызывая образование сходных признаков даже у неродственных организмов (жизненные формы). Поэтому, изучив формы и характер раковин древних двустворок, можно сравнивать их с однотипными группами раковин современных или ископаемых, образ жизни которых известен.

Общий ход исследования отражен на "Схеме восстановления условий обитания древних двустворок" (табл. 1). Результатом его является табл. 18 "Условия существования некоторых родов позднепалеозойских двустворчатых моллюсков из угленосных отложений юга Западной Сибири".

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИИ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ УГЛЕНОСНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

Изучение фауны двустворчатых моллюсков из верхнепалеозойских угленосных отложений Сибири имеет достаточно длительную историю, начало которой было положено в 1895 г. П.Н.Венюковым, сообщившим о первых находках остатков двустворок в угленосных отложениях Кузнецкого бассейна. В дореволюционные и первые послереволюционные годы появилось несколько работ (Jones, 1901; Янишевский, 1927, 1935 и др.), в которых приводились списки форм и описания двустворчатых моллюсков. Описания касались, в основном, двустворок кольчугинской серии, которые отождествлялись с европейскими каменноугольными видами. В то же время выявилось несоответствие между определением возраста этой части разреза угленосных отложений по флоре и фауне. М.Д.Залесский (1916), изучив флору, пришел к выводу о пермском возрасте заключающих ее отложений.

В тридцатых годах в связи с увеличением объема съемочных и геологоразведочных работ приток палеонтологического материала резко возрос. Двустворки были обнаружены в угленосных толщах Минусинского, а затем и Тунгусского бассейнов, участились их находки в Кузнецком бассейне.

Б.И.Чернышев (1931) в монографии, посвященной двустворкам угленосных отложений Донецкого бассейна, отмечал, что породы, заключающие фауну двустворок позднепалеозойского возраста, во всех каменноугольных бассейнах (Донецкий, Кузнецкий, Минусинский, бассейны Европы, Америки, Китая) имеют один и тот же характер — это темные аргиллиты, содержащие сферосидерит и пирит. Б.И.Чернышев установил, что двустворки образуют "громadne скопления" особой одного вида, и, видимо, жили "колониями". Он предположил, что карбониолы, наядитесы и антракомии обитали в прибрежной части несколько опресненного моря и характеризовали особую "фашию карбоникол". "Эта фауна всегда шла впереди наступающего моря или за отступающими водами его" (стр. 66). Периоды наступления моря она переживала в устьях рек, так как не могла снова вернуться к нормальному морскому образу жизни. Фактически, тем самым, Б.И.Чернышев охарактеризовал двустворок Донецкого бассейна, как солоноватоводную фауну: именно специализированные солоноватоводные двустворки могут приспосабливаться к жизни в пресной воде и гибнут при повышении солености (Жадин, 1952).

В этот период появилось первое сообщение Л.А.Рагозина (1931) о присутствии фауны двустворок в нижних частях разреза Кузнецкого бассейна — в верхах и низах балахонской серии. Работы Б.И.Чернышева (1930, 1931, 1933, 1937), Л.А.Рагозина (1931–1962), Д.М.Федотова (1932а, 1937а,б, 1938) дали очень много для познания фауны угленосных отложений Кузнецкого и других бассейнов. Но по мере накопления материала возрастало и количество неясных вопросов, в числе которых главными были вопросы систематического положения и стратиграфической приуроченности обнаруженной фауны. Разногласия вызывала, главным образом, фауна верхней части разреза Кузнецкого бассейна, возраст которой одни авторы (Федотов, 1937б) считали позднепермским на основании сходства с позднепермской фауной Русской платформы, а другие (Рагозин, 1934, 1936, 1937а, 1939а,в,г) усматривали большее сходство, если не тождество, с фауной каменноугольных отложений Европы. На этом основании и учитывая незначительность перерыва в осадконакоплении между отложениями нижнего морского карбона и угленосными отложениями Л.А.Рагозин считал, что угленосная толща Кузнецкого бассейна формировалась на протяжении карбона. Таким образом, начальный период изучения фауны угленосных толщ характеризовался признанием широкого распространения в верхнепалео-

зойских отложениях Кузнецкого бассейна европейских родов и, во многих случаях, видов. В этот же период было установлено присутствие в отложениях балахонской серии местных родов *Angarodon* Ragozin, *Mrassiella* Rag., *Procopievskia* Rag., *Abiella* Rag., было обращено внимание на туземный характер фауны и выделены комплексы двустворок, приуроченные к алыкаевским, верхнебалахонским, кузнецким и кольчугинским отложениям (Рагозин 1933, 1934, 1935, 1936, 1937a). Д.М.Федотов (1937b) опубликовал сводную работу по двустворчатым моллюскам Кузнецкого бассейна, где привел списки фауны для балахонских и кольчугинских отложений и отметил, что фауна балахонской свиты указывает на формирование ее в опресненной морской среде, фауна кузнецкой свиты связывается с озерными, а кольчугинской — с пресноводными или солоноватоводными условиями. О влиянии морского режима на фауну алыкаевской свиты говорил также Л.А.Рагозин (1935). С течением времени укрепился вывод об эндемичности фауны Кузнецкого бассейна (Халфин, 1938, 1939). Л.Л.Халфин (1939), описывая двустворчатых моллюсков из кольчугинской серии, отмечал, что "нет ни одной формы, тождественной какому-либо ранее описанному виду из отложений, развитых вне пределов Кузбасса" (стр. 14), в то время как родовой состав тот же, что и в Европе. В этой же работе Л.Л.Халфин указывал, что "фауносодержащие породы кольчугинской свиты Кузбасса представляют такую комбинацию фашиального типа и стратиграфического положения, которая позволяет сопоставить их с карбоновой фашией карбониколы и с пермской фашией палеомутела, но не позволяет отождествить их ни с той, ни с другой" (стр. 20).

Первое описание двустворчатых моллюсков Горловского бассейна было сделано Л.А.Рагозиным (1939b), которым отмечен гигантизм фауны и высказано предположение, что в отложениях Горловского бассейна имеются слои, соответствующие верхам балахонской серии Кузбасса. Е.М.Люткевич (1941) обнаружил присутствие двустворок кольчугинского типа в верхнепермских отложениях Западного Таймыра. И.В.Лебедев (1944) установил один из важнейших родов кольчугинской фауны — род *Microdontella*.

Завершением этого этапа исследований явилась монография Л.Л.Халфина (1950a), систематизировавшего все накопившиеся к тому времени материалы. Л.Л.Халфин установил балахонский и кольчугинский комплексы фаун. Балахонский комплекс характеризует балахонскую серию и нижнюю часть кузнецкой свиты, кольчугинский — остальную часть разреза. В состав балахонского комплекса он включил первую алыкаевскую фауну (11 родов), позднебалахонскую (5), вторую алыкаевскую (8 родов) и фауну ишановской свиты. В состав кольчугинской фауны, за которой признавался позднепермский возраст, были включены 7 родов. Рассматривая родовой состав двустворчатых моллюсков Кузнецкого бассейна, Л.Л.Халфин приводил список из 17 родов и двух подродов, в числе которых "... 70% родов и подродов нашей фауны относятся к местным группам, чем подчеркивается ее крайне самобытный характер" (стр. 20). Отмечалось, что среди местных родов присутствуют крайне своеобразные, как *Microdontella*, *Orthonaiadites*, *Kinerkaella*, *Mrassiella*, *Yavorskiella*, которые не имеют даже сколько-нибудь близких аналогов в фаунах других областей и стран. Из типично морских родов присутствует только *Aviculopecten*, морской характер имеет и род *Yavorskiella*. Л.Л.Халфин утверждал также, что наша фауна гораздо разнообразнее, чем аналогичные (лагунно-пресноводные) фауны верхнего палеозоя Европы и Америки: карбоновая европейская фауна фашии карбониколы состоит из шести родов (Tremper, Weir, 1946, стр. XV), пермская фауна фашии палеомутела — из пяти родов (Амалицкий, 1892).

Большое внимание обращено на сохранность остатков двустворчатых моллюсков. Подчеркивается, что у них никогда не сохраняется вещество створок, за исключением единичных находок из карбонатизированных пород, и они во всех без исключения случаях представляют собой скульптурные, а не внутренние ядра. Это не позволяет изучить внутреннее строение раковин, в частности, замок, поэтому все исследования основываются на достаточно шаткой базе — главным образом, внешней морфологии раковин. В отложениях ильинской и ерунаковской свит иногда встречаются остатки пелиципод с сохранившимися створками, но основной формой сохранности все же остаются скульптурные ядра. Разбирая вопрос о посмертной деформации раковин в различных породах, Л.Л.Халфин пришел к выводу, что раздавливающее усилие было ориентировано нормально к плоскостям наслоения и являлось статическим

давлением позднее отложившихся осадков, перекрывших отложения с фауной. Степень расплющивания сильнее в глинистых породах. В связи с деформацией остатков фауны наблюдается явление "посмертной конвергенции", затрудняющее ее изучение. В качестве примера приводились микродонты и микродонтеллы, хорошо различимые в недеформированном состоянии и приобретающие сходство при раздавливании.

Разбирая вопрос о фашиальной чувствительности двустворчатых моллюсков из угленосных отложений, Л.Л.Халфин отмечал "явление внутрiformационной рекуррэнции". Представители некоторых родов и видов встречаются только в определенных породах, биоценоз количественно богат, но обычно представлен одним видом. Определенные биоценозы могут неоднократно появляться в разрезе, что связано с изменением фашиальных условий, в частности - с изменениями в режиме седиментации. Все это доказывает требовательность многих двустворок к определенным условиям жизни.

При разборе вопроса об индивидуальной изменчивости, Л.Л.Халфин отмечал, что для всестороннего рассмотрения в настоящее время нет достаточного материала, но этот вопрос непосредственно связан с задачей определения и разграничения видов. В случае, когда материал для прослеживания возрастной и иной изменчивости отсутствует, Л.Л.Халфин считал меньшим злом установление нескольких видов, которые в дальнейшем могут быть объединены, чем "сведение" к одному виду по существу различных форм. Автор подчеркивал опасность отождествления "различных, но внешне подобных форм" в связи с распространением явления конвергенции, почему для исследований нужен массовый материал. Он напоминал "о поразительном конвергентном сходстве, которое обнаруживают многие антраконавты ильицкой и ерунаковской свит с рядом карбоновых европейских видов". Это сходство ряд лет принимали за тождество.

Характеризуя отдельные фауны, Л.Л.Халфин отмечал богатый и разнообразный состав первой алыкаевской фауны и присутствие в ее составе морских элементов. Первая алыкаевская фауна рассматривается в целом как солоноватоводная, обитающая во внутреннем сильно опресненном бассейне. Соленость бассейна в различное время и в разных пунктах колебалась, но для установления палеогеографических деталей необходимы тщательные и детальные сборы первой алыкаевской фауны во всех пунктах ее нахождения и очень точная стратиграфическая корреляция отложений этих пунктов. Условия осадконакопления в водоемах, населенных первой алыкаевской фауной, были в целом достаточно спокойными. В конце алыкаевского века условия изменились "неизвестным нам образом", что привело, по-видимому, к почти поголовной миграции (а возможно и частичной гибели) составляющих первую алыкаевскую фауну пелеципод.

Для фауны ишановской подсвиты отмечена редкость ее нахождения и присутствие элементов горловской фауны, местообитанием которой Халфин считал мелководный морской, сильно опресненный бассейн типа Каспийского или, может быть, Сарматского миоценового моря. Отличительной особенностью позднебалахонской фауны является гигантизм части ее представителей (*Procopievskia* и *Mtassiella*) и мелкие размеры другой (*Abiella*, *Dictys*). Причины гигантизма и быстрого исчезновения этой фауны неясны. В составе этой фауны полностью отсутствуют морские элементы, поэтому Л.Л.Халфин справедливо считал, что водоемы, распространенные в Кузнецком бассейне в позднебалахонское время были или вполне пресноводными, или, во всяком случае, значительно более опресненными, чем водоемы раннебалахонского времени. Для кузнецкого времени отмечалось появление элементов алыкаевской фауны, на основании чего предполагалось некоторое повышение солености водоемов.

Для фауны кольчугинского комплекса отмечались ее однотипность и присутствие горизонта с угнетенной фауной. Фауна последнего типа характеризуется чрезвычайно малыми размерами компонентов и бедностью родового и видового состава (два рода и вида). Отмечалось наличие переходов между угнетенной и нормальной фаунами. Л.Л.Халфин считал местом обитания угнетенной фауны небольшие мелкие водоемы стоячего или полупроточного типа среди однообразного кордаитового леса; главной причиной угнетения фауны он считал суровые климатические условия, царившие во время формирования отложений с этой фауной.

Монография Л.Л.Халфина явилась важной сводной работой, разрешившей и поставившей ряд вопросов в деле изучения двустворчатых моллюсков из угленосных от-



ложений. В известной мере, ею были намечены дальнейшие пути и задачи изучения этой фауны на последующие 10-15 лет.

С 1950 г. начинается этап особенно интенсивного изучения фауны угленосных отложений Кузнецкого бассейна и других районов. Значительно расширился круг исследователей, занявшихся этим вопросом.

Работа Р.Н.Бенедиктовой (1950) посвящена описанию двустворок "пелелиподового песчаника" Горловского бассейна, упомянутых Л.Л.Халфиним как горловский комплекс. Состав его совершенно отличен от состава двустворок Кузнецкого бассейна: в массовом количестве содержатся представители рода *Yavorskiella* Khalfin, который встречен единично в ишановской свите Кемеровского района Кузбасса. Установлен новый род *Aenigmoconcha* Ben., играющий заметную роль в фауне Горловского бассейна. Кроме этих местных родов, Р.Н.Бенедиктова указывает на присутствие морских родов *Mytilomorpha* (?) и *Edmondia* (?), представленных новыми видами. Общий характер фауны позволил предположить, что она существовала в условиях опресненного морского бассейна.

В 1951 г. были опубликованы работы Е.М.Люткевича (1951а,б), посвященные двустворчатым моллюскам пермских отложений западного Таймыра и стратиграфии верхнепалеозойских отложений Камского Приуралья. Многие виды двустворок Таймыра отождествлены с балахонскими и кольчугинскими видами Кузнецкого бассейна. Несколько позднее Р.Н.Бенедиктова (1954) установила присутствие алыкаевской фауны в угленосных отложениях Кайнаминского месторождения северного Казахстана. Эти находки показали, что фауна Кузнецкого бассейна не может считаться строго эндемичной и распространена гораздо шире, чем ранее предполагалось.

Изучение фауны двустворчатых моллюсков угленосных толщ на новом этапе шло по нескольким направлениям. Во-первых, продолжалось накопление палеонтологического материала на основе послыного сбора фауны на различных месторождениях Кузнецкого бассейна и уточнение характеристики комплексов, свойственных различным стратиграфическим подразделениям с выяснением стратиграфической значимости отдельных родов двустворок. Во-вторых, плодотворно развивалось биостратиграфическое направление - разработка и уточнение стратиграфических схем (в частности, Кузнецкого бассейна) с учетом геологического развития региона, фациальной принадлежности осадков и эволюции фауны. В третьих, большое внимание было обращено на историю развития, условия существования фауны двустворчатых моллюсков и связи с фаунами сопредельных и отдаленных районов. Те или иные стороны перечисленных направлений освещаются в работах Л.А.Рагозина (1953, 1954а,б, в,г; 1955а,б; 1956а,б,в; 1958, 1959, 1960а,б,в,г; 1961а,б); Л.Л.Халфина (1954, 1956а,б,в,г, 1960); Р.Н.Бенедиктовой (1954, 1959а,б,в); О.А.Бетехтиной (1954, 1956, 1959, 1960, 1961, 1962, 1965, 1966а); В.А.Лапшиной (Муромцевой) (1956, 1958, 1959); А.В.Беловой (1956), Е.М.Люткевича (1956, 1957); Е.М.Люткевича и О.В.Лобановой (1959, 1960а,б) и других исследователей.

Двустворчатые моллюски угленосных отложений Караганды изучались Б.Е.Мирошниченко (1953, 1954), Т.А.Александр-Садовой (1954) и В.В.Сергеевым (1959). Ими установлено присутствие некоторых европейских и многих ранее неизвестных видов антраконавт. О возможности использовать листоногих, как показатель мелководности и опресненности среды осадконакопления, сообщили Н.И.Новожилов (1956), работавший в Кузнецком бассейне, и Б.Е.Мирошниченко (1959), изучивший листоногих Карагандинского бассейна. А.К.Гусев (1951, 1954) охарактеризовал антракозид востока Русской платформы.

В.В.Погоревич (1956) в работе, посвященной биофациальному изучению воркутской свиты северо-востока Печорского бассейна, отмечал, что антракозиды, к которым им причислены *Anthraconauta*, *Anthraconaia*, *Palaeonodonta*, *Palaeomutela*, *Concinella*, *Sinomya*, никогда не встречаются вместе с типично морскими организмами, равно как и филлоподы. Фауна различных фаций не смешивается даже в тонких прослоях; обособляются: фауна открытого моря, опресняющихся заливов (лингюлы) и пресноводная (антракозиды). Поскольку в воркутской свите В.В.Погоревичем обнаружены общие с Кузбассом формы, а она имеет кунгурский возраст, им возбужден вопрос о повышении возраста мазуровской и алыкаевской свит.

В докладе на втором угольном совещании Л.П.Монахова, Т.А.Александр-Садова и Л.С.Бушмина (1956) подчеркнули важность комплексного изучения органических

остатков из угленосных толщ, особенно двустворок, которые могут иметь большое стратиграфическое и палеогеографическое значение.

Л.Л.Халфиным в 1956 г. опубликовано "Введение в биостратиграфию угленосных отложений Кузбасса" (1956), где он еще раз отметил эндемичный характер фауны и флоры по сравнению с одновозрастными и хорошо изученными фауной и флорой Европы и Америки и говорил о существовании в позднем палеозое особой биогеографической провинции с весьма своеобразным населением, территория которой далеко выходит за пределы Кузнецкой котловины. Одной из важных особенностей кузнецкой фауны является обилие симулирующих форм, поэтому "необходимы осмотрительность и осторожность при отождествлении сибирских форм с формами других областей и стран", так как "легко переоценить морфологическое сходство сопоставляемых форм и допустить серьезную ошибку стратиграфического характера". Разбирая историю пелециподовой фауны Кузбасса, Л.Л.Халфин выделяет два этапа - балахонский и кольчугинский, каждый из них характеризуется в первой половине, если не господством, то очевидным проявлением морских или полуморских условий, которые во второй половине сменяются вполне континентальными. Палеогеографически Кузнецкая котловина на протяжении верхнего палеозоя представляла картину бесконечного чередования мелководных водоемов, заболоченных равнин и вполне осушенных участков. Одновременно существовали водоемы разной солености.

Р.Н.Бенедиктова (1959а), описывая фауну из Змеинского района отмечает необычность ее состава из мазуровской свиты: карликовые *Lingula* sp., *Chonetes* sp. и крупные двустворки, сходные с морским родом *Edmondia*. В составе фауны алыкаевской свиты также присутствуют элементы морской - усонogie и спирорбисы, встречающиеся в большом количестве. Среди двустворок преобладают солоноватоводные *Mrassiella* и *Kinkerkaella*. Отсюда делается вывод о наиболее высокой солености водоемов этого района Кузбасса во время формирования нижнебалахонских отложений. Отметим, что Р.Н.Бенедиктова (1959б) описывает фауну из промежуточной подсвиты Кемеровского района Кузбасса, состоящую преимущественно из новых видов крупных антраконавт и мрассиелл; присутствуют также кинеркеллы. Работы О.А.Бетехтиной (1959), Р.Н.Бенедиктовой (1959в), Л.А.Рагозина (1962а,б) касаются преимущественно вопросов стратиграфических и палеонтологической характеристики отдельных местонахождений фауны. В.А.Лапшина (1959) сообщила о пластинчатожабренных моллюсках острогской свиты. Ею установлено, что на юго-востоке Кузбасса у д.Камешок фауна состоит исключительно из двустворчатых моллюсков пресноводного и солоноватоводного характера: роды *Anthraconauta* Pruv., *Mrassiella* Rag., *Augea* Khalf., реже - морские *Edmondia* Kon., *Edmondiella* Chern., новые виды. В районах же старой Балахонки и с.Ермаки развита фауна двустворчатых моллюсков морского типа. Присутствие антраконавт и листонигих ракообразных говорит об опресненности бассейна; наиболее опресненные условия были на юго-востоке.

В.В.Погоревич (1959), разбирая вопрос о сохранности пелеципод в воркутской свите Печерского бассейна, пришел к выводу, что деформация и образование скульптурных ядер связаны с первыми стадиями диагенеза, когда иловые растворы выщелачивали створку, а возникающие при усадке субстрата напряжения уплощали роговой слой без заметных искажений очертаний. При этом отпечаток внутренней поверхности створок уничтожался, и пластичный илистый субстрат воспроизводил рельеф рогового слоя. Лучше сохранялись наиболее тонкие детали рельефа. В морской среде деформация слабее в связи с другим химизмом среды, более быстрой дегидратацией и литификацией, поэтому иногда можно встретить частично совмещенные ядра с некоторыми деталями внутреннего строения (отпечаток замка). У антракозид таких совмещений нет. В.В.Погоревич отрицал роль статической нагрузки в деформации раковин.

И.И.Горский (1959), формулируя задачи, стоящие перед исследователями континентальных толщ, говорит о необходимости изучения всех групп остатков в континентальных отложениях и установления характера их развития в соответствии с геохронологическими датами, изучения роли среды в формировании признаков у континентальных животных и пределов эндемичности ископаемых фаун.

Л.Л.Халфин (1959а), развивая высказанные им ранее мысли, среди позднепалеозойских двустворчатых моллюсков выделяет три ассоциации, связанные с клима-

тическими и фаціальными различиями: 1) фауна *Carbonicola* – угленосные отложения карбона Европы, тропический климат; 2) фауна *Palaeomutela* красноцветная пермь Европы и "система" Карру в Южной Африке, субтропический климат; 3) фауна "М"¹ – угленосные отложения карбона и перми северной Азии, умеренный климат.

Фауна "М" содержит элементы двух других, так как с одной ее связывает фаціальная общность, с другой – близость климатических зон. Еще раз напоминает об эндемичности фауны двустворок Кузнецкой провинции по видовому составу, но в числе родов, кроме местных, присутствуют и широко распространенные. Фауна "М" впервые появляется в острогской свите на юге Кузбасса.

Е.М.Люткевич и О.В.Лобанова (1959, 1960а), О.В.Лобанова (1965, 1966) описывают двустворчатых моллюсков из Норильского района Тунгусского бассейна, северного и восточного Казахстана и обнаруживают формы, известные из угленосных отложений Кузбасса.

Выяснению стратиграфической значимости двустворчатых моллюсков и описанию фауны новых местонахождений Кузнецкого, Минусинского и Тунгусского бассейнов посвящает в эти годы ряд своих работ Л.А.Рагозин, В 1964 г. Л.А.Рагозин опубликовал "Материалы к палеоэкологии пелеципод угленосных отложений Сибири" (Рагозин, 1964а). В работе проанализированы условия обитания двустворок из различных местонахождений Кузнецкого бассейна. В результате этого анализа Л.А.Рагозин пришел к выводу о смене морских условий острогского времени эстуарными раннеалькаевского и пресноводными, связанными с эстуариями, позднеалькаевского времени. В промежуточное время предполагается существование слабоосолоненных лагунных бассейнов "близких к эстуарным", но не связанных с морем. В устьевое время "пелециподы обитали в пресноводном, слабо проточном, мелководном, крупном, озерном водоеме". В раннекузнецкое время предполагается развитие осолоняющихся в результате аридизации климата лагунных водоемов. В позднекузнецкое время исследуемые пелециподы обитали в водоемах речной долины вдали от основного русла, в заводях или старичном озеровидном бассейне, куда слабеющие речные струи, преимущественно в половодье, доносили алевро-пелитовый материал. Иногда сюда, по-видимому, из боковых русел или из верховьев главной реки заносились остатки раковин солоноватоводного облика.

В ильинское и ерунаковское время фауна пелеципод обитала в пресноводных очень неглубоких водоемах, озеровидных с застойной или слабо движущейся водной средой, расположенных среди заболоченной равнины.

По поводу широкого распространения эстуарных форм в угленосных отложениях алькаевского времени в Кузнецком бассейне возникают некоторые вопросы. Эстуарий – это "...залив подверженный действию прилива – открытое к морю устье речной долины, по которой прилив заходит далеко вверх по течению" (Геологический словарь, т. II, 1955, стр. 437). Вряд ли в алькаевское время возможно было развитие настоящих эстуариев. Опресненный морской бассейн, с которым могли быть связаны лагунно-заливные водоемы Кузнецкой впадины, был континентального типа, полузакрытый и слабо связанный с мировым океаном. Едва ли ему были свойственны приливно-отливные явления. Скорее можно думать о лиманах, лагунах и заливах, в той или иной мере связанных с опресненным морем и отличавшихся различной степенью застойности.

С 1957 г. изучением двустворчатых моллюсков угленосных отложений Сибири начала заниматься Н.В.Иванова, уделявшая место и вопросам палеоэкологии (1963, 1965, 1966, 1969 а,б).

Вопросами палеоэкологии много занимается О.А.Бетехтина (1961), составившая палеофаунистические карты Кузбасса и совместно с С.Г.Гореловой (Бетехтина, Горелова, 1965) давшая схему палеоэкологического районирования Кузнецкого бассейна для позднего палеозоя.

О.А.Бетехтиной опубликована монография "Верхнепалеозойские неморские пелециподы Сибири и Восточного Казахстана" (Бетехтина, 1966б). Ею рассматривают-

¹ Название дано Л.Л.Халфиним по начальной букве типичных родов ассоциации – родам *Mrassiella* и *Microdontella*.

ся двустворки обширной территории. За эталонный принят разрез Кузнецкого бассейна, кроме которого приводятся данные по верхнепалеозойским отложениям окрестностей Томска, по различным пунктам Тунгусского и Минусинского бассейнов, Горловского бассейна и Зайсанской впадины, привлекаются также материалы Таймыра и Печорского бассейна. Для всех этих районов приводятся геологические данные и списки фаунистических комплексов и флоры, сообщаются палеогеографические особенности и разбираются вопросы о характере изменений фаунистических ассоциаций, возможности миграций и, в связи с этим, возможности корреляции отложений отдаленных районов

В монографии О.А.Бетехтиной основными моментами являются: частичная ревизия состава неморских двустворчатых моллюсков на основе новых, предложенных ею признаков, в результате чего изменен объем некоторых широко известных родов и выделены новые; разработка филогенетической схемы и установление предполагаемых предковых форм для основных групп фауны; разработка более дробной экологической шкалы; О.А.Бетехтиной намечены шесть этапов формирования фауны, для каждого из которых приводятся краткие палеогеографические сведения. Более подробно изложены сведения палеогеографического характера для Кузнецкого бассейна. Даны схемы расселения основных родов неморских двустворок рассматриваемой территории для карбона и перми; приведены таблицы комплексов двустворок Сибири, Казахстана и Донбасса; произведено сопоставление зон Тунгусской и Вестфальской биогеографических областей по комплексам двустворок. Описаны новые роды и виды, известные ранее в измененных объемах.

Говоря о методах изучения неморских двустворок, О.А.Бетехтина еще раз подчеркивает трудности изучения этой фауны из-за особенностей сохранности, чрезвычайно простой морфологии и большой индивидуальной изменчивости. Диагностические признаки — даже родовые — недостаточно отчетливы. Поэтому при изучении этой группы фауны следует с особой осторожностью относиться как к выделению новых видов, так и к идентификации форм из отложений далеко удаленных районов. Утверждается, что общая форма раковины не может быть основным диагностическим признаком и нужны более определенные и устойчивые признаки, которые не зависели бы от случайных причин и сохранялись при индивидуальной изменчивости более отчетливо. Такими признаками О.А.Бетехтина считает тип сочленения линий заднего края с замочным и брюшным и характер начальной раковины.

Для неморских двустворок распространены приспособительные формы, поэтому палеогеография и экология являются совершенно необходимыми элементами при установлении родовой принадлежности той или иной группы форм.

Касаясь вопроса систематики и филогенетических связей неморских двустворок, О.А.Бетехтина связывает вспышку видо- и формообразования с возникновением специфических условий в эпоху углеобразования. Предками представителей фауны группы "М" явились двустворки, которые еще в девонское время приспособились к обитанию в определенных обстановках крупных дельт.

Таким образом, О.А.Бетехтиной освещается широкий круг вопросов.

И.С.Спаской (1962, 1964) описаны двустворки алыкаевского комплекса из новых местонахождений на Сибирской платформе.

Ю.С.Папин (1966, 1968, 1969), подробно изучивший фауну ерунаковских отложений Терсинского района Кузбасса, дал биостратиграфическую схему района и пришел к выводу о значимости двустворок для палеогеографических реконструкций.

Из изложенного следует, что вопросы условий обитания в той или иной мере затрагиваются многими исследователями, преимущественно в плане определения степени "мористости" фауны. Наиболее важные для палеоэкологической характеристики сведения приведены в работах Б.И.Чернышева, П.Л.Шульги, Л.Л.Халфина, В.В.Погоревича, Л.А.Рагозина, О.А.Бетехтиной.

Монография Б.И.Чернышева (1931), посвященная фауне Донецкого бассейна, имеет существенное значение, так как в ней впервые освещаются некоторые стороны условий обитания фауны двустворок угленосных толщ и приводятся данные по сходству условий захоронения фауны в различных каменноугольных бассейнах.

Л.Л.Халфин (1939, 1950а, 1956в,г, 1959 а) указал на связь фауны с фациями, проанализировал посмертные изменения раковин и установил неморской в целом характер фауны угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Им были выделены комп-

Таблица 2

Схема стратиграфического сопоставления изученных районов
(по И.Н.Звоначеву, 1964; с дополнениями)

| Международная стратиграфическая схема | | | | Джезказган | Караганда (Самарское месторожде- ние) | Горловский бассейн (центральная часть) |
|---------------------------------------|----------------|-----------------------------|--|---|--|--|
| Сис- тема | Отдел | Под- отдел | Ярус | Свита | Свита | Свита |
| Перекрывающие отложения | | | | | | |
| Пермь | верхний | P ₂ ² | татарский | кинбирская | | |
| | | P ₂ ¹ | казанский (+уфимский ?) | P ₁₋₂ кп ₂ | | |
| | нижний | P ₁ ² | кунгурский | ушбулакская P ₁₋₂ кп ₁ | по В.С.Зас- пеловой и др. (1959) | кузнецкая |
| | | P ₁ ¹ | артинский | жиделисайская | | усятская кемеровская ишановская промежуточная |
| Карбон | верхний | C ₃ | поздний карбон | джезказган- ская C ₂₋₃ | шаханская C ₃ -P ₁ (?) | алькаевская |
| | | | московский | | тентекская C ₃ | |
| | средний | C ₂ | башкирский | таксулукская C ₂ | надкараган- динская C ₂ | мазуровская |
| | | | наморский | п C ₁ морские отложения | карагандин- ская C ₁ -C ₂ | |
| нижний | C ₁ | визейский | по Ю.А.Зайце- ву, Н.Л.Габаю и др. (1961) | ашлярикская C ₁ ^{v-p} | | верхнеострог- ская |
| | | подстилающие отложения | | | | |

| Кузнецкий бассейн | | | | Белозерский район | Минусинский бассейн | | |
|----------------------------|-------------------|--|---|---|---|--|--|
| Серия | Подсерия | Свита (горизонт) | | Свита | Свита | горизонт | |
| | | Завьяловский район | Сводный разрез юга и центра | | | | |
| | | T ₃ -J ₃ | нижнемальцев- ская свита (T ₁) | макаровская (J ₁ ²) | четвертичные | | |
| Кольчугинская | ерунаков- ская | | тайлуганская | изменения по Н.В.Ивановой (1969) | | | |
| | | | грамотеинская | | | | |
| | ильинская | дополнения по Л.Л.Халфину (1950) Н.В.Ивановой (1965) ↓ | ленинская | | | | |
| | | | ускатская | | | | |
| верхнебала- хонская | | усятская кемеровская ишановская промежуточная | казанково-маркинская | нарылковская | | | |
| | | | кузнецкая | | | | |
| | | усятская | кемеровская | нарылковская | | | |
| | | | ишановская | | | | |
| нижне- балахон- ская | | алькаевская | промежуточная | белоярская | | | |
| | | | алькаевская | | | | |
| | острогская | | верхнемазуров- ский горизонт | Мазуровская свита | безугольная | Хакасская Побереж- инская | нарылков- ская верхнебело- ярский нижнебело- ярский |
| | | | | нижнемазу- ровский | черногорская | | безугольный |
| Балахонская | | | верхнеострогская | конгломерат- овая | Минусинская свита C ₁ ^v | черногор- ский | |
| | | | нижнеострогская | | | конгломерат- овый | |
| | | | | | | подсинский | |
| | | морской нижний карбон (C ₁ ^{iv}) | тайдонская зона (C ₁ ^t) | верхнемазу- ровская зона (C ₁ ^{v2-3}) | D ₂ (?) | байновский горизонт C ₁ ^{v1-2} | |

лексы фауны, характеризующие различные стратиграфические подразделения, и выявлено, что вверх по разрезу фауна становится, с некоторыми отклонениями, все более пресноводной. Л.Л.Халфин указывает, что двустворчатые моллюски Горловского бассейна имеют более "морской" облик, нежели Кузнецкого.

В.В.Погоревич (1956, 1959) пришел к выводу, что антракозиды, как и встречающиеся вместе с ними эстери, тяготеют к пресноводной среде. В захоронениях они никогда не встречаются вместе с морскими животными. В.В.Погоревичем впервые подробно разобран возможный механизм образования скульптурных ядер — наиболее распространенной формы сохранности раковин двустворок угленосных толщ.

П.Л.Шульга (1948) отмечает, что роды *Anthraconauta* и *Anthraconaia* в массовых количествах встречаются порознь и объясняет это большей требовательностью антраконавт к условиям газообмена.

Первая экологическая шкала составлена Уэйром (Weir, 1945) на основании материалов по различным бассейнам, в том числе и Кузнецкому. В ней рассмотрено небольшое количество родов двустворчатых моллюсков, многие из которых отнесены к обитателям морских эстуариев. Л.А.Рагозин, (1964а) впервые в нашей стране опубликовал работу, специально посвященную некоторым вопросам тафономии и палеоэкологии двустворчатых моллюсков угленосных отложений Сибири. Им разработана более подробная экологическая шкала, охватывающая большинство родов двустворок. Как и Уэйр, Л.А.Рагозин считает многих двустворчатых моллюсков обитателями эстуариев.

Следующая экологическая шкала предложена О.А.Бетехтиной (1966б), которая считает местом обитания и формирования рассмотренной фауны обширные изолированные водоемы, опресненные в различной степени. Все эти шкалы охватывают различное число родов и делят водоемы на разное число типов (Уэйр-3, Рагозин-7, Бетехтина-5). О.А.Бетехтиной и С.Г.Гореловой (Бетехтина, 1961; Бетехтина, Горелова, 1965) опубликованы первые схемы палеоэкологического районирования Кузнецкого бассейна для позднего палеозоя.

Таким образом, к шестидесятым годам накопилось довольно много сведений об условиях обитания и захоронения двустворчатых моллюсков угленосных толщ. Установлен неморской, в целом, характер комплексов фауны и смена их вверх по разрезу все более пресноводными. В то же время относительно образа жизни двустворчатых моллюсков различных родов и зависимости формы раковин от условий обитания имеются лишь единичные упоминания. Иногда противоречива оценка отношения к степени солоноватоводности среды ведущих родов фауны двустворок.

Подводя итоги изложенному выше, надо сказать, что по-прежнему для юга Западной Сибири наиболее изученной остается фауна неморских двустворок Кузнецкого бассейна, для которой достаточно четко работами ряда авторов сформулирован общий ход ее развития и изменения в целом от морской до пресноводной и выявлены характерные комплексы, имеющие стратиграфическое значение и приуроченные к той или иной среде. Для сопредельных районов эти вопросы разработаны слабее. Что же касается собственно экологии двустворок, их связи с конкретной средой, характера изменчивости морфологии раковин в зависимости от изменения среды, образа жизни, условий захоронения и сохранности, то эти вопросы даже для Кузнецкого бассейна разработаны недостаточно полно.

ЛИТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ИЗУЧЕННЫХ РАЗРЕЗОВ

Краткие геологические сведения

Рассматриваемые угленосные толщи юга Западной Сибири и сопредельных районов формировались с конца раннекаменноугольного до позднепермского времени включительно. В работе принята, в основном, схема стратиграфического сопоставления этих районов И.Н.Звонарева (1964) на табл. 2, опирающаяся на наиболее детально разработанную унифицированную схему стратиграфического расчленения Кузнецкого бассейна. Изменения допущены в части Завьяловского района Кузбасса – включены ишановская, кемеровская и усятская свиты. Другое отклонение состоит в признании за нарыловской свитой Белозерского месторождения ишаново-промежуточного возраста.

Наибольшей мощности достигает угленосная толща в Кузнецком бассейне – 7 – 8 тыс. м; в Горловском – 1300–1400 м, в Минусинском – до 1800 м, на Белозерском месторождении до 1200 м (в последних трех районах позднепермские отложения отсутствуют). Мощность угленосных отложений Карагандинского бассейна 3000–3600 м. Отложения, выполняющие Джекказганскую впадину, не имеют углепроявлений, но являются возрастными аналогами изученных угленосных толщ, а известная фауна также представлена двустворчатыми моллюсками. Мощность превышает 4000 м.

Наиболее интенсивным осадконакоплением было в позднепермское время, когда скорость его по сравнению с поздне-среднекаменноугольным возросла в несколько раз (рис. 3).

Каждый из изученных регионов имеет свои особенности и различия в строении. Общим же для них является разновозрастность развитых в них отложений (пермо-карбон), структурная приуроченность к областям каледонской и герцинской складчатости, формирование их осадочных толщ преимущественно в бассейнах континентального типа.

Геотектоническое положение их весьма разнообразно. Кузнецкий и Карагандинский бассейны являются краевыми прогибами, северо-западная окраина Кузбасса и Горловский бассейн – внешняя зона Томь-Колыванской геосинклинальной области, Минусинский бассейн и Белозерское месторождение – межгорные котловины на подвижной платформе (по Крашенинникову, 1957) и Джекказганская впадина относится также к платформенным структурам. Наиболее интенсивно дислоцированы угленосные толщи северо-западной части Кузнецкого и Горловского бассейнов. Преимущественно спокойные условия залегания в Минусинском, Карагандинском бассейнах и Джекказганской впадине.

Обстановки осадконакопления на изученной территории изменялись от морских в раннекаменноугольное время до континентальных в позднепермское (Ботвинкина, 1953; Е.А.Иванова и др., 1964; Думмлер, 1955 и др.; Халфин, 1959 а-г; Бельская, 1960; Бетехтина, 1966б; Муромцева (Лапшина), 1960; Коперина, 1962; Волкова, 1964; Рагозин, 1964а; Габай, 1970).

С запада на восток закономерно изменяется климатическая обстановка формирования осадков; на западе (в Джекказганском районе) разрез верхнего палеозоя представлен отложениями аридного типа литогенеза. Восточнее (в Карагандинском районе) аридный климат характерен для времени формирования пестроцветов над-карагандинской и шаханской свит, но большая часть каменноугольных отложений формировалась в гумидном климате. Далее на восток (в Горловском, Кузнецком и Минусинском бассейнах) весь разрез верхнего палеозоя относится к гумидному типу литогенеза.

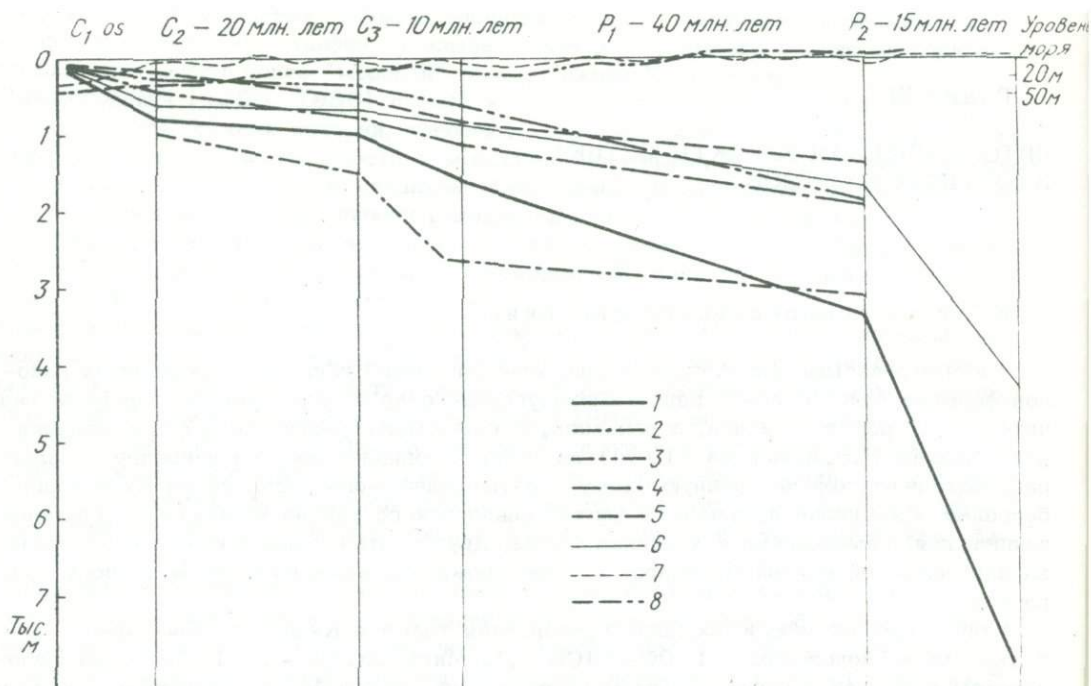


Рис. 3. Мощность отложений, скорость и обстановка осадконакопления. Эпейрогенические кривые: 1 - Кузнецкий, 2 - Минусинский, 3 - Горловский, 4 - Карагандинский бассейны; 5 - Белозёрское месторождение, 6 - Джезказганская впадина. Палеогеографические кривые: 7 - Кузнецкий, 8 - Горловский бассейны.

Принадлежность изученных регионов к областям разных типов литогенеза приводит и к различиям в составе фаунистических комплексов, что затрудняет стратиграфические сопоставления.

Кузнецкий каменноугольный бассейн

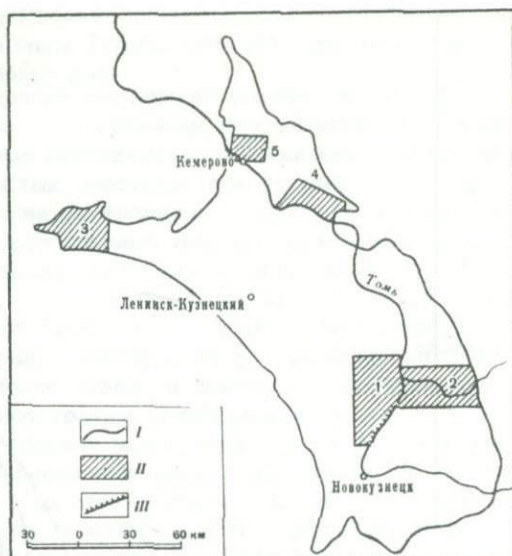
Изучением геологического строения Кузнецкого бассейна занимается большой коллектив геологов Западно-Сибирского территориального Геологического Управления, треста "Кузбассуглегеология", Сибирского Отделения АН СССР и других организаций. Благодаря работам таких исследователей, как В.И.Яворский (1940, 1957 и др.), В.Д.Фомичев (1935, 1940), Э.М.Сендерзон (1962), Т.Г.Сарычева, А.Н.Сokolская, С.В.Максимова, Г.А.Безносова (1962, 1963), Е.Д.Розонова (1960), Белянин Н.М. и Ф.А.Бочковский (1962), Бельская Т.Н. (1960), Л.Н.Ботвинкина (1953), Е.П.Брунс (1940), В.И.Будников, Ю.П.Казанский, А.Н.Лежнин и В.М.Ядренкин (1962), И.Н.Звонарев (1964), В.Ф.Заузолков (1967, 1968), В.В.Коперина (1960, 1962), Г.Ф.Крашенинников (1956, 1959), С.В.Максимова (1960) и Б.П.Маркевич (1960), А.Л.Матвеевская и Е.Ф.Иванова (1960), Д.В.Наливкин (1953), Т.Н.Процветалова (1960) и многих других, разрез Кузнецкого бассейна хорошо известен и широко освещен в литературе.

Мощная толща угленосных отложений, подстилаемая известняками нижнего морского карбона и перекрываемая мезозойскими отложениями, выполняет большую часть Кузнецкого прогиба. По периферии развиты нижнепалеозойские породы и древние метаморфические образования.

Угленосная толща расчленяется на две серии - балахонскую ($C_1^n - P_1$) и кольчугинскую (P_2). Балахонская серия включает острогскую (450-600 м), нижнебалахонскую (500-1000 м) и верхнебалахонскую (550-1450 м) подсерии.

Рис. 4. Расположение изученных районов в Кузнецком бассейне.

I - контур современного Кузнецкого бассейна; II - изученные районы: 1 - Ерунаковский, 2 - Терсинский, 3 - Завьяловский, 4 - Змеинский, 5 - Кемеровский; III - эталонный разрез кольчугинской серии



Верхнебалахонская подсерия (P_1) включает промежуточную, ишановскую, кемеровскую и усятскую свиты, имеет мощность от 550 до 1450 м и отличается высокой угленасыщенностью.

Кольчугинская серия имеет мощность 3000-4000 м и разделена на ильинскую (750-1700 м) и ерунаковскую (свыше 1500 м) подсерии и шесть свит, нижняя из которых - кузнецкая - непродуктивна.

Среди пород угленосных толщ преобладают мелкозернистые полимиктовые песчаники, распространены алевролиты, глинистые алевролиты, аргиллиты и пачки переслаивания этих пород. Угли слагают незначительную часть разрезов, но в наиболее угленасыщенных свитах отдельных месторождений составляют до 20%. Ниже приводятся литологические сведения по основным районам наших наблюдений (рис. 4).

Завьяловский район

Завьяловский район расположен на северо-западной окраине Кузбасса и отделен от остальной территории Абышевским куполом. В пределах района развиты отложения балахонской серии, смятые в крупные складки, осложненные более мелкими, разбитые многочисленными разрывами и пронизанные дайками диабаз. Мощность балахонских пород достигает 525 м (Фомичев, 1940). Породы балахонской серии Завьяловского района (по данным А.Н.Волковой) в целом представлены (в %): песчаные породы - 51, алевролиты - 29, аргиллиты - 18, но в отдельных частях разреза количество алевролитов повышается до 40%, количество аргиллитов также местами достигает значительно большей величины. Угли приурочены к пачкам переслаивания алевролитовых и глинистых пород. Со слоистыми пачками связано и основное количество конкреций, которые сосредоточены в основном в нижнебалахонских отложениях, хотя показатели конкреционности по отдельным видам пород выше для верхнебалахонских.

Состав обломочных пород полимиктовый (в %): зерна эффузивных пород - 48 (преобладают кислые), кварциты - 14,7, метаморфические и осадочные породы - 4,5, кварц до 17, полевые шпаты - до 22. Сравнительный гранулометрический состав показан на рис. 5.

Окатанность зерен обычно слабая или плохая. Степень отсортированности по размеру обломочных зерен различна. Есть очень хорошо отсортированные, но есть и плохо сортированные, в которых чаще наблюдается присутствие грубообломочного материала и присутствие карбонатов в цементе. Песчаники с кальцитовым цементом встречаются в виде линз различного строения и размера, представляя собою образования конкреционного типа. Кальцитовый цемент бывает иногда обильным до базального. Кальцит в таких случаях разнозернистый с характерными лапчатыми контурами зерен. Кальцит и железистый карбонат могут быть рассеяны в виде тонкой

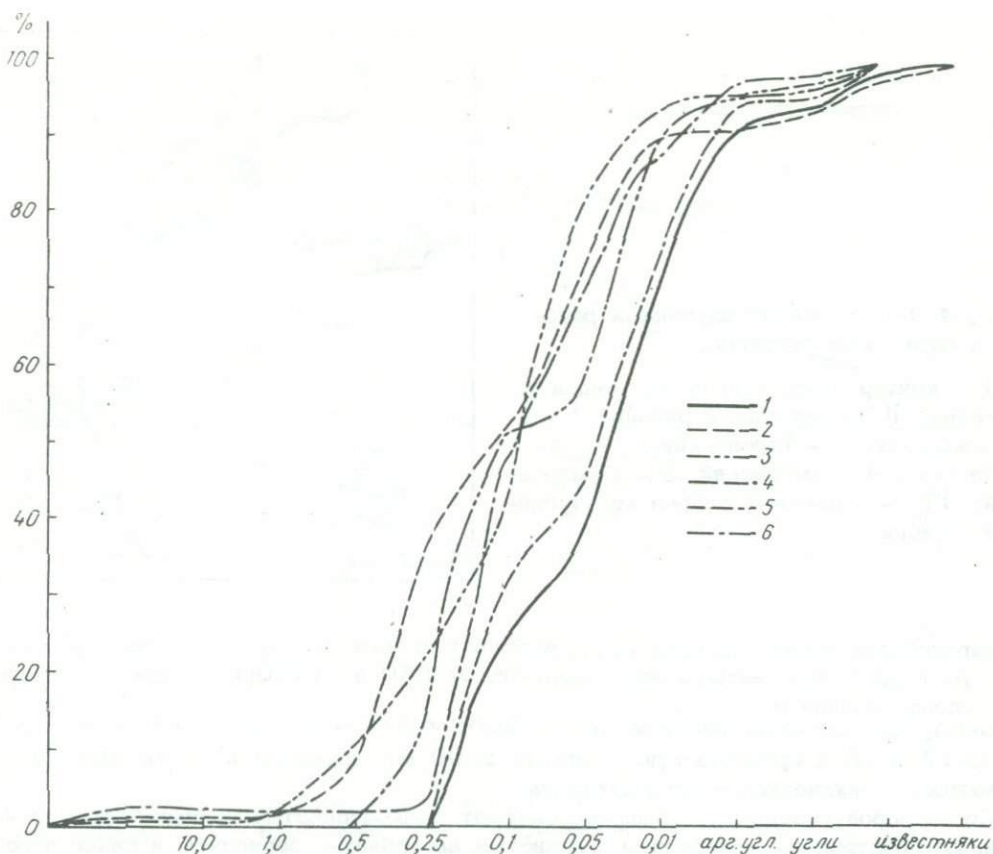


Рис. 5. Гранулометрический состав пород алыкаевской свиты Кузнецкого и Горловского бассейнов по районам

1 — Кемеровский, 2 — Змеинский, 3 — Терсинский, 4 — Завьяловский, 5 — Ольжерасский; 6 — Горловский бассейн

пыли в мелкообломочных и глинистых породах или давать скопления микрокристалликов.

Обычные цементы: глинистый, глинисто-кремнистый, кремнисто-слодистый, глинисто-хлоритовый. Наблюдается цементация вдавливания и растворения. Глинистое вещество обломочных пород имеет гидрослюдистый состав.

Аргиллиты по всему разрезу отличаются очень постоянным составом. Основным минералом глинистой составляющей является гидрослюда смешанно-слоистого строения. В аргиллитах усятской свиты до 7% фракции представлено хлоритом. Аргиллиты алыкаевской свиты состоят из гидрослюд, содержащих разбухающие слои. Отмечены следы монтмориллонита.

Кривые нагревания очень сходны для верхней и нижней частей разреза, а также для слоев с фауной и без фауны. Наряду с аргиллитами встречаются тоненькие прослойки размокающих ожелезненных глин (не более 0,02 м), обычно покрывающих угольные пласты.

Мазуровская свита слагается пачками переслаивания алевроитово-глинистых пород и включает нижнюю группу пластов. Пачки переслаивания разделяются слоями мелкозернистого песчаника. В разрезе ведущей породой являются алевролиты. Угли связаны с аргиллитами и мелкими алевролитами. Общая угленосность 4,3%.

В целом преобладает мелкая горизонтальная слоистость, связанная со скоплениями растительного детрита по слоистости. Встречается мелкая мульдобразная волнистая слоистость и пологая косая. В светлых крупных алевролитах обычны линзочки темно-серого мелкого глинистого алевролита.

Фауны в мазуровской свите не обнаружено.

Присутствует флора: *Angaropteridium cardiopteroides* (Schmalch.) Zal. – очень много, *Phyllothea deliquescens* Goep., *Samaropsis fusiformis* Tchirk., есть *Paracalamites* sp., *Gardiopteris densa* Tchirk., *Dicranophyllum gracilentum* Zal.

Алькаевская свита начинается мощной толщей песчаников (около 50 м), залегающих с размывом на нижележащих породах. В основании прослеживается тонкий прослой конгломерата (0,2 м) с мелкими хорошо окатанными гальками кварца и кремнистых пород. Песчаник в основном среднезернистый, местами переходящий в мелко- или крупнозернистый. Содержит гравийные зерна алевролитов и сидерита. Песчаники крепкие, местами карбонатизированы и содержат крупные лепешковидные песчано-карбонатные стяжения (длина 10–15 см, толщина 2–3 см), залегающие параллельно слоистости на расстояниях друг от друга, превышающих их длину. Текстура обычно крупногоризонтальнослоистая; наблюдается также косая перекрестная слоистость. В нижней части отмечены крупные косые серии, благодаря чему порода приобретает линзовидное сложение. Обычно слоистость подчеркивается присыпкой растительного детрита, слюд, глинистого материала по плоскостям наложения; заметную роль играет также изменение крупности зерна. В средней части этой песчаной толщи наблюдается небольшая (4,5 м) пачка тонкопереслаивающихся мелкообломочных пород. Мощностъ слоев колеблется от нескольких сантиметров внизу до 15–20 см вверх. Преобладают здесь мелкие алевролиты, в которых встречаются линзы и линзовидные прослои крупного светло-серого алевролита. Имеются прослои мелкозернистых песчаников (вверху – среднезернистых), аргиллитов и конкреционные прослои сидерита. Мелкие алевролиты и аргиллиты обладают тонкой и микрогоризонтальной слоистостью, а крупные алевролиты и песчаники – пологой косой прерывистой слоистостью. Слоистая пачка вверху и внизу ограничена поверхностями размыва.

Над этим мощным песчаником залегает так называемая "средняя группа пластов", содержащая семь пластов и ряд тонких пропластков угля. Коэффициент угленосности равен 4,2%, а рабочая угленосность – 2,2%. Для средней группы пластов характерно широкое развитие аргиллитов (28%), мелких алевролитов (25%) и мелкозернистых песчаников (32%), крупные алевролиты составляют 12% (по подсчетам А.Н.Волковой). Мощностъ межугольных пачек 7–10 м в нижней части и около 20–25 м в верхней. Строение межугольных пачек неодинаковое: в нижних относительно маломощных пачках чередуются тонкие слои алевролитов, аргиллитов, мелкозернистых песчаников, тонкие слои углистых пород, т.е. не выделяются самостоятельные слои какой-либо породы. В то же время разные пачки характеризуются в целом преобладанием какой-либо одной породы, составляющей основной фон.

Выше пласта Юрьевского, на фоне тонкого переслаивания выделяются крупные (до нескольких метров) слои мелкозернистого песчаника, приуроченные обычно к средним частям межугольных пачек. В алевролитах и аргиллитах присутствует большое количество мелких (2–3 см) конкреций, образующих частые тонкие конкреционные прослои. Состав их сидеритовый или магнезиально-сидеритовый. На поверхности выветривания они окисляются и хорошо выделяются ржавым цветом, создавая полосчатость. Карбонатное вещество кальцитового состава связано с крупными алевролитами и мелкозернистыми песчаниками пачек переслаивания. При этом образуются линзовидные прослои, заключенные обычно в аргиллитах. Реже в песчаниках и крупных алевролитах встречаются конкреции песчаного сидерита, отличающиеся гораздо большей крепостью, чем вмещающая порода.

Для этой части разреза характерна тонкая горизонтальная и горизонтально-волнистая слоистость, очень редко отмечается тонкая пологая прерывистая косая слоистость. Часты массивные текстуры, особенно для тонко и мелкообломочных пород с карбонатным цементом. Аргиллиты обычно микрослоистые, но есть и неслоистые или неяснослоистые со скорлуповатой отдельностью. Неслоистые аргиллиты, как правило, располагаются вблизи от угольных пластов. Выше пластов Флорского и Юрьевского отмечены остатки двустворчатых моллюсков в аргиллитах.

В аргиллитах и алевролитах встречаются многочисленные остатки флоры хорошей сохранности и ее обрывки. Обильная флора алькаевского типа найдена в аргиллитах почвы пласта Флорского: *Annularia asteriscus* Zal., *Angaropteridium cardiopteroides* (Schmalch.) Zal., *Noeggerathiopsis theodori* Tchirk. et Zal., *Phyllothea delequensis* Goep., *Sphenopteris eurina* Zal., *S. Isyensis* Zal., *Gondwanidium sibiricum* (Petun.) Zal., *Ginkgophyllum vsevolodi* Zal.

Отложения верхнебалахонской подсерии начинаются так называемым средним песчаником, имеющим мощность 125 м. Он залегает по резкой границе на аргиллитах, покрывающих пласт Флорский. Эта мощная песчаная толща сложена слоями преимущественно среднезернистого песчаника желтовато-серого цвета, полимиктового, средней отсортированности. В прослоях крупнозернистого песчаника присутствует гравий и обломки (1-2 см) мелкого алевролита и аргиллита, располагающиеся послойно и беспорядочно. Слоистость средняя (20-40 см) косая однонаправленная, перекрестная; наблюдаются косые серии, разделенные тонкими прослойками более мелкозернистого песчаника, обогащенного растительным детритом. Слоистость обусловлена изменением крупности обломочного материала и распределением растительного детрита и примазок угля. В песчаниках встречаются крупные конкреционные стяжения кальцитового состава. В связи с распределением карбонатного материала чередуются более или менее рыхлые прослои, или какой-либо слой приобретает линзовидное сложение. Конкреционные стяжения песчанисты, кальцит в них разнозернистый с лапчатыми очертаниями зерен.

В верхней части песчаной толщи наблюдаются поверхности размывов, отмечаемые повлением галек-конкреций сидерита, обломков и галек аргиллитов и алевролитов.

Фауны здесь не обнаружено.

Вышележащая часть разреза, известная под названием "верхняя группа пластов" (мощностью 148 м) представлена чередованием мелкообломочных и глинистых пород и относительно угленасыщена. Общая угленосность составляет 6,4%, рабочая - 3,4%. Угли обычно приурочены к слоям мелкозернистых алевролитов. Чередование слоев неупорядочено: имеются совсем тонкие (0,1 м) слойки и более мощные (0,5-0,8 м). Границы обычно четкие, но есть и постепенные переходы. Слоистость горизонтальная и тонкая пологая косая.

Фауна в верхней группе пластов не встречена.

Флора: *Annularia planifolia* Radcz., *Noeggerathiosis derzavini* Neub., *N. latifolia* Neub., *Crassinervia kusnetskiana* (Chachl.) Neub., *Samaropsis* sp.

Вышележащая надуткинская пачка пород (349 м) практически безугольна и содержит один тонкий пластик угля "б", лежащий в 40 м над пограничным пластом "а". Сложена эта мощная толща более или менее частым чередованием аргиллитов и алевролитов. В нижней части встречаются мощные (12 м) слои песчаника. Вверх по разрезу песчанистость снижается; наблюдается чередование аргиллитов, мелко- и крупнозернистых алевролитов, содержащих конкреции и конкреционные прослои кальцита и железистого карбоната. Текстуры однообразны: мелкая и тонкая горизонтальная слоистость, а в крупных алевролитах иногда мелкая пологая косая и следы взмучивания. Слоистость связана с изменением крупности обломочного материала и скоплениями растительного детрита и глинистого вещества на плоскостях напластования. В средней части пачки встречены обильные остатки двустворчатых моллюсков.

Высокая песчанистость разреза, присутствие хорошо отсортированных по размеру зерен песчаников, характерные текстуры, заметная карбонатность, присутствие магнийсодержащих конкреций позволяют предполагать широкое распространение обстановок прибрежного мелководья крупного залива. Временами вся территория заболачивалась. К концу балахонского времени преобладали неустойчивые болотно-озерные обстановки.

Ерунаковский и Терсинский районы

Разрез кольчугинской серии этих районов детально изучался многими исследователями (Яворский, Радченко, 1934; Радченко, 1933; Бетехтина, Казанский, 1959; Беленко, 1962; Чандра, 1965 и др.). поэтому нет необходимости давать его подробную характеристику. Остановимся лишь на основных чертах его строения и породах, вмещающих фауну.

В Ерунаковском районе изучались обнажения по левому берегу р.Томь от устья речки Суриковой до с. Белый этап (эталонный разрез кольчугинской серии), а также обнажения возле Усть-Нарыка и на правом берегу у Бабьего камня (Терсинский район). В настоящее время работниками Западно-Сибирского Территориального Геологического Управления и С.К.Чандра установлено, что разрезы районов Бабьего камня и Усть-Нарыка в значительной мере соответствуют тайлуганской свите эталонного разреза.

На Суриковском обнажении вскрыта значительная часть разреза ильинской подсерии. Отличительной чертой строения ее является преобладание тонкообломочных и глинистых пород, часто образующих пачки тонкого переслаивания аргиллитов и алевролитов. Аргиллиты и алевролиты обычно темноокрашенные — от серого до почти черного за счет присутствия большего или меньшего количества обугленного растительного шлама. Ильинская подсерия, насчитывает до 40 пластов угля мощностью от 0,12 до 1 м. В аргиллитах по слоистости содержится большое количество конкреций преимущественно сидерита и сферосидерита, то очень мелких (1–2 см), то более крупных (до 20 см в поперечнике). Форма конкреций разнообразна: округлые лепешковидные, желвачковые, яйцевидные, караваеподобные. Они обычно располагаются по слоистости, подчеркивая ее линейностью своего расположения. Иногда по секущим трещинкам в них имеется пленочка пирита.

Мелкозернистые песчаники, светло-серого или желтоватого цвета достигают мощности 5–10 м. Цементом этих кварцполевошпатовых песчаников часто служат кальцит или железистый карбонат, нередко образуя крупные линзы до 3–6 м длиной и до 1,5 м мощностью. Горизонты линзовидных конкреций четко обособляются, выделяясь на фоне более светлых и мягких песчаников с глинистым или полимиктовым цементом.

Для всех пород ведущим типом слоистости является горизонтальная. В аргиллитах и алевролитах это очень мелкая, тонкая или микрослоистость. В аргиллитах иногда отмечается незавершенная слоистость, встречаются и массивные аргиллиты. Для песчаников характерна крупная и средняя слоистость с горизонтальными поверхностями раздела слоев, внутри которых иногда наблюдаются мелкие пологие косые серии.

Обычно слоистость обусловлена изменением крупности слагающего породу материала, изменением его цвета, ориентированным расположением растительных остатков, раковин двустворок. Фауна приурочена к аргиллитам, в алевролитах же она встречается редко, сохраняясь чаще в конкрециях или на границах конкреций и вмещающих пород.

Местами фауна весьма обильна — это двустворки (*Anthraconauta*, *Microdontella*, *Abiella*, *Concinella*, *Palaeonodonta*, *Neamnigenia* и др.), филлоподы и остракоды. Отмечено присутствие насекомых (Родендорф, Беккер–Мигдисова, Мартынова, Шаров, 1961). Часты растительные остатки крупно- и мелколиственной флоры, детрита и шлама. По данным С.Г. Гореловой и др. (Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. III, 1962, стр. 87), в нижней части ильинской свиты ведущее место занимают кордаиты, а расцвет папоротников и членистостебельных отмечается в ускатское время.

Ерунаковская подсерия залегает согласно на ильинской и в нижней части имеет ту же литологическую характеристику (ленинская свита).

В отличие от ленинской, в грамотеинской и верхней части тайлуганской свит значительную роль играют песчаники. Среди них присутствуют разнозернистые до грубозернистых разности с примесью гравия и обломков угля. Характерна крупная четкая, преимущественно однонаправленная косая слоистость аллювиального типа. Мощность слоев песчаников достигает 30 м. В грамотеинских отложениях отмечены окаменевшие вертикально стоящие пни. Отложения ерунаковской подсерии отличаются высокой угленасыщенностью (грамотеинская и нижняя часть тайлуганской свиты) и содержат значительное количество угольных пластов большой мощности. Флора обильна и разнообразна — кордаиты, папоротники, членистостебельные и др. — *Neoggerathiopsis angustifolia* Neub., *N. vittata* Radcz., *N. khalfini* (Gorel.), *N. candalepensis* Zal., *Prynadaeopteris venusta* Radcz., *Iniopteris sibirica* Zal., *Pecopteris julii* Radcz., *Annularia erunacoviensis* Neub., *Equisetina brevipolia* Radcz., *Ginkgoites plotnikovoensis* Gorel. Фаунистически разрез охарактеризован неодинаково. Обильны двустворки в ленинской свите, а в верхней части практически отсутствуют. В основном родовой состав тот же, что и в ильинской подсерии.

В Терсинском районе в кольчугинской серии преобладают смешанные алевроново-глинистые и песчано-алевритовые породы. Грубообломочные породы существенной роли не играют и приурочены к ленинской свите восточной части района, где С.К. Чандра отмечает дельтовые отложения. Наибольшее количество песчаников связано также с ленинской свитой. В грамотеинской свите песчаность разреза повышается к югу. Песчаники имеют полимиктовый состав, в некоторых из них преобладают обломки осадочных пород. Ильинская подсерия сложена часто переслаиваю-

шимися алевролитами, алевролитами глинистыми и углистыми, аргиллитами; мелкозернистые песчаники встречаются редко. Слои пород, образующих пачки переслаивания, имеют обычно небольшую мощность (0,5–0,8 м и меньше). Довольно часто встречаются тонкие пласты и пропластки углистых аргиллитов и углей. В аргиллитах ильинской подсерии встречаются обильные скопления остатков двустворчатых моллюсков из родов *Anthraconauta*, *Microdontella*, *Microdonta* и др.

Ерунаковская подсерия является наиболее угленасыщенной, особенно в верхней части. В целом набор пород тот же, что и в подстилающих отложениях: частое переслаивание (особенно в нижней части разреза) алевролитов, аргиллитов, переходных между ними разностей, углистых пород, углей. В нижней (ленинской) свите появляются мощные выдержанные пачки песчаников (25 м) и выдержанные на площади рабочие пласты угля. Местами песчанички косослоисты и содержат гальку преимущественно местных пород и маломощные линзы конгломератов. Для ленинской свиты С.Г. Горелова приводит список флоры: *Equisetina leninskiensis* Gorel., *Trizugia tomiensis* Radcz., *Noeggerathiopsis surijokovensis* Gorel. и отмечает первое появление таких форм, как *Annularia lanceolata* Radcz., *Nephropsis cordata* Radcz. и *Koretrophyllites tomiensis* Radcz.

Грамотейнская свита, наиболее угленасыщенна и характеризуется широким развитием алевролитов и аргиллитов при подчиненном значении песчаников.

Присутствует флора: *Annularia lanceolata* Radcz., *Noeggerathiopsis candalepensis* Zal., *N. chachlovii* Gorel., *Nephropsis cordata* Radcz., *Crassinervia kostomanovi* Gorel., *Javorskia mungatica* Radcz.

Фаунистически свита охарактеризована двустворчатыми моллюсками родов, свойственных кольчугинским отложениям.

Тайлуганская свита представлена также песчано-глинистыми отложениями. Песчанность возрастает, а угленосность уменьшается вверх по разрезу. По данным С.Г. Гореловой, обычными для этой части разреза являются: *Annularia jerunakoviensis* Neub., *Iniopteris sibirica* Zal., *Noeggerathiopsis minima* Neub., *N. minutifolia* Radcz., *Ginkgoites plotnikovoensis* Gorel.

Фауна по разрезу распространена неравномерно. Из новых форм, по данным Ю.С. Папина (1966), появляется *Taylugania* Papin. Характерно обилие филопод, местами остракод и крупных *Concinella* Pog.

Таким образом, отложения кольчугинской серии этих районов имеют значительное сходство, с некоторым смещением во времени преобладания аллювиальных и озерно-болотных обстановок.

Аргиллиты кольчугинской серии этих районов обычно имеют спутанно-волокнистое или сгустковое строение и общий буроватый темный цвет за счет присутствия тонкораспыленного углистого вещества. Во многих образцах отмечено присутствие микрозернистого кальцита или железистого карбоната. Встречаются сидеритово-глинистые псевдооолиты (образец 198, ниже пласта 40). Микротекстура обычно беспорядочная, но иногда удлиненные обрывки обугленных растительных остатков алевролитовой размерности располагаются ориентированно, намечая микрослоистость. Средний показатель преломления колеблется в пределах 1,559–1,574. По результатам комплексного анализа основными глинистыми минералами являются гидрослюды, в которых Л.Г. Рекшинской установлено значительное количество разбухающих слоев. Это согласуется с мнением Н.М. Страхова (1962) о преобладании гидрослюды в полимиктовых озерных отложениях тектонически активных областей и приуроченности каолинита "почти исключительно к подошвам углей". Образованию каолинита препятствует присутствие Ca^{++} и благоприятна кислая среда торфяников.

На примере кольчугинской свиты подтверждается вывод Н.М. Страхова (1962) об усиленном накоплении $CaCO_3$ в зоне аккумуляции песчаных прибрежных осадков и повышении содержания $FeCO_3$ в зоне глинистых осадков. Именно с песчаными слоями связаны крупные (несколько метров) конкреционные кальцитовые линзы, а аргиллиты содержат многочисленные конкреции железистого карбоната.

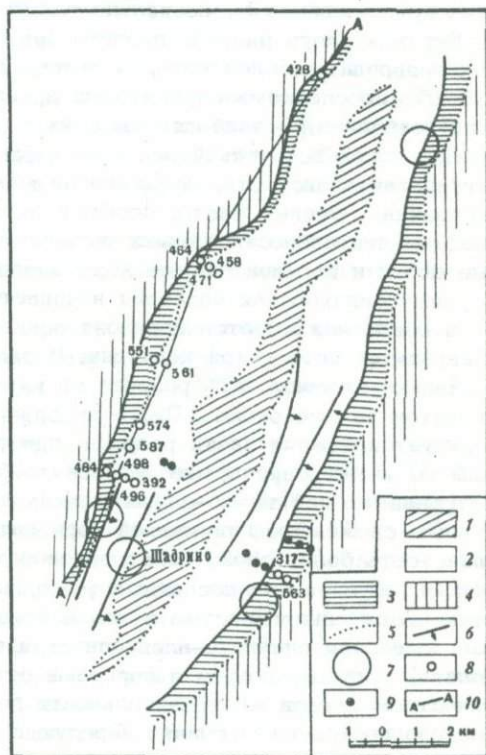
Из аутигенных минералов значительную роль играет пирит, мелкие стяжения которого и тонкораспыленные агрегаты нередки в аргиллитах кольчугинской серии. Иногда пирит инкрустирует остатки раковин двустворок. Сочетание сульфидов и сидерита в породе с одновременным присутствием донной фауны свидетельствует, по данным Г.И. Теодоровича (1962), о многократно колебавшемся положении поверхности раздела окислительно-восстановительных условий.

Горловский каменноугольный бассейн (рис.6), который можно рассматривать как продолжение на юго-запад северо-западной окраины Кузнецкого бассейна, расположен в 60 км к юго-востоку от Новосибирска на восточной окраине Томь-Колыванской складчатой зоны. Узкой полосой (10 x 65 км) он протягивается в юго-юго-западном - северо-северо-восточном направлении, представляя собою грабен-синклиналь с крутыми крыльями. Угленосная толща Горловского бассейна (ее строение изучалось С.В.Суховым, А.И.Марусом и О.А.Бетехтиной, 1967), подстилается морскими отложениями нижнего карбона, которые представлены известняками светло-серого или буровато-серого цвета с кремневыми конкрециями и прослоями известняковых алевролитов, аргиллитов, мергелей. Известняки обычно органогенно-детритовые, количество скелетных остатков колеблется от 20 до 60%. Основная масса - микрозернистый кальцит составляет от 40 до 80% и часто имеет пятнистое строение. В ориентировке светлых пятен наблюдается некоторая закономерность: они вытянуты в одном направлении, что, быть может, является следствием их происхождения за счет грануляции органических остатков. В этой массе беспорядочно распределены округлые и таблитчатые обломки члеников морских лилий, панцирей и игл морских ежей, обрывки колоний мшанок, обломки раковинок брахиопод, реже - двустворчатых моллюсков, гастропод, трубочек кольчатых червей. Отмечены остатки кораллов и трилобитов. Органогенный детрит распределен неравномерно, остатки хорошей сохранности редки. Численно резко преобладают остатки иглокожих, брахиопод и мшанок. Размеры обломочков обычно 0,4-0,8 мм и меньше. Скелетные остатки в значительной степени изменены вследствие перекристаллизации и грануляции.

Терригенная примесь практически отсутствует, встречаются зерна кварца алевроитовой размерности. Иногда наблюдается слабое окремнение основной массы - мелкие (0,01-0,06 мм) светлые выделения кварца с неправильными контурами. Наиболее заметными включениями являются конкреции, достигающие 0,15-0,20 м в поперечнике, обычно округлые, буровато-серые, нечетко отграниченные от основной массы известняков. По составу они халцедоновые с глинистой примесью. Кроме того, присутствуют мелкие ромбоэдрические кристаллики доломита размером 0,03-0,025 мм по

Рис. 6. Схема Горловского месторождения (по А.И.Марусу) и расположение изученных разрезов

1 - верхнепермские отложения (P_2^{kz}), 2 - нижнепермские отложения (P_1), 3 - средне-верхнекаменноугольные отложения (C_{2-3}^{mz-al}), 4 - нижнекаменноугольные отложения (C_1), 5 - геологические границы, 6 - тектонические нарушения, 7 - каналы и обнажения, 8 - скважины с фауной, 9 - скважины без фауны, 10 - линия литолого-палеоэкологического профиля



меньшей диагонали и сростки до 1 мм. В среднем содержание карбонатов 5-6%. Конкреции слабо пористы. Распределены они на площади и по разрезу неравномерно, видимо, более свойственны верхним частям разреза морского карбона.

Из отложений нижнего карбона известно 24 вида брахиопод родов *Chonetes*, *Camartoechia*, *Spirifer*, *Dictyoclostus*, *Productus*, *Rhipidomella*, *Athyris* и др. (17 родов). Кораллы насчитывают три рода, четыре вида; мшанки - два рода и два вида. Из двустворчатых моллюсков известен *Conocardium taidonensis* Tolm.

Перечисленный выше состав фауны, среди которой присутствуют такие стеногалинные организмы, как иглокожие и кораллы, свидетельствует о существовании в раннекарбовое время открытого морского относительно мелководного теплого бассейна нормальной солености.

Острогская подсерия. На известняках нижнего морского карбона с размывом залегает балахонская серия, начинающаяся отложениями острогской подсерии. В основании ее залегает мелко-среднегалечный светло-серый конгломерат, состоящий из хорошо окатанной гальки кремнистых и эффузивных пород и кварца. Цемент базальный крупнокристаллический кальцитовый или кремнистый. По данным А.Л.Матвеевской (1959), на площади, в центральной и южной частях бассейна конгломераты фашиально замешаются песчаниками разнотернистыми с известковым цементом. Мощности их не ясна.

Ведущей породой в разрезе острогской подсерии являются алевролиты (до 80%), мелкозернистые песчаники слагают 7-10% разреза, аргиллиты 5-10%, известняки - 3-5%. Несколько повышается роль песчаников в верхней части разреза за счет уменьшения аргиллитов. Характерны мелкозернистые глинистые алевролиты. Чаше всего породы крепкие, сцементированные обильным известковым веществом, иногда по содержанию последнего приближаясь к известнякам алевролитовым. Алевролиты в нижней части свиты залегают крупными пачками от 5 до 20 м мощностью. Встречаются пачки переслаивания мелкозернистого алевролита и алевролитистого аргиллита с мелкими карбонатными конкрециями. Характерны также "полосатые" пачки, представляющие чередование тонких прослоек темного глинистого алевролита и светлого крупного алевролита. Мощности пачек от 5-10 до 20 м. Встречаются и переслаивания крепких кварцованных слюдистых мелкозернистых песчаников с темными алевролитами (10-20 м). Известняки залегают тонкими прослоями (1,5-2 м), обычно мелкокристаллические, несколько глинистые, однородные, массивные.

Верхняя часть разреза представлена чередованием крупных и мелких очень прочных алевролитов, слои которых мощностью 0,5-1,5 м разделены тонкими (0,05-0,1 м) прослойками алевролитовых аргиллитов. Есть и прослойки мелко-среднезернистого песчаника. В наиболее высоких горизонтах отмечаются тонкие пропластки угля.

Для пород острогской подсерии характерна тонкая горизонтально-волнистая и горизонтальная слоистость, осложненная мелкими размывами, следами взмучивания и оползания. Очень часто, особенно в нижней части разреза, слоистость нарушена следами деятельности роющих организмов; наблюдаются многочисленные вертикальные норки и горизонтальные ходы илоедов.

Нижнебалахонская подсерия начинается отложениями мазуровской свиты. В ее основании имеется горизонт осадочной брекчии, с размывом залегающей на алевролитах острогской подсерии. В разрезе преобладают алевролиты - более 50%; песчаники слагают 20% разреза на юге и 30% на севере бассейна; содержание аргиллитов на юге около 10%, а на севере - 20%. Повышенной песчанностью характеризуется нижняя часть разреза, где развиты крупно-среднезернистые светло-серые (25 м) и мелкозернистые зеленовато-бурые (20 м) песчаники, разделенные сорокаметровый толщей темно-серых мелких алевролитов. Песчаники характеризуются массивным сложением или мелкой горизонтальной и пологой косой слоистостью. Косая слоистость более свойственна зеленовато-бурым песчаником. Слоистость обычно нечеткая, обусловлена послойным распределением растительного детрита. Алевролиты отличаются однородностью и неясной тонкой горизонтальной слоистостью. Выше залегает слоистая глинисто-алевролитовая толща, включающая "полосчатые" пачки алевролита. Породы сходны с породами острогской подсерии, но отличаются меньшим количеством следов жизнедеятельности роющих организмов. Эта тонкослоистая часть разреза построена ритмично чередующимися пачками мощностью 5-20 м. Пачки разделены мелкими размывами и обычно начинаются среднезернистыми песчаниками.

В чередовании участвуют темные, почти черные алевритистые аргиллиты, мелкие глинистые алевролиты, более светлые крупнозернистые алевролиты. Наблюдаются тонкие прослойки песчаников и алевритистых известняков. Слоистость внутри прослоев не выражена или же наблюдается тонкая горизонтальная слоистость, обусловленная изменением крупности обломочного материала, присыпкой слюд и растительного детрита по плоскостям наложения. В верхней части этой слоистой толщи в темно-серых до черного известковистых алевритистых аргиллитах отмечено присутствие фауны плохой сохранности, рассредоточенной в породе и расположенной по слоистости или беспорядочно. Автором отсюда определены брахиоподы *Chonetes carboniferus* Keys., членики морских лилий; имеются и очень мелкие следы раковинок двустворчатых моллюсков. Слой известковистого несколько пиритизированного почти черного аргиллита мощностью 22 м вскрыт скважиной 317 на юго-юго-востоке бассейна. Его основная масса представлена буроватым глинистым веществом с показателем преломления выше, чем у канадского бальзама, и невысоким двупреломлением. Строение основной массы спутанно-волокнистое со слабой ориентировкой отдельных чешуек. Основным глинистым минералом является гидрослюда (90%) с монтмориллонитом. Обломочная составляющая (1-2%) представлена частицами кварца и полуразложившихся полевых шпатов мелкоалевритовой размерности. Из аутигенных минералов отмечен пирит в виде шаровидных конкреций мелкоалевритовой размерности и тонко рассеянных зернышек более или менее кубических очертаний. Карбонитизация слабая - отмечены мелкие неправильные выделения микрозернистого кальцита, разъедающего отдельные зерна кварца. В этой породе и заключена перечисленная выше фауна.

Разрез мазуровской свиты венчается мощной (более 25 м) пачкой серого или зеленовато-бурого (табачного) песчаника, отличающегося большой крепостью. Слоистость этих песчаников преимущественно горизонтальная, заметная за счет расположения углистого материала. В основании содержит большое количество плоских обломков аргиллита длиной до 3 см; местами они скопляются в таких количествах, что порода переходит в осадочную брекчию. По трещинкам наблюдаются обильные выделения кальцита.

По минералого-петрографическому составу песчаники и алевролиты мазуровской подсвиты относятся к полевошпатовым грауваккам, реже - к субграуваккам (светло-серые). В обломочных и глинистых породах присутствуют зерна и обломки аргиллитов. Количество обломков эффузивов колеблется от 10 до 70%, при снижении количества зерен эффузивов повышается роль кремнистых компонентов. Количество полевых шпатов (плагноклазов) иногда составляет 25%. Характерен сложный, но не обильный цемент порового и пленочного типа, состоящий из гидрослуд, хлорита, халцедона, кальцита. Основной цемент - глинистый, остальные играют обычно подчиненную роль. Цементация прочная. Участками до 50% цемента составляет кальцит и железистый карбонат.

Глинистые породы сложены, в основном, гидрослюдами; обычно несколько карбонитизированы и пиритизированы. Глинистое вещество местами имеет оптически-ориентированное строение.

Алыкаевская свита характеризуется широким развитием мелкообломочных пород - алевролитов и мелкозернистых песчаников, появляются прослойки углей. По подсчетам А.Н.Волковой алевролиты составляют (в %) 44,3, песчаники - 42,1, грубообломочные породы - 2,8, аргиллиты - 8,1, угли - 2.

Нижняя часть разреза алыкаевской подсвиты сложена пачками переслаивания алевролитов, мелкозернистых песчаников, реже - аргиллитов алевритистых. Мощности слоев пород достигают 1-1,5 м, обычно же значительно меньше. Наименьшую мощность имеют аргиллиты, образующие тоненькие прослоечки по 5-10 см. Толща переслаивания разделяется на пачки по 20-30 м мощными (4-10 м) слоями песчаников. Породы в целом имеют темную окраску; наиболее темными, иногда почти черными, являются аргиллиты и мелкие глинистые алевролиты. Отмечено присутствие конкреций кальцитового, анкеритового и сидеритового состава. Верхняя часть подсвиты характеризуется повышенной песчанностью. Пачки переслаивания разделяются крупными (до 40 м) слоями песчаников, имеющих обычно косую слоистость, подчеркиваемую расположением растительного детрита. Отмечаются прослойки брекчий и конгломератов, сложенных обломками осадочных пород. В гравелитах и песчанниках же повышается роль обломков эффузивных и мегаморфических пород.

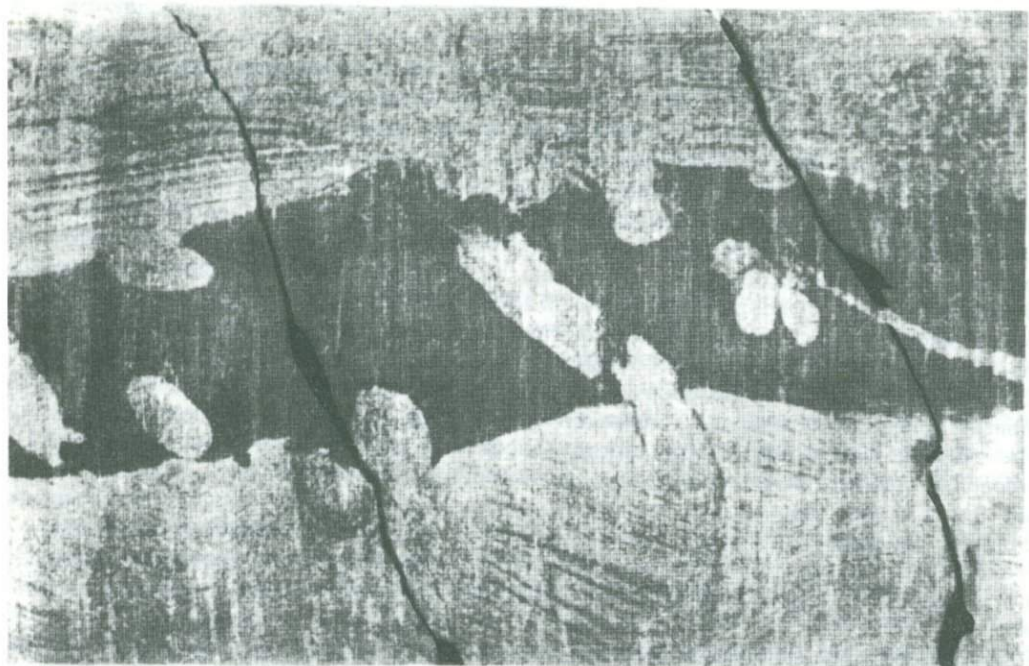


Рис. 7. Ходы и норки илоедов в алевролитах алыкаевской свиты Горловского бассейна, х 0,8. Скв. 392а



Рис. 8. Горизонтальная и горизонтально-волнистая слоистость алевролитов (светлое) и аргиллитов (темное), нарушенная норками илоедов и мелкими размывами. Алыкаевская свита. С.Шадрино

Очень характерны и разнообразны текстуры пород алыкаевской подсвиты. На фоне горизонтальной макрослоистости, проявляющейся в пачках переслаивания за счет чередования пород различного гранулометрического состава, четко видны текстуры более мелкого порядка от массивных до различных слоистых и нарушенных. Массивное сложение имеют прослои серых крепких алевролитов, встречаются неслоистые аргиллиты. Очень распространена тончайшая горизонтальная микрослоистость, проявляющаяся в аргиллитах и глинистых алевролитах. В крупных алевролитах и

песчаниках наблюдается тонкая и мелкая пологая косая однонаправленная, иногда веерообразная, реже — перекрестная слоистость. Часто встречается горизонтально-волнистая и линзовидная слоистость. Весьма распространены текстуры подводного оползания, взмучивания, мелкие размывы. Значительно осложняются первичные текстуры и следами жизнедеятельности донных роющих организмов, оставивших множество некрупных норок и ходов в слоях аргиллитов и алевролитов глинистых; они довольно четко выделяются светлой окраской и крупностью заполняющего их материала на темном фоне пород (рис. 7, 8).

По минералого-петрографическому составу для алыкаевской свиты характерны граувакки, полевошпатовые граувакки, субграувакки. В последних А.Н.Волкова отмечает присутствие разностей с зернами карбонатных пород. Иногда наблюдается послойное обогащение кварцем. Обычным компонентом обломочных пород являются зерна эффузивных и кремнистых пород. Песчаники и алевролиты обычно сцементированы крепко. Распространены цементы пленочного и порового типа; базальный тип цементации встречается редко и характерен для прослоев с резко повышенным количеством карбонатов в цементе. Цемент обычно гидрослюдистый, реже — хлоритовый и известковый.

При обилии растительного детрита, флора хорошей сохранности редка; С.В.Суховым (Бетехтина, Сухов, 1968) определены растения, характерные для алыкаевской свиты, в том числе *Gondwanidium sibiricum* (Pet.) Zal., — руководящая форма данной свиты. Из этой же части разреза О.А.Бетехтина определила *Mrassietta magna* Rag. и *Amnigeniella kumsassiana* (Rag).

Разрез алыкаевской свиты заканчивается пачкой аргиллитов, мощность которой по скважинам в центральной части бассейна — 20–50 м. Аргиллиты серые с прослоями темно-серых, иногда почти черных углистых аргиллитов. На дневной поверхности аргиллиты освещаются до светло-серого и зеленовато-белого цвета, так как их темная окраска связана с присутствием углистого вещества, окисляющегося и обесцвечивающегося при выветривании. Аргиллиты, в основном, чистые, содержат мало терригенных примесей, но имеются и алевролитистые прослои. Изредка в них встречаются маломощные (1–2 м) прослои глинистых алевролитов, содержащих единичные тонкие (0,03–0,10 м) прослойки пористых крепких полимиктовых грубозернистых песчаников, тонко горизонтально-слоистых. Для аргиллитов характерна очень тонкая горизонтальная или горизонтально-линзовидная слоистость, подчеркиваемая изменением цвета в зависимости от количества распыленного углистого вещества и, реже, терригенных компонентов. По минералогическому составу глинистое вещество относится к группе гидрослюд.

Из следов жизнедеятельности донных организмов отмечаются тонкие (1–2 мм) ходы червей, расползшиеся в горизонтальной плоскости. В аргиллитах имеются довольно многочисленные остатки двусторчатых моллюсков, распределенные в толще пород более или менее равномерно, особенно в средней части аргиллитовой пачки.

Верхнебалахонская подсерия

Промежуточная свита. На аргиллитах с размывом залегают песчано-алевролитовые отложения, известные в литературе под названием "пелещиподовый песчаник" или "пелещиподовые слои". Эта пачка пород довольно сложна по строению и обогащена фаунистическими остатками. В свежем состоянии (кern скважин) все породы, участвующие в ее строении, имеют темно-серый цвет почти до черного, а на дневной поверхности значительно освещаются и часто окрашиваются в ржаво-бурые тона различной интенсивности гидроокислами железа. С гидроокислами железа связано образование ложной слоистости типа колец Лизеганга, наблюдаемой в осветленных песчаниках и алевролитах. Гидроокислы железа часто подчеркивают и первичную слоистость, проникая по поверхности наложения. Сплошные пленки гидрокислов покрывают стенки многочисленных трещин, пересекающих толщу пород обычно перпендикулярно слоистости. Примерно такая же картина наблюдается, если "пелещиподовые слои" были вовлечены в процесс образования мезозойской коры выветривания. Иногда отмечаются неправильные коробчатые стяжения гидрокислов железа с толщиной стенки до 5–10 мм, внутри такие стяжения содержат обычно рыхлый светлый несцементированный алевролит или мелкозернистый песок. Размер таких ко-

робочек - стяжений различный, некоторые достигают 20-30 см. В породах, затронутых древним выветриванием, отмечаются многочисленные прожилки кварца.

"Пеллециподовые слои" сложены, в основном, алевролитами, мелкими и крупными, часто глинистыми, с прослоями песчаников и аргиллитов. Песчаный материал играет большую роль в самых низах "пеллециподовых слоев". Преимущественно эта толща представляет собою чередование крупных (10-15 м) пачек тонкого переслаивания мелкообломочных и глинистых пород, разделенных небольшой мощности слоями более однородного строения. Переходы между слоями и прослойками могут быть четкими, но часто наблюдаются постепенные переходы путем постепенного увеличения количества того или иного компонента как примеси к основному составу или путем увеличения числа прослоек. В пачках переслаивания обычно одна из пород является преобладающей, например, алевролит с частыми прослойками (10-15 см) мелкозернистого песчаника и редкими тонкими (5-10 см) прослойками аргиллита (рис. 9).

Обломочные породы промежуточной подсвиты по минералого-петрографическому составу относятся к субграуваккам, иногда содержат значительные количества кварца. Обычными компонентами являются зерна эффузивных и кремнистых пород, полевые шпаты, иногда - зерна осадочных пород (аргиллиты); наблюдается примесь пепловых частиц. Цементация обычно крепкая. Наиболее распространены гидрослюдистые цементы порового и пленочного типа. Часто агрегаты гидрослюдов перекристаллизованы и нарастают с определенной ориентировкой - перпендикулярно давлению. Иногда образуются петельчатые микротекстуры за счет огибания обломочных зерен однообразно ориентированными листочками гидрослюдов. Установлено присутствие следов монтмориллонита. Цемент может быть смешанным гидрослюдисто-хлоритовым, или глинисто-кремнистым. Местами отмечается заметная карбонатизация, примесь же тонко рассеянного кальцита наблюдается по всему разрезу.

От всех других отложений балахонской серии эта часть разреза отличается исключительным обилием остатков фауны, известной под названием горловской. В состав горловской фауны входят только двустворчатые моллюски морского облика, представленные небольшим числом родов и видов, но громадным количеством особей. Из представителей других групп встречаются спирорбисы, следы прирастания которых отмечаются на различных двустворках, но более четко сохраняются в глинистых породах. В глинистых же породах многочисленны тонкие горизонтальные ходы илоедов. Мощность свиты 70-200 м.

Ишановская свита - основная промышленно-угленосная свита Горловского бассейна. Общая угленосность ее достигает 16%. Особенностью разреза является развитие мощных пачек переслаивания глинисто-алевритовых пород с углями, разделенных не менее мощными пачками песчаников. Мощность пачек изменчива. На юге бассейна преобладают песчано-алевритовые породы, а к северу значительно возрастает роль аргиллитов.

По минералого-петрографическому составу и типу цемента обломочные породы свиты сходны с песчаниками промежуточной свиты, но содержание кварца местами поднимается до 18%. Охарактеризована многочисленными растительными остатками, среди которых С.В.Суховым приводятся: *Noeggerathopsis latifolia* (Neub.), *N. derzavini* Neub., *Annularia* (?) *tenuifolia* Neub., *A.* (?) *planifolia* Radcz., *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub., *Zamiopteris glossopteroides* Schmalh., *Crassinervia kuznetzkiana* (Chachl.) Neub., *C. procopievensis* Radcz. Мощность свиты, по мнению О.А. Бетехиной и С.В. Сухова (1968) - 435 м.

Кемеровская свита отличается повышенной песчаностью и сложена преимущественно мелкозернистыми песчаниками с прослоями алевролитов и аргиллитов, в которых приурочены угольные пласты Шипунихинские и много прослоев угля. Фауны не содержит. Остатки флоры редки, среди них С.В.Сухов определил: *Annularia* (?) *planifolia* Radcz., *A.* (?) *racifolia* Radcz., *Annulina neuburgiana* (Radcz.) Neub., *Sphenopteris tunguscana* (Schmalh.) Zal., *Noeggerathopsis derzavini* Neub. Мощность свиты 250-300 м.

Усятская свита, нижняя граница которой условно проводится по кровле пласта Шипунихинского VI, представляет собою существенно алевролитовую толщу с мощными пачками аргиллитов, тонкими прослоями песчаников и несколькими пропластками угля в средней части. Развита преимущественно на восточном крыле. Со-



Рис. 9. Линзовидное переслаивание песчаников и глинистых алевролитов. Текстура нарушена тонкими вертикальными ходами илоедов. х 1,5. Промежуточная свита, Скв. 498.

держит растительные остатки: *Annularia* (?) *planifolia* Radcz., *Sphenopteris tungusca* Zal., *Pecopteris* cf. *comptula* Zal., *Zamiopteris glossopteroides* Schmalh., *Noeggerathiopsis latifolia* Neub., *N. gorlovskiensis* Chachl., *Vojnovskya mirabilis* Gorel., *Samaropsis danilovii* Such. и др. (Бетехтина, Сухов, 1968). Мощность свиты 180 м.

Ильинская подсерия кольчугинской серии

Ильинская подсерия представлена отложениями кузнецкой свиты; на территории Горловского бассейна эти отложения не пользуются широким развитием и занимают его центральную часть. Они представлены очень светлыми зеленовато-серыми белесыми мелкозернистыми алевроитовыми песчаниками, алевролитами и аргиллитами. Песчаники часто неправильно косослоистые, иногда залегают с размывом на подстилающих породах и содержат обломочки местных пород, переходя в мелкую осадочную брекчию. Алевролиты имеют массивную, горизонтально-слоистую или полого косослоистую текстуру. Аргиллиты обычно тонко- и микрослоисты, часто рассланцеваны.

О.А.Бетехтиной (Бетехтина, Сухов, 1968) определены представители рода *Abielia*, найденные в алевроитистых аргиллитах. Таким образом, фаунистически свита почти не охарактеризована, фауна чрезвычайно редка.

Растительные остатки довольно многочисленны: *Lophoderma* aff. *tersiensis* Radcz., *Callipteris ivancevia* Gorel., *Noeggerathiopsis oblongata* Radcz., *Petcheria* (?) *oblonga* Gorel., *Noeggerathiopsis oblongata* Radcz., *Petcheria* (?) *oblonga* Gorel., *Lepeophyllum gorlovensis* Such., *L. actaconelloides* f. *microphyllum* Such., *Vojnovskya mirabilis* Gorel., *Samaropsis trapeziformis* Such., *Nephropsis grandis* Gorel., *Sylvella dubia* Neub., *S. elongata* Such., *S. lata* Such., *Skokia elongata* (Taras.). Вскрытая мощность свиты 100 м.

Более молодых отложений пермского возраста в Горловском бассейне пока не обнаружено. Непосредственно на угленосных отложениях залегают мезозойская кора выветривания.

Угленосная толща Белозерского месторождения, достигающая мощности 1160 м, сложена мелкообломочными и глинистыми породами с пластами и пропластками углей и углистых аргиллитов. Промышленно-угленосной является верхняя часть разреза, где некоторые пласты достигают пятиметровой мощности. Угли низкой стадии метаморфизма — газовые и длиннопламенные.

Нижняя часть угленосной толщи — конгломератовая свита сложена песчаниками мелко- и среднезернистыми, вверх по разрезу сменяющимися алевролитами. Изредка встречаются маломощные слои аргиллитов и углистых аргиллитов. Фаунистически свита не охарактеризована.

Черногорская свита (интервал между 1–4 угольными пластами) характеризуется широким развитием алевролитов с мощными слоями песчаников в нижней части. Наблюдаются многочисленные тонкие прослои углистых аргиллитов, четыре маломощных пласта угля и тонкие пропластки. В пределах Белозерского месторождения фауны не обнаружено.

Безугольная свита представлена, в основном, тонким переслаиванием аргиллитов, алевролитов, углистых аргиллитов, реже — песчаников, и расположена в интервале четвертого и пятого угольных пластов. В верхней ее части имеется мощная (до 20 м) пачка песчаников. Песчаники полимиктовые, разнозернистые (мелко- и среднезернистые), с горизонтально-волнистой иногда прерывистой слоистостью. В алевролитах и аргиллитах наблюдается тонкая горизонтальная и горизонтально-волнистая слоистость с мощностью слоев в несколько миллиметров. В песчаниках основания безугольной свиты отмечены текстуры взмучивания.

В этой части разреза на Белозерском месторождении фауны нет, а в Минусинском бассейне, где безугольная свита имеет мощность 120 м и тот же литологический облик, Б.И.Чернышевым (1930) определено шесть видов двустворчатых моллюсков из рода *Anthraconaia*.

Вышележащая часть разреза безугольной свиты (до пласта 9) отличается от нижней части присутствием угольных пластов обычно нерабочей мощности. Интервал до восьмого пласта сложен пачками тонкого переслаивания алевролитов и аргиллитов, содержащих конкреции и конкреционные прослои сидерита, пропластки и пласты угля нерабочей мощности, углистые аргиллиты. Песчаников здесь мало, мощности слоев не превышают 5 м. Выше пласта восьмого, кроме пачек переслаивания, имеются две мощные (20–25 м) пачки песчаников. Обычная мощность межугольных пачек в этой части разреза составляет 15–20 м.

В аргиллитах, алевролитах и пачках переслаивания, как правило, наблюдается очень тонкая (измеряемая в сантиметрах и миллиметрах) горизонтальная и горизонтально-волнистая слоистость. Иногда можно видеть тонкую прерывистую волнистую слоистость, обусловленную чередованием глинистого и алевролитового материала и подчеркиваемую изменением цвета. Песчаники массивны или обладают перекрестно-волнистой и косою прерывистой слоистостью различных масштабов, но чаще мелкослоисты (первые сантиметры).

Из этой части разреза палеонтологический материал в нашей коллекции отсутствует, но в материалах первичной документации керна отмечено несколько местонахождений фауны, к сожалению, не собранной и не описанной. Упоминается присутствие фауны в аргиллитах кровли пласта 6, слой с фауной имеет мощность 5 м. В нескольких метрах ниже пласта 6, в двухметровом слое аргиллита отмечено присутствие мелких двустворок. Наконец, ниже пласта восьмого в пачке переслаивания аргиллитов и алевролитов глинистых на протяжении 8 м зарегистрированы отпечатки крупных двустворчатых моллюсков.

Вышележащая продуктивная часть разреза угленосной толщи отличается большей мощностью межугольных пачек (20–30 м) и наличием мощных пачек мелкозернистых, местами среднезернистых песчаников. По-прежнему, в разрезе большую роль играют пачки тонкого переслаивания аргиллитов и алевролитов. Отмечаются мощные, в несколько метров, слои аргиллитов. Возрастают мощности угольных пластов (0,7–5 м). Обычны углистые аргиллиты. В породах промышленно-угленосной части разреза, охватывающей белоярскую и нарылковскую свиты, наблюдаются те же текстуры, что и для ранее описанной части разреза (рис.10, 11, 12). Аргиллитам

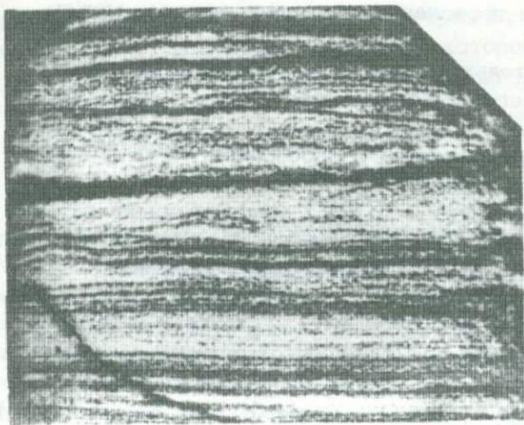


Рис. 10. Тонкая горизонтальная слоистость в песчанике мелкозернистом за счет обильного обугленного растительного детрита на поверхностях наслоения, Белозёрское месторождение



Рис. 11. Горизонтально-волнистая тонкая слоистость в пачке переслаивания алевролитов, аргиллитов (темные) и песчаников мелкозернистых, Белозёрское месторождение

Рис. 12. Мелкая косая этажная слоистость в алевролитах Белозёрского месторождения

свойственна тонкая и микрогоризонтальная слоистость, алевролиты – тонко горизонтально и полого косо слоисты. Часты горизонтально-волнистая и линзовидная слоистость. Характер слоистости связан как с изменением гранулометрического состава, так и с распределением обугленного растительного детрита; реже слоистость связана с присутствием остатков фауны и флоры, располагающихся в породах по наслоению.

Песчаники и алевролиты угленосной толщи Белозёрского месторождения характеризуются средней крепостью, но встречаются и тонкие прослои очень крепких песчаников и алевролитов; в таких случаях устанавливается присутствие известкового или кремнистого цемента. Часто встречаются слабо сцементированные, почти рыхлые породы, пригодные для производства гранулометрического анализа. В породах средней и малой крепости обычным является глинистый цемент (монтмориллонит, гидрослюда, реже – каолинит) с примесью хлорита, гидроокислов железа и др.

В целом, для угленосной толщи характерны мелкозернистые песчаники, хотя встречаются и среднезернистые. Переходы между ними обычно постепенные, как и

к алевролитам (это не относится к пачкам переслаивания, где границы между слоечками, как правило, четкие).

В составе мелкообломочных пород значительную роль играют зерна эффузивных и кремнистых пород, составляющие чаще всего более 60% обломочной части. Эффузивы кислые, содержат микролиты плагиоклазов типа олигоклаза. Роль минеральных зерен относительно невелика, но состав довольно разнообразен: кислые плагиоклазы, калиевый полевой шпат (ортоклаз и микроклин), кварц, светлые и темные слюды, иногда - кварц-полевошпатовые сростки. Отмечены обломки осадочных пород (аргиллиты, мергели, алевролиты), которые обычно играют роль примесей. Среднее содержание минералого-петрографических компонентов таково: эффузивы - 10-60%, кремнистые - 5-40%, калиевые полевые шпаты - 5-10%, плагиоклазы - 2-10%, микрокварцит - 2-5%, кварц-полевошпатовые сростки - единично, слюды - 0-2%, осадочные породы - 0-10%, кварц - 10-40%. Для большей части разреза резко преобладающими компонентами являются эффузивные и кремнистые породы. Возрастает количество кварца в алевролитах. Повышенное содержание кварца (30%) отмечено в песчаниках, расположенных между 10 и 11 пластами. Повышению содержания кварца обычно сопутствует некоторое повышение количества калиевых полевых шпатов, в частности, микроклина.

Песчаники, где кварц играет ведущую роль, составляя 40-50%, тяготеют к нижней части изученного разреза ниже угольного пласта 5. Обломки осадочных пород присутствуют в песчаниках почти повсеместно, но наибольшее их количество отмечено в интервале между 9-10 пластами, где зерна аргиллитов составляют 10% обломочной части.

Широко развиты вторичные изменения - пелитизация, хлоритизация, серицитизация; реже - карбонатизация, окремнение, ожелезнение, альбитизация. Особенно сильным изменениям подвергаются зерна эффузивных пород, которые замещаются глинисто-хлоритовой массой зеленовато-светло-бурого цвета и становятся неотличимыми от цемента, образовавшегося за счет разложения обломочной части.

Количество цемента варьирует в широких пределах от первых процентов, до 20-25% и в единичных случаях до 50%, когда цементом является карбонат, и порода может быть отнесена к известковым. В целом карбонатность верхней части разреза выше, чем нижней.

Наиболее распространенным является глинистый цемент с примесью серицита и хлорита. Глинистая составляющая аргиллитов в большинстве случаев (а для пород, содержащих фауну - исключительно) относится к группе монтмориллонита. Каолинит-гидрослюдистая ассоциация глинистых минералов в аргиллитах встречается реже. Наблюдается переслаивание слоев пород с монтмориллонитом и каолинитом. Некоторую роль в этом может играть и состав обломочной части, так как исходным материалом для образования монтмориллонита в соответствующих условиях могли служить обломки эффузивов, столь широко развитые в разрезе.

По количественному признаку цемент чаще всего поровый и пленочный, но встречается и цемент типа соприкосновения и даже базальный. В связи с преобладанием эффузивов кислого ряда хлоритовый цемент большой роли не играет, но встречается в тех или иных количествах почти всегда, заполняя поры, прорастая обломочные зерна или облекая их пленкой совместно с глинистыми минералами. Пленочный цемент развит широко, часто под микроскопом при введенном анализаторе можно наблюдать картину петельчатого строения цемента. Присутствие хлорита в цементе сообщает иногда породе зеленоватый оттенок.

Кроме состава исходного материала несомненную роль играла и среда, в которой происходило его преобразование, останавливавшееся в большинстве случаев на щелочной стадии (монтмориллонит). Кремнистый цемент, регенерирующий зерна кварца, существенной роли не играет и встречается редко.

В глинистых алевролитах нарыльковской свиты отмечены редкие сидеритовые конкреции до 5-10 см в поперечнике. Одной из особенностей литологии нарыльковской свиты является присутствие тоненьких (0,5-2 см) прослоечек песчаных и алевритистых известняков и известкового цемента в песчаниках и алевролитах. Наличие карбоната в цементе мелко- и тонкообломочных пород, видимо, способствует лучшей сохранности известкового вещества раковинок двустворчатых моллюсков. Так, на-

пример, наиболее богатый фауной горизонт выше пласта 18 содержит скопления микророзернистого кальцита, количество которого иногда повышается настолько сильно, что порода может быть охарактеризована как мергель алевритистый или слабо алевритистый.

Джезказганская впадина

На территории Джезказганской впадины известны осадочные породы от девонского до пермского возраста включительно. Они слагают верхний структурный этаж, залегающий на каледонском фундаменте. Морские отложения верхнего девона и нижнего карбона занимают периферические части, а центральная часть впадины выполнена средне-верхнекаменноугольными и пермскими красноцветными и сероцветными отложениями. Граница между ними проводится по пласту известняка, переполненного ракушей брахиопод и остатками мшанок, последнему достоверно морскому образованию в разрезе.

Средне-верхнекаменноугольные отложения расчленены на таскудукскую и джезказганскую свиты, сложенные разнозернистыми песчаниками с прослоями аргиллитов и алевролитов. Сероцветные песчаники джезказганской свиты меденосны и фациально замещаются красноцветами. Характерна резкая косая слоистость и прослой конгломератов, знаменующих внутрiformационные размывы. Мощности средне-верхнекаменноугольных отложений до 1000 м.

Пермские отложения, залегающие участками с некоторым несогласием, расчленены на жиделисайскую, ушбулакскую и кингирскую свиты (см. табл. 2), из которых жиделисайская отнесена к нижнепермскому отделу, а две другие датируются как нижняя-верхняя пермь (Зайцев, Габай, Голубовский, Потапочкин, Мартынова, 1961). Пермские отложения характеризуются повышенной известковистостью — известковые цементы пестроцветных песчаников и линзы мергелей в нижней части разреза, с которой связана солёность. Н.Л.Габай (1970) отмечает присутствие каменной соли, гипса, ангидрита, глауберита.

Кингирская свита (мощность до 2500 м) сложена песчано-алевритовыми и глинистыми известняками, известковыми алевролитами и песчаниками; в нижней части центрального района — солёна. Текстуры пород преимущественно слоистые, отмечаются знаки волновой ряби и трещины усыхания.

Местами в известково-глинистых алевролитах встречаются обильные остатки двусторчатых моллюсков в виде прочно сцементированных в породу ядер. Ориентированы они послойно, переполняя поороду; встречаются ядра в прижизненном положении. Из сборов Н.Л.Габая, В.М.Потапочкина и наших определены: *Palaeonodonta pseudolongissima* Khalif., *Palaeonodonta* sp. и *Anthraconaia* sp. И.С.Спасской и О.В.Лобановой (Зайцев и др., 1961) определены: *Anthraconaia* (?) *lanceolata* Hind., *Palaeomutela* sp., *Naiadites castor* Eichw., *N. verneili* Amal., *Anthraconaia sinuata* Chern., *Carbonicola* aff. *angulata* Ryck., *C. aff. nucularis* Hind. Отмечены остракоды в основном из рода *Darwinula*.

Накопление этой мощной свиты происходило преимущественно в озерно-аллювиальных условиях.

Карагандинский бассейн

Позднепалеозойские угленосные отложения Карагандинского бассейна слагают центральную часть впадины, обрамленной эффузивами силурийского и девонского возраста. Мощности угленосной толщи 3000–3600 м, она расчленена на ашлярикскую, карагандинскую, надкарагандинскую, долинскую, тентекскую и шаханскую свиты, из которых надкарагандинская и шаханская практически безугольны. Наибольшую роль в разрезе играют тонкообломочные и глинистые породы, присутствуют песчаники, особенно характерные для верхней части карагандинской свиты. Грубообломочные породы распространены в тентекской свите. Примесь туфогенного материала отмечается в разных частях разреза, а в долинской и тентекской свитах присутствуют туфопесчаники, витро- и кристаллокластические туфы до 2–3 м мощностью. Нижняя из угленосных свит, ашлярикская (C_1^{V-n}) формировалась в прибрежно-морских условиях и содер-

жит обильную фауну брахиопод, гастропод, конулярий. В ее верхних частях распространены двустворчатые моллюски родов *Leda* и *Aviculopecten*, редкие *Anthraconauta* и *Anthraconaia* (Слатвинская, 1954). Вышележащая карагандинская свита, содержащая в верхней части малозольные коксующиеся угли, в основном сформировалась в среднекаменноугольное время (Александров-Садова, 1954; Борсук, 1954 и др.). Нижняя часть этой свиты до пласта К₇ большинством исследователей относится к намору. Темные аргиллиты и алевролиты этой части свиты содержат брахиопод родов *Productus* и *Chonetes*, морских двустворок *Aviculopecten*, *Nucula*, *Edmondia*, *Leda*, *Modiola*, *Sanguinolites* и др. Выше пласта К₅ распространены двустворчатые моллюски родов *Anthraconauta*, *Anthraconaia*, *Naiadites*. Мощность свиты 700-800 м.

Вышележащие свиты датируются средне-верхнекаменноугольным возрастом. Есть предположения (Заспелова и др., 1959), что часть пестроцветной шаханской свиты относится к нижней перми. Надкарагандинская и вышележащие свиты охарактеризованы филюподами и остракодами (Мирошниченко, 1954).

Самарское месторождение

Расположенное к западу от Карагандинского бассейна Самарское месторождение имеет то же строение разреза. Отсутствуют (или пока не вскрыты) тентекская и шаханская свиты. Мощности карагандинской, надкарагандинской и долинской свит Самарского месторождения сопоставимы с мощностями соответствующих свит Карагандинского бассейна. В разрезе карагандинской свиты Самарского месторождения наблюдается чередование слоев с морской (брахиоподы) и неморской (двустворчатые моллюски) фауной, что, по мнению Л.Ф.Думллера (1955), свидетельствует об углеобразовании в прибрежной полосе и частых мелких трансгрессиях моря. Это вполне согласуется с выводами исследователей Карагандинского бассейна (Ишина, 1954 и др.) о более длительном сохранении морских условий на северо-западе бассейна и его формировании в условиях неравномерного опускания областей седиментации на фоне преобладания восходящих движений для всего региона в целом. В верхней части карагандинской свиты присутствуют только двустворчатые моллюски, заключенные в темных аргиллитах. Они изучены В.В.Сергеевым (1959), который большинство из них отнес к новым видам рода *Anthraconauta*; им обнаружены также важные европейские виды *A.phillipsii* и *A.tenuis* и выделены соответствующие зоны. Наличие этих видов позволило В.В.Сергееву установить среднекарбонный возраст карагандинской свиты Самарского месторождения. Из этой же части разреза нами собрана небольшая коллекция двустворчатых моллюсков. Массовые скопления на поверхностях наложения образуют антраконайи. Часто сохраняется вещество створок, раковины в несколько слоев перекрывают друг друга, они вдавлены и расплющены.

Сходство и различия разрезов

При всем разнообразии разрезов различных районов они имеют общие черты. Главную роль в их строении играют мелкозернистые песчаники и алевролиты, меньшую — аргиллиты. Часты пачки тонкого переслаивания этих пород. Грубообломочных пород и крупно-среднезернистых песчаников мало, но они имеются во всех районах. Угли распределены на площади по разрезам неравномерно. Обычно коэффициент угленосности составляет первые проценты. Изредка встречаются маломощные прослои глинистых и алевролитовых известняков. Кроме того, карбонаты входят в состав цемента обломочных пород и присутствуют в виде конкреций и конкреционных линз. В наиболее угленасыщенных частях разрезов в аргиллитах и углистых аргиллитах обычны некрупные сидеритовые конкреции. В песчаниках встречаются песчано-карбонатные линзы (до 2-3 м), с кальцитовым или анкеритовым цементом. Сходство разрезов угленосных толщ проявляется и в возрастании роли песчаников в ишаново-промежуточных отложениях по сравнению с нижнебалахонскими; одновременно возрастает и содержание грубообломочных пород. По минералого-петрографическому составу обломочные породы всюду представлены полимиктовыми разностями; со-

став их преимущественно литокластический (обломки эффузивных, кремнистых и других пород). Содержание кварца обычно невелико (10–25%), но иногда достигает 35–40%. Характерны цементы пленочного и порового типа полимиктового состава – глинисто-кремнистые, хлоритовые, карбонатные, железистые.

Глинистые породы чаще всего участвуют в пачках переслаивания в виде прослоев от нескольких сантиметров до первых метров. Количество их повышается в угленасыщенных частях разрезов. Состав аргиллитов большей частью полимиктовый при значительном преобладании гидрослюдистых минералов, в угленасыщенных разрезах отмечаются и мало смешанные разности каолинитового или каолинит-гидрослюдистого состава. Монтмориллонитовые ассоциации глинистых минералов свойственны аргиллитам тех районов, в составе обломочных пород которых много эффузивных обломков и отмечен вулканический пепел. Монтмориллонит лучше сохраняется там, где постдиагенетические изменения пород невелики (Белозерское месторождение, Змеинский район Кузбасса). В противоположных случаях состав нивелируется и становится полностью гидрослюдистым; при этом отмечается укрупнение агрегатов глинистых минералов, их лучшая окристаллизованность (Горловский бассейн и др.).

Среди текстур пород угленосных толщ преобладают слоистые. Распространена горизонтальная, горизонтально-волнистая и линзовидная слоистость различных масштабов, обусловленная как изменением материала, так и распределением растительного детрита и фауны. Отмечаются следы взмучивания и подводного оползания, а также нарушения первичной текстуры норами роющих животных. Наиболее тонкую слоистость имеют аргиллиты и глинистые мелкозернистые алевролиты. Грубая косая однонаправленная слоистость свойственна мощным песчаникам аллювиального происхождения кольчугинской серии и др. Очень мелкая косая разнонаправленная слоистость часта в алевролитах бассейнового происхождения.

Для всех изученных регионов характерна частая смена обстановок осадконакопления, хотя имеется общая направленность во времени к установлению все более континентального режима. Различия определяются тектоническими районами и типом литогенеза. Наиболее резко отличаются отложения Джезказганской впадины, характеризующиеся терригенно-карбонатным составом в целом и соленосностью в частях разреза, соответствующих средне-верхнекаменноугольному времени. Наибольшее распространение континентальные условия осадконакопления получили в пермский период. Но полного совпадения во времени нет как между бассейнами, так и их отдельными районами. Территория северной окраины Кузнецкого бассейна, Горловского бассейна и Белозерского месторождения испытывали влияние морского водоема также в раннепермское время, когда в пределах Минусинского и Карагандинского бассейнов прочно установился континентальный режим. В пределах бассейнов обособлялись территории, где осадконакопление имело свои особенности. Колеблется соотношение обломочных и глинистых пород, угленосность, конкреционность и карбонатность. Методика генетического анализа угленосных толщ хорошо разработана на примере ряда каменноугольных бассейнов, для которых изучены условия осадконакопления, а также значение некоторых перечисленных выше литологических признаков (Давыдова, Гольдштейн, 1947, 1949; Жемчужников, 1947; Ботвинкина, 1952, 1960, 1965; Фефилова, 1953; Рейгартен, 1954; Крашенинников, 1956, 1957, 1959, 1962а, б; Волкова, 1957, 1959, 1962, 1963, 1964; Эйнон, 1957; Шаповалова, 1960; Коперина, 1962; Коссовская, Шутов, Александрова, 1964; Фролов, 1965). Тем не менее, как сказал Л.Б.Рухин (1959): "Организмы являются неотъемлемой частью ландшафта. Поэтому биогеографическое районирование имеет очень большое значение при изучении ландшафтов прошлого" (стр. 347). Особенно важно это положение для угленосных толщ, в которых различия обстановок не всегда достаточно проявлены литологически, например, в существенно глинистых толщах. В таких случаях и должна помочь заключенная во внешне сходных породах фауна, рассмотрению распределения которой по разрезам посвящена следующая глава.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ И ТАФНОМИЧЕСКАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗРЕЗОВ

Состав фауны и ее распределение по разрезам

Состав фауны и ее распределение по разрезам отражены на сводных колонках — "Расположение и главные особенности фауны по разрезу". В левой части рисунков дана литологическая характеристика, в правой показана фауна. Родовой состав обозначен условными значками, помещенными против соответствующих слоев с фауной, обозначенных черточкой. Количество остатков отражено величиной значков. Максимальная их величина обозначает массовое количество представителей рода.

Характеристика сохранности фауны чаще всего показана для соответствующего слоя в целом, так как обычно она одинакова для большинства экземпляров раковин. Выделяются: "Целые раковины с полностью сохранившимся веществом створки" — чрезвычайно редкая форма сохранности фауны в рассматриваемых отложениях; она отмечена только для некоторых двустворок Белозерского месторождения и кольчугинской серии Кузбасса; "Внешние ядра" — обычная форма сохранности раковин двустворок угленосных отложений, чаще это не полные ядра раковин, а слепки створок; "Внутренние ядра" — чаще встречаются в Горловском бассейне в виде ядер раковин и разобщенных створок; "Отпечатки неразобщенных створок" раскрытых раковин часты в позднепермских отложениях Кузнецкого бассейна, сопровождаются ядрами створок; "Отпечатки разобщенных створок" — распространенная форма сохранности во всех изученных бассейнах, сопровождающая ядра створок; "Раковинный бой" — обычно подразумеваются отпечатки обломков раковин. Только на Белозерском месторождении отмечены небольшие гнездовидные скопления раковинного боя — тончайших белых известкового состава обломочков; "Частично сохранилось вещество створок" — на некоторых ядрах и отпечатках сохраняются отдельные участки самих раковин; "Расплющенные" — в глинистых породах большинство раковин уплощено; значком отмечается присутствие экземпляров, полностью утративших первоначальную выпуклость. Ориентировка остатков фауны в породе также показана условными обозначениями: "Беспорядочная" — отражает отсутствие ориентировки обломков и раковин как по отношению друг к другу, так и в породе; "Массовые скопления створок, ориентированных выпуклостью вверх" — ядра створок располагаются послойно, покрывая друг друга, подчеркивая и обуславливая слоистость породы; "Пятнами на поверхности наслоения" — раковины на поверхности наслоения располагаются отдельными скоплениями, по размерам отсортированы плохо, сопровождаются раковинным боем, удлиненные раковины иногда ориентированы одинаково; "Распределены по слою параллельно наслоению" — раковины (ядра) равномерно распределены по разрезу слоя, располагаясь преимущественно по наслоению, но не образуют массовых скоплений на поверхности слоя; "Массовые скопления ядер на поверхностях наслоения, разобщенные прослойками породы без фауны" — многочисленные ядра расположены параллельно и косо к наслоению, часто перекрывают друг друга и образуют обособленные прослойки в породе; "Сохраняют прижизненную ориентировку" — полные ядра, обычно не деформированные, сохранившие прижизненное расположение двустворки в грунте.

В графе "Следы жизнедеятельности" вертикальными извилистыми незамкнутыми линиями и овалом показаны следы ползания червей (?) на поверхности слоя и их тонкие извилистые ходы. Замкнутой кривой показаны норки роющих организмов, расположенные субвертикально.

Принадлежность к той или иной группе по признаку отношения к солености среды показана в крайней правой графе буквами: М — морская, Пм — полуморская, С — солоноватоводная, П — пресноводная. Характер указывается по преимущественному содержанию представителей той или иной группы организмов.

Наиболее полно фаунистически охарактеризован разрез Кузнецкого бассейна, откуда описано более 400 видов двустворчатых моллюсков. По мере углубления изучения число их увеличивается как за счет находок в ранее неохарактеризованных интервалах разреза, так и вследствие детальности исследований. Представление о числе видов и родов, характеризующих разрез Кузнецкого бассейна по свитам, можно получить из рис. 13, на котором также показана динамика нарастания числа известных двустворчатых моллюсков.

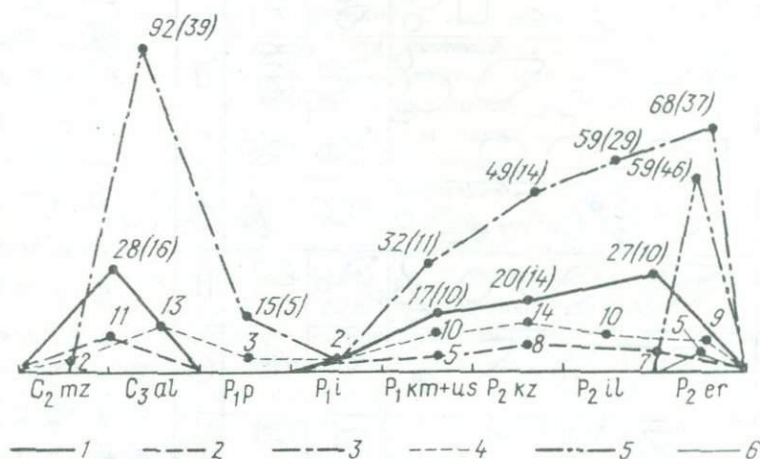


Рис. 13. Число видов и родов двустворчатых моллюсков Кузнецкого бассейна

По Л.Л.Халфину (1950): 1 - виды, 2 - роды; по Л.А.Рагозину (1961): 3 - виды; 4 - роды; по Ю.С.Папину (1968): 5 - виды, 6 - роды. В скобках указаны новые виды по цитируемым работам

Распределение комплексов двустворчатых моллюсков по разрезу Кузнецкого бассейна показано на рис. 14 в основном по данным О.А.Бетехтиной (1966), которой проведена ревизия состава двустворок и новая увязка разрезов местонахождений. Отличие наших представлений о родовом составе двустворок Кузнецкого бассейна от предложенного О.А.Бетехтиной заключается в признании самостоятельности родов *Kinerkaella* Rag. и *Kinerkaellina* Khalf., объединенных О.А.Бетехтиной в один род. Морфологические их особенности таковы, что, по нашему мнению, препятствуют объединению этих форм. Различны также и особенности нахождения их в породе, что свидетельствует о разном образе жизни.

То же касается родов *Microdonta* Khalf. и *Microdontella* Leb.

Основные местонахождения фауны Кузнецкого бассейна широко известны из работ Л.Л.Халфина, Л.А.Рагозина, О.А.Бетехтиной и других исследователей. О.А.Бетехтиной и С.Г.Гореловой (1965) опубликованы карты палеоэкологического районирования Кузнецкого бассейна для позднего палеозоя, на которых отражено распределение комплексов фауны, соответствующих времени накопления отложений распространенных здесь свит. Поэтому нет необходимости проделывать эту работу заново. Ниже приводим характеристику распределения фауны по основным изученным нами разрезам. В описание не включены материалы по Кемеровскому, Мрасскому и другим районам, поскольку послонные сборы фауны там не производились.

Из высказанных выше соображений прослеживается изменение родового состава комплексов во времени и связь основных их компонентов с теми или иными литологическими особенностями.

| Секция / Под-секция | Свита | Состав фауны | Сохранность | Тип захоронения | Характер |
|---------------------|--------------------------|--------------|-------------|-----------------|----------|
| Кольчугинская | Тайлуганская | | | | |
| | Грамотейнская | | | | П |
| | Ленинская | | | | |
| Ильинская | Усвятская | | | | |
| | Казанково-маркинская | | | | П |
| Верхнебалахонская | Кузнецкая | | | | С |
| | Усятская Кемеровская | | | | П |
| | Ишановская Промежуточная | | | | С |
| Балахонская | Алыкавдская | | | | ПС С |
| | Мазуровская | | | | П |
| | Острогская | | | | М |



Рис. 14. Распределение фауны по разрезу Кузнецкого бассейна и ее характеристика (по материалам О.А.Бетехиной, Л.Л.Халфина, Л.А.Рагозина и др. Стратиграфическое расчленение по О.А.Бетехиной, 1966).

Двустворчатые моллюски: 1 - *Anthraconaia*, 2 - *Anthraconauta*, 3 - *Abiella*, 4 - *Procoriuevskia*, 5 - *Microdonta*, 6 - *Microdontella*, 7 - *Palaeonodonta*, 8 - *Dictys*, 9 - *Neamniigenia*, 10 - *Amnigeniella*, 11 - *Concinella*, 12 - *Mochovia*, 13 - *Kinierkaella*, 14 - *Kinierkaellina*, 15 - *Mrassiella*, 16 - *Augea*, 17 - *Angarodon*, 18 - *Naiadites*, 19 - *Orthonaiadites*, 20 - *Myalinella*, 21 - *Yavorskiana*, 22 - *Aenigmoconcha*, 23 - *Pseudemondia*, 24 - *Taimyria*, 25 - *Goniophora*, 26 - *Modiolopsis*, 27 - *Lithophaga*, 28 - *Juania*, 29 - *Aviculopecten*, 30 - *Polidevia*, 31 - *Nuculavus*, 32 - *Janaia*, 33 - *Edmondiella*, 34 - *Posidonia*, 35 - *Modiolus*, 36 - *Pseudamysium*, 37 - неопределимые. Сопутствующая фауна: 38 - *Cirravus*, 39 - *Spirorbis*, 40 - *Ostracoda*, 41 - *Phyllopora*, 42 - чешуя рыб, 43 - насекомые, 44 - брахиоподы, 45 - иглокожие, 46 - гониатиты, 47 - мшанки, 48 - кораллы, 49 - гастроподы. Следы жизнедеятельности: 50 - норки и ходы илоедов. Сохранность: 51 - целые раковины, 52 - внешние ядра, 53 - внутренние ядра, 54 - неразобщенные створки, 55 - разобщенные створки, отпечатки, 56 - раковинный бой, 57 - расплющенные ядра, створки, 58 - частично сохранилось вещество раковины. Ориентировка в породе (тип захоронения): 59 - беспорядочная, 60 - массовые скопления створок, ориентированных выпуклостью вверх, 61 - пятнами на поверхности наслоения, 62 - распределены по слою параллельно наслоению, 63 - массовые скопления ядер на поверхностях наслоения, разобщенные прослойками породы без фауны, 64 - сохраняют прижизненную ориентировку. Характер фауны: 65 - морской, 66 - полуморской, 67 - солоноватоводный, 68 - пресноводный.

Количество отражено величиной знака.

Эти же условные знаки относятся к рисункам 15, 16, 17, 19, 22.

Завьяловский район (рис. 15) относится к числу наименее охарактеризованных. Известно присутствие двустворчатых моллюсков в алыкаевской свите на южном крыле Завьяловской антиклинали близ пласта Фюрского (Фомичев, 1940), но они не описаны. Новое местонахождение обнаружено автором также в верхней части алыкаевской свиты (железнодорожная выемка в дер. Завьяловой). Разрез этой части обнажения таков (снизу вверх):

1. Светло-серый желтоватый некрепкий мелкозернистый песчаник 1,0 м
2. Уголь сажистый – пласт Юрьевский 0,5 м
3. Глина коричневая – 0,2 м
4. Аргиллит полосчатый серый микрослоистый, при выветривании рассыпающийся в мелкую оскольчатую дресву со скорлуповатой поверхностью. Через каждые 5–10 см содержит двух-пятисантиметровые конкреционные прослои окисленного сидерита. Вверху становится алевроитовым – 1,0 м
5. Алевролит крупный серый тонкоплитчатый, рассыпающийся на тонкие плитки с довольно ровной плоской поверхностью – 0,3 м
6. Алевролит глинистый тонкоплитчатый, серый и желтый, полосчатый, с тонкими прослоями мелких конкреций сидерита. Участками переходит в аргиллит алевроитовый. Верхние 20–30 см сильно ожелезнены до ржаво-бурого цвета (по вертикальным трещинкам). – 1,5 м
7. Аргиллит серый неслоистый и неяснослоистый, со скорлуповатой отдельностью, крепкий, дает оскольчатую дресву. В 5 см от верхнего контакта содержит сидеритизированный прослой мощностью 2–3 см. В аргиллите заключены многочисленные разьединенные таблички усонюгих раков и раковинки (ядра и отпечатки) мелких двустворок. В этом же слое встречаются редкие семена *Samaropsis* sp. – 0,30 м
8. Аргиллит темно-серый алевролитистый со скорлуповато-плитчатой отдельностью по слоистости. Таблички усонюгих раков *Cirravus javorskii* Chem. и редкие семена *Samaropsis* sp. распределены в породе параллельно ее слоистости – 0,2 м
9. Аргиллит серый, крепкий, местами слабо ожелезненный, со скорлуповатой отдельностью. Содержит остатки мелких двустворок, расположенных параллельно намечающейся слоистости; единичные ядра располагаются почти перпендикулярно к слоистости – 0,1 м
10. Аргиллит серый крепкий неслоистый – 0,5 м
11. Выше следует пачка переслаивания алевролитов, аргиллитов, мелкозернистых песчаников, изредка встречаются углистые аргиллиты (0,2 м) и прослойки (0,03–0,04 м) сажи. Много тонких конкреционных прослоев сидерита. В нижней части пачки мощность прослоев песчаника 0,6–0,5 м, а в верхней они становятся редкими и маломощными (до 0,15 м) – 20,0 м
12. Алевролит глинистый, светло-серый до белого, тонко неправильно плитчатый – 1,5 м
13. Диабаз зеленовато-серый, сильно выветрелый с поверхности, трещиноватый, ожелезненный – 6–8 м

Таким образом, фауна заключена в очень узком интервале мощностью 0,65 м. Количество остатков фауны значительное, но массовых скоплений они не образуют. Раковинки двустворчатых моллюсков лежат в породе свободно, не перекрывая друг друга. Более или менее равномерно рассредоточены они и по вертикали. Наблюдается некоторая избирательность захоронения по слою: в местах сосредоточения *цирравусов* остатки двустворок малочисленны. Возможно, это объясняется условиями расселения – на илистом дне водоема двустворки расселялись равномерно, а усонюгие образовывали небольшие колонии. В условиях слабой подвижности среды перемешивание и усреднение скелетных остатков было ограничено, и расположение их при-

близительно отражает прижизненное распределение на площади. Остатки двустворок преимущественно располагаются горизонтально, намечая своим положением поверхность наслоения. Часто встречаются раскрытые и полуоткрытые раковины с неразоб-
щенными створками. Отмечены ядра кинеркеллин в прижизненном положении. Остатки усоногих представлены отпечатками и слепками преимущественно боковых табличек, реже встречаются брюшные и спинные, изредка - неразъединенные боковые и брюшные. Хитиновое вещество табличек не сохранилось, как не сохранилось и известковое вещество раковин двустворчатых моллюсков. Количественно преобладают двустворки, составляющие 75% всего числа собранных остатков.

Родовой и видовой состав двустворчатых моллюсков очень бедный: *Kinerkaella balakchonskiensis* (Rag.), *Kinerkaellina imitabilis* Khalf., *Angarodon kumsassiensis* Rag., *Mrassiella* sp. В небольшом количестве присутствует детрит (отпечатки) более крупных раковин. Кинеркеллы и кинеркеллины составляют 60% числа двустворок, ангародоны - 32%, неопределимые и мрассиеллы (?) - 8%. Фауна имеет угнетенный облик, о чем свидетельствует резко обедненный состав и мелкие размеры ее компонентов. По очертаниям и метрическим соотношениям обнаруженные двустворчатые моллюски соответствуют алыкаевским формам основной территории Кузнецкого бассейна. Отличием является то, что завьяловские формы имеют малые размеры: для кинеркелл максимальная длина не превышает 11 мм, обычно - 7-8 мм, величина ангародонов от 2 до 7 мм. Возможно, в связи с малыми размерами не сохраняется радиальная струйчатость на ядрах кинеркелл и кинеркеллин.

Из сопутствующих организмов отмечены следы прикрепления трубочек спирорбисов на растительных остатках. Размеры их невелики - 1-2 мм.

В мелкозернистых глинистых алевролитах и аргиллитах этой пачки переслаивания отмечены тонкие горизонтальные извилистые следы ползания и ходы червей.

Таким образом, для алыкаевского комплекса Завьяловского района характерны: бедный родовой состав, мелкие размеры компонентов, захоронение на месте обитания без переноса или с переносом в пределах палеобиотопа, отсутствие массовых скоплений скелетных остатков, равномерное распределение их по слою, наличие элементов эвригалинной морской фауны - усоногих и спирорбисов.

В других районах Кузбасса алыкаевский комплекс гораздо разнообразнее (см. рис. 14). Кроме перечисленных, он содержит роды *Naiadites* Daws., *Myalinella* New., *Augea* Khalf., *Orthonaiadites* Khalf., *Amnigeniella* Bet., *Anthraconauta* Pruv., *Anthraconia* Tr. et Weir., *Mochovia* Rag. и другие менее распространенные роды.

Перекрывающие алыкаевскую свиту сильно опесчаненные отложения верхнебалахонской подсерии фауны не содержат, но в середине верхней части ее разреза в пачке переслаивания аргиллитов и алевролитов присутствуют обильные остатки двустворчатых моллюсков в усятской свите. Обнажение расположено на правом берегу речки Большой Изылы в дер. Изылинка. Разрез местонахождения (снизу вверх, в м):

1. Аргиллит черный или темно-серый, микрогоризонтальнослоистый
Видимая мощность = 6,7
2. Аргиллит черный с раковистым изломом. Содержит большое количество мелких ядер створок *Dictys* Khalf. рассредоточенных в породе, и обломки крупных раковин плохой сохранности (*Proscopievskia*?) - 0,12
3. Аргиллит алевроитовый, слабо известковистый, горизонтально-слоистый - 0,8
4. Аргиллит серый, хорошо отмученный с раковистым изломом. Содержит редкие неполные отпечатки и ядра створок крупных *Proscopievskia* sp. - 0,2
5. Алевролит мелкий, желтовато-бурый, неяснослоистый, сильно ожелезненный в верхней части - 0,5
6. Алевролит мелкозернистый, глинистый, темно-серый - 1,2
7. Аргиллит черный, крепкий, с раковистым изломом и скорлуповатой отдельностью. Содержит большое количество мелких, выпуклых, деформированных ядер створок *Dictys*, скопления которых намечают незавершенную горизонтальную слоистость - 0,2
8. Переслаивание аргиллитов и алевролитов. Многочисленные конкреционные прослой глинистого сидерита мощностью до 10 см. Верхняя часть слоя (0,5 м) сильно карбонатизирована - 2,5

Л.Л.Халфин (1950а) приводит следующий состав фауны этого района: ведущими формами являются крупные *Procopievskia gigantea* Rag. и мелкие двустворки *Dictys inflatus* Khalf., *Anthraconauta lanceolata* Rag., *A. cf. flagitiosa* Rag., *Procopievskia cf. longissima* Khalf., *Abiella cf. ussovi* Rag., *Mrassiella* sp.

В непосредственной близости к Завьяловскому району (восточнее его) по левому берегу речки Бормотушка у дер. Титовой А.Н. Волковой найдена фауна двустворок в пачке переслаивания аргиллита и алевролита с частыми сидеритизированными прослоями до 3 см мощностью. Трешинки в сидерите заполнены кальцитом. Слой с фауной подстилается черным аргиллитом со скорлуповатой отдельностью мощностью 1 м. Аргиллит, содержащий остатки двустворок, имеет мощность 0,15 м, он темно-серый, без заметной слоистости. Фауна распределена по слою, образуя небольшие скопления. Мелкие ядра и отпечатки расположены в нижней части, крупные — в верхней. В кровле слойка с фауной — конкреционный прослой сидерита мощностью 5 см. Выше залегает аргиллит темно-серый, хорошо отмученный, горизонтально-слоистый, с плитчатой отдельностью. Отсюда нами определены *Procopievskia gigantea* Rag., *Procopievskia* sp., *Anthraconauta lanceolata* Rag., *Anthraconauta* (?) (?) *flagitiosa* Rag., а также *Dictys inflatus* Khalf., *Abiella ussovi* Rag., *Mrassiella* sp. Кроме того, присутствуют остракоды (9 мелких скоплений), иногда лежащие прямо на ядрах двустворок. Много раковинного детрита. Преобладают крупные (40 мм) обломки раковин *Procopievskia*.

Естественная выпуклость почти не сохраняется, раковины сильно уплощены. Мелкие выпуклые диктисы обычно смяты — вдавлена и собрана в складки примакушечная часть диагонального возвышения. Вещество створок иногда присутствует в виде тончайшей бурой известковой пленки.

Подобный характер имеют местонахождения усятской фауны и в других районах Кузнецкого бассейна. Так, на р. Большой Корчуган (еще восточнее, ближе к Кемеровскому району) фауна встречена в нижней части слоя аргиллита мощностью 5,5 м. Аргиллит без примеси алевролитового материала, серый, плотный, однородный. Слоистость намечается многочисленными конкреционными прослоями сидерита мощностью 5 — 10 см. Слой с фауной расположен под конкреционным прослоем и имеет мощность около 20 см, характерна скорлуповатая отдельность. Остатки двустворок очень многочисленны и располагаются по слою пятнами. Сохранность плохая. Помимо того, что все крупные раковины разломаны, часто они перекрывают друг друга и деформируются. Отсюда удалось установить многочисленные очень крупные (40–50 мм) обломки раковин *Procopievskia* sp.; на некоторых из них сохранились слабые радиальные бороздки и следы концентрических линий и морщин, а также несколько экземпляров *Abiella ussovi* Rag., *Mrassiella* (?) sp. и *Dictys inflatus* Khalf. Три последние формы отличаются маленькими размерами в пределах нескольких миллиметров. Присутствуют обломки некрупных антраконавт. Ведущим родом служит *Procopievskia*, в группу характерных входят *Anthraconauta*, *Dictys* и *Abiella*, а сопутствующих — мелкие *Mrassiella*.

Кроме перечисленных, в составе усятской фауны указывают род *Mochovia* Rag. (Рагозин, 1961), а Л.Л.Халфиным (Халфин, 1959б) описан уникальный экземпляр *Cirravus novojilovi* Khalf.

Основными чертами местонахождений фауны усятского комплекса являются: приуроченность остатков фауны исключительно к хорошо отмученным аргиллитам, несущим следы коллоидного образования (скорлуповатость, раковистый излом) и содержащим тонкораспыленное углистое вещество; присутствие конкреционных прослоев глинистого сидерита; захоронения фауны располагаются в непосредственной близости под карбонатными прослоями; в слоистых аргиллитах с отчетливыми поверхностями наслоения и в алевролитах эта фауна не встречается; имеется нечеткая группировка по крупности раковин — большая часть остатков крупных раковин сосредотачивается в верхней части прослоя с фауной; наблюдаются сгруппированные обломки раковин и единичных створок, т.е. "пятнистое" расположение в горизонтальной плоскости и равномерное распределение по слою; довольно значительное количество крупнообломочного раковинного детрита, принадлежащего наиболее крупным формам; обычный сопутствующий компонент — остракоды, иногда многочисленные.

Отличительной чертой этого комплекса является неоднократно отмеченное сочетание гигантских форм и чрезвычайно мелких.

Гигантские *Procopievskia* Rag, имеют косо-треугольные очертания с преимущественным развитием раковин по главной диагонали, макушки слабо развиты и приближены к переднему краю. Судя по фрагментам ядер створок и описаниям, раковины их были равномерно умеренно выпуклые. Главное различие между известными видами состоит в изменчивости характера брюшного и верхнезаднего краев. Мелкорослые диктисы отличались сильно выпуклой субцилиндрической раковиной с плавными сопряжениями краев. Абиеллы обладали округлой раковиной, а среди антраконавт были как развитые в длину формы, так и округлые, у которых длина и высота примерно равны.

Ерунаковский и Терсинский районы

На территории этих районов широко развиты верхнепермские отложения кольчугинской серии. Разрез ее охарактеризован кольчугинским комплексом фауны, в котором ведущую роль играют роды *Anthraconauta* Pruv., *Abiella* Rag., *Microdontella* Leb., *Concinella* Pogor, а в нижних частях разреза *Neamnigenia* Khalf. и *Palaeonodonta* Amal. Фаунистически охарактеризованы все свиты. Часты массовые скопления двустворок, хотя по разрезу и на площади фауна распределяется неравномерно. Имеющийся у нас материал позволяет проследить распределение фауны по разрезу кольчугинской серии Ерунаковского района, начиная с верхней части казанково-маркинской свиты (рис. 16).

В 0,6 м над пластом 11 в глинистом темно-сером алевролите по слоистости рассредоточены выпуклые раковинки микродонт, сопровождаемые обломками антраконавт. Отмечены они и на поверхности железисто-карбонатных конкреций. В нижней части слоя очень много растительного детрита.

В усатской свите фауна встречена над пластом 19 в темных неяснослоистых аргиллитах, содержащих множество прослоев мелких сидеритовых конкреций. Здесь встречаются крупные выпуклые антраконавты из группы *Anthraconauta pseudophilipsii* в прижизненном положении, сцементированные в сидеритизированный прослой аргиллита. По слоистости располагаются мелкие ядра и отпечатки округлых раковин абиелл. В нескольких метрах выше в прослое аргиллита мощностью 0,1 м встречаются обломки крупных палеонодонт. Над пластом 21 отмечены мелкие микродонтеллы, антраконавты и рассредоточенные в сером аргиллите остракоды.

В ленинской свите ерунаковской подсерии фауна встречена в интервале пластов 39-41. Здесь присутствуют мелкие редкие микродонтеллы и антраконавты, сопровождаемые остракодами. Органические остатки распределены по слою или образуют пятнистые скопления на поверхностях наслоения. Часто встречаются внешние ядра раскрытых раковин и створок с неполностью разложившимся веществом раковин. В кровле пласта 49 в буровато-серых алевролитистых слабо известковистых аргиллитах (2 м) в массовых количествах присутствуют абиеллы, микродонты, антраконавты, а также отмечены формы, напоминающие мрассиеллы и палеонодонт. Сохранность различная. Преобладают ядра створок, иногда неразобщенных, располагающиеся на поверхностях наслоения в лежачем положении, параллельно наслоению. С поверхности часто ожелезнены. В 17,5 м над пластом 49 в полуметровом прослое почти черного аргиллита отмечено массовое захоронение крупных (до 30 мм) антраконавт, антраконав и абиелл. (до 17 мм). Остатки двустворок располагаются как на поверхностях наслоения, так и распределены по слою, много ядер неразобщенных створок (раскрытых раковин). Непосредственно выше слоя с крупными для кольчугинской фауны двустворками располагается слой серого аргиллита мощностью 2,3 м, в котором встречаются только мелкие и очень мелкие (первые миллиметры) микродонтеллы, располагающиеся на отдельных поверхностях наслоения. В кровле этого слоя с мелкой фауной залегает слой листоватого аргиллита с отпечатками полуразложившихся раковин абиелл. Очень большое количество фауны отмечено в кровле пласта 53, где массами сгружены раковинки антраконавт, в заметных количествах присутствуют абиеллы и концинеллы, но большинство остатков деформировано, вдавлено друг в друга и не поддается определению. Последнее местонахождение фауны, встреченное нами в эталонном разрезе, также приурочено к ленинской свите и находится в 9 м выше пласта 59. В сером бескарбонатном аргиллите встречаются расположенные

пятнами на поверхностях наложения концинедлы и абиеллы, сопровождаемые ракушечным боем. Ядра и отпечатки сильно уплощены, покрыты чехлом гидроокислов железа.

Таким образом, в разрезе встречаются слои с относительно крупной фауной, многочисленной и разнообразной, слои с многочисленной очень мелкой фауной, сосредоточенной на очень малых интервалах (0,1–0,2 м) и слои с двустворками средних размеров и достаточно разнообразного состава.

В грамотеинской и тайлуганской свитах в этом разрезе фауны не встречено. Только в районе Усть-Нарыка в нескольких метрах ниже контакта с отложениями триасового возраста в сером аргиллите, распадающемся на плитки с неровной раковистой поверхностью, в больших количествах встречаются некрупные антраконавты (12–16 мм), многочисленные микродонтеллы и абиеллы. В этом местонахождении нет раковин с сохранившимся веществом створок, присутствуют только внешние ядра, рассредоточенные по слою и не сгущивающиеся на поверхностях наложения, но обильные.

В разрезе расположенного восточнее Терсинского района общая последовательность распределения фауны и характер захоронений сохраняются. Отличие заключается в том, что обильные остатки фауны содержатся по всему разрезу ерунаковской подсерии, включая грамотеинскую и тайлуганскую свиты.

Органическими остатками богаты тонкообломочные и глинистые породы. С алевролитами чаще связаны последние скопления флоры, особенно на юге района. Фауна, как и в других угленосных отложениях, обычно заключена в аргиллитах. Подробно фауна Терсинского района изучена Ю.С.Папиным (1968), который приводит следующее ее распространение по разрезу ерунаковских отложений:

1. Нижняя часть ленинской свиты (до пласта 48) – горизонт с угнетенной фауной.
2. Интервал пластов 49–55 – горизонт с преобладанием антраконавт средних и крупных размеров, сопровождаемых микродонтеллами и микродонтами, а также остракодами.
3. Между пластами 55–67 (верхняя часть ленинской и нижняя часть грамотеинской свиты) располагается горизонт с преобладанием микродонт, помимо которых в заметных количествах присутствуют антраконавты и абиеллы, различных размеров, преимущественно средних и крупных.
4. Между пластами 67–80 размещается горизонт с антраконавтами – суммитовый, по имени выделенного Ю.С.Папиным из рода *Anthraconauta* подрода *Summita*. Антраконавты средних и мелких размеров, сопровождаются абиеллами.
5. Выше пласта 80 выделяется концинедловый горизонт, характеризующийся обилием крупных *Concinella*, выделенных В.В.Погоревичем из рода *Abiella* в самостоятельный род. Совместно с ними найдены обильные остатки филлопод. Другие двустворки встречаются редко. По нашим наблюдениям, присутствуют мелкие антраконавты, иногда образующие заметные скопления. В целом такая схема не вызывает возражений, хотя число выделенных новых подродов и видов несколько настораживает.

Отметим, что чаще совместно встречаются преимущественно раковины одинаковых размеров – крупного – более 10 мм, или мелкого – 4–6 мм. Наблюдается преимущественная приуроченность крупных двустворок – особенно палеоанадонт и антраконавт – к нижней части разреза. В грамотеинской свите часты раковины мелкого и карликового размера. В тайлуганской же свите многочисленные крупные концинедлы сочетаются с мелкими антраконавтами. Для этой части разреза характерно обилие филлопод, примешивающихся к захоронениям двустворок или дающих самостоятельные захоронения. В береговом обнажении на р.Томь близ Бабьего камня в 10 м ниже контакта с мезозойскими отложениями имеется слой серого аргиллита с конкреционными алевролитовыми прослоями. Аргиллит буквально переполнен остатками филлопод, расположенными на поверхностях наложения. Раковинки крупные, особенно хорошей сохранностью отличаются они в конкрециях. В плитчатом же алевролите (верхняя часть слоя) на поверхностях наложения отмечено присутствие и филлопод и мелких двустворок.

В южной части района по всему разрезу распространены более мелкие двустворки, чем в северной. Сохранность раковин обычная для кольчугинской фауны – часты внешние ядра, но во многих случаях сохраняется известковое вещество створок, сильно перекристаллизованное, иногда окрашенное гидроокислами железа. Также отмечены пиритизированные раковины. Остатки фауны преимущественно уплощены, только сидеритизированные ядра дают представление о нормальной выпуклости.

Типы захоронения, свойственные тем или иным частям разреза, показаны на рис. 17 (см. графу "Ориентировка в породе"). Очень распространены спорадические захоронения на поверхностях наложения, чередующиеся с пятнистыми скоплениями. Последние иногда переходят в образования типа ракушняка (кровля пласта 54). Довольно часто, особенно в ленинской свите, отмечается захоронение двустворок - чаще микродонтелл и абиелл - в прижизненном положении. Обычно это единичные экземпляры, расположенные в том же слое, где на поверхностях наложения лежат ядра раскрытых и нераскрытых раковин.

Скопления в виде пятен встречаются в разных частях разреза, но чаще в нижней. При этом в одних слоях скапливаются крупные раковины, в других - преимущественно раковинный детрит. Иногда раковинный детрит располагается между раковинами, обозначая след микропотока.

Форма сохранности может изменяться на очень коротких расстояниях по вертикали (3-7 мм), что, возможно, связано с сезонными изменениями количества осаждающегося материала.

В отличие от захоронений балахонской фауны, кольчугинские двустворки часто встречаются в тонкослойных (вплоть до листоватых) аргиллитах, располагаясь иногда буквально на каждой поверхности наложения. Но наиболее крупные из них все же приурочены к неяснослойным аргиллитам и, реже, глинистым алевролитам. Гораздо чаще, чем в балахонской серии, присутствуют раковины с сохранившимся веществом створок, сильно перекристаллизованным гранулированным и ожелезненным. Это особенно характерно для массовых захоронений. Гранулированная кальцитовая скорлупа очень непрочна и рассыпается при прикосновении, так что этот вид сохранности для изучения неблагоприятен.

Отличительной особенностью кольчугинской фауны является массовое развитие родов двустворок с округлой формой раковин - *Abiella*, *Microdontella*, *Concinella*. В больших количествах присутствуют скошенные раковины *Anthraconauta*. Удлиненные крупные раковины *Palaeonodonta*, *Neamnigenia* и *Anthraconautia* встречаются преимущественно в нижней части разреза. (Подробно фауна кольчугинской серии охарактеризована в работах: Рагозин, 1931, 1939, 1955а; Федотов, 1937а,б, 1938; Халфин, 1938, 1939, 1950а,б,в, 1965в; Бетехтина, 1954, 1956, 1959, 1960, 1962, 1966а,б, 1967а,б; Белова, 1956; Папий, 1966, 1968; Лебедев, 1944. Литолого-стратиграфическая и палеогеографическая характеристика дается в следующих работах: Радченко, 1933, 1935; Яворский, Радченко, 1934; Брунс, 1940; Ботвинкина, 1953; Наливкин, 1953; Яворский, 1957; Бетехтина, Казанский, 1959; Бетехтина, Халфин, 1959; Беленко, 1962; Белянин, Бочковский, 1962; Бетехтина, 1962; Сендерзон, 1962; Сендерзон, Козлов, 1962; Чандра, 1965.)

Двустворкам всех родов кольчугинской фауны свойственна большая индивидуальная изменчивость, о чем говорит также огромное число видов, насчитываемое ныне в ее составе (рис. 18; см. рис. 13). По мнению автора (Иванова, 1966, 1969б), часть видов этой фауны является экологическими формами. Сопутствующими организмами являются остракоды и филлоподы, количество последних особенно велико в верхней части разреза кольчугинской серии. Присутствуют остатки насекомых и, иногда, чешуя рыб. По разрезу и на площади, как видно из наших наблюдений и многочисленных литературных данных, комплексы угнетенной и нормальной кольчугинской фауны сменяют друг друга. В наиболее угленасыщенных частях разреза двустворки отсутствуют.

Наиболее эврибионтные двустворки кольчугинской фауны широко распространены за пределами Кузнецкого бассейна. О.А.Бетехтина (1966б, 1967а,б) к таковым относит роды *Microdontella*, *Abiella*, некоторые виды *Anthraconauta*, встречающиеся на Сибирской платформе, Таймыре, в Печорском бассейне и в юго-восточном Казахстане, а также ряд других (Люткевич, 1941; Плотников, 1945; Гусев, 1951, 1954; Бетехтина, Богуш, Юферев, 1967). По нашим наблюдениям и данным О.В.Лобановой и И.С.Спасского (Зайцев, Габай, Голубовский, Поталочкин, Марьинова, 1961) некоторые представители кольчугинской фауны встречаются в кингирской свите Джекказганской впадины.

Отметим, что С.К.Чандра (Chandra, 1970) обнаружил в верхнепермских угленосных отложениях Индии (Damodar Valley) сходную с кольчугинской фауну двустворок. Среди них он указывает комплекс очень мелких *Anthraconauta* (5-8 мм), со-

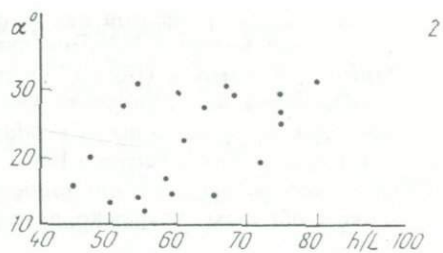
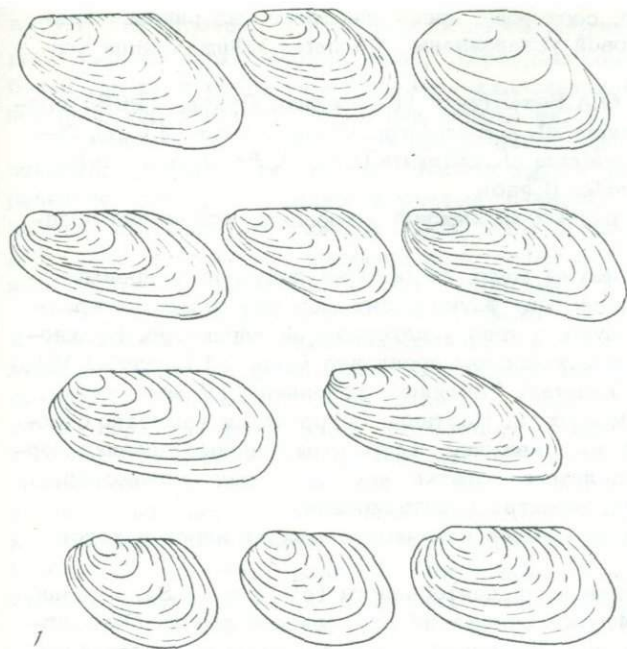


Рис. 18. Формы раковин антраконавт (1) кольчугинской серии (по материалам Л.Л.Халфина) и их метрические соотношения (2)

проводимых многочисленными остатками растений, и приуроченный к другому горизонту комплекс более крупных (10-20 мм). Присланный С.К.Чандра небольшой каменный материал убеждает, что породы, распределение в них фауны и сохранность последней сходны с таковыми из Кузнецкого бассейна.

Горловский бассейн

В Горловском бассейне (рис.19) палеонтологически охарактеризована практически безугольная часть разреза, охватывающая острогскую и нижнебалахонскую подсерии и промежуточную свиту.

Комплекс фауны острогской подсерии достаточно разнообразен и носит явно морской характер. Здесь встречаются брахиоподы, иглокожие, гастроподы, двусторчатые моллюски, кольчатые черви-трубкожилы. По сравнению с отложениями морского нижнего карбона состав фауны несколько обеднен за счет исчезновения кораллов и резкого снижения количества иглокожих. В разрезе повышается роль терригенных пород. Вмещающей породой обычно служат алевролиты известково-глинистые и глинистые, реже - аргиллиты известково-алевролитовые и известняки. В известняках фауна расположена беспорядочно, в аргиллитах и алевролитах - параллельно слоистости. Часто раковинный детрит является фактором, обуславливающим текстуру. Крупные скопления редки. Фауна известна в различных частях бассейна, преимущественно по восточному крылу, из обнажений и скважин. Одно из местонахождений на р.Выдрихе приурочено к стратотипичному разрезу острогской свиты и находится в средней части верхней половины разреза. Здесь, на правом берегу реки, канавой на бровке склона вскрыт слой серого глинистого алевролита, с поверхности осветленного и окрашенного гидроокислами железа в светлые ржаво-желтые тона. Порода разбита трещинами и распадается на угловатые плитки толщиной 1-3 см. Ядра мелких двусторок и гастропод расположены параллельно наслоению. Основную же массу обнаруженной здесь фауны составляют крупные гастроподы, ядра которых встречаются во множестве и ориентированы различно, в том числе и верхушкой вверх, т.е. сохраняя прижизненное положение. Размеры их различны - от 1 до 5-7 см. Раковины не сохранились. Обычно встречаются внутренние ядра, лежащие свободно в полости, образованной отпечатком внешней поверхности раковин. Изредка встречаются членики морских лилий и раковинки некрупных брахиопод. Кроме того, отмечается большое количество ходов илоедов,

располагающихся параллельно слоистости. Ходы мелкие (1-2 мм в поперечнике), уплощенные. Встречаются скопления, состоящие преимущественно из раковин брахиопод, среди которых Р.Н.Бенедиктовой установлены *Chonetes schumardianus* Kon., *Neospirifer cf. kumpani* (Rotai) и др.

Из обнажения на р.Шипунике (юг) О.А.Бетехтиной (Бетехтина, Сухов, 1968) среди двустворок определены *Pseudamusium cf. purvesi* Dem., *P.auriculatum* (M'CoY), *Palaeolima* sp., *Leda cf. kumpani* Fed., *Posidonia cf. corrugata* (Ether.), *Polidevcia stella* (M'CoY), *Anthraconeilo cf. anthraconeiloides* (Chao).

Таким образом, комплекс двустворчатых моллюсков острогских отложений представлен морскими родами.

В отложениях мазуровской свиты фауны мало, ее остатки приурочены преимущественно к верхней части разреза. По составу фауна носит морской облик, но крайняя редкость и бедность свидетельствуют о явно угнетенном ее характере. Брахиоподы, встреченные в темно-сером известковистом аргиллите (скв. 317, глуб.135), принадлежат к эвригалинному роду *Chonetes*. Раковинки невелики (17 мм), тонки. Ориентированы по слабо заметной слоистости. Частично сохраняется вещество створок. Присутствуют обломки. В той же скважине встречены неясные членики морских лилий и очень мелкие неопределимые остатки двустворчатых моллюсков. Темный аргиллит, заключающий фауну, заметно пиритизирован.

В пачках переслаивания отмечено небольшое количество мелких норок и ходов роющих организмов.

На фоне большого количества следов жизнедеятельности (см. рис.7, 8) особенно разительна чрезвычайная бедность фауной отложений алыкаевской свиты. Пока известно только местонахождение близ дер. Шадриной, где С.В.Суховым в аргиллите алевроитовом были собраны ядра и отпечатки раковин не крупных двустворок, определенных О.А.Бетехтиной (1968, Бетехтина, Сухов) как *Amnigeniella kumsassiana* (Rag.) и *Mrsasiella magniforma* Rag. Остатки плохой сохранности уплошены, со слабо выраженной скульптурой. Расположены параллельно слоистости. Состав осадков и характер среды осадконакопления, видимо, были неблагоприятны для захоронения и сохранения скелетных остатков. Только в верхней части разреза алыкаевской свиты, в мощной пачке аргиллитов встречаются обильные остатки раковин (ядра, отпечатки).

Остатки фауны располагаются параллельно слоистости, не образуя крупных скоплений. Сохранность очень плохая, что связано с сильной измятостью и рассланцеванием аргиллитов. Поскольку плоскость рассланцевания расположена под углом к слоистости, остатки двустворок раздроблены и смещены. Фауна сохраняется в виде сильно уплощенных внешних ядер и отпечатков. Рассматривая уцелевшие фрагменты, можно заключить, что это были крупные (80-100 мм) тонкостворчатые моллюски с равномерно выпуклыми створками, овальной или эллипсоидальной формы, с маленькими макушками, широкоокругленными передним и задним концами. Скульптура представлена частыми, четкими, тонкими концентрическими линиями. Судя по глубине бороздок, перисторакм был грубый, толстый. По общему облику эти двустворки, видимо, походили на современных анадонт. Из-за плохой сохранности дать их полное описание и определение не представляется возможным. Поэтому в составленных нами таблицах распределения фауны по разрезам они отмечены как неопределимые.

Промежуточная свита Горловского бассейна содержит необычный для угленосных отложений своеобразный комплекс двустворчатых моллюсков, известный как горловский.

Руководящими родами горловской фауны являются местные роды *Yavorskiana*¹ (Fed.) Rag. и *Aenigmosopcha* R.Веп. За пределами Горловского бассейна они не встречены; известна лишь одна уникальная находка *Yavorskiana skokii* (Fed.) в ишановской свите Кемеровского района Кузнецкого бассейна. В массовых количествах в нижней части свиты встречаются *Modiolopsis* Hall, в заметных количествах присутствуют *Goniophora* (?) Phill. и *Pseudemondia* Fisch. Гораздо реже обнаруживаются очень крупные раковины двустворок из рода *Taimyria* Lut. Перечисленные дву-

¹ Новое название рода вместо "*Yavorskiella*" предложено Л.А. Рагозиным в 1961 г.

створки имели толстостенные раковины. Яворскианы и энигмоконхи при умеренной выпуклости отличаются грубой радиальной ребристостью: скульптура тройственная – различная на верхнезаднем поле, переднем конце и диагональном возвышении. Наиболее мощные ребра приурочены к диагональному возвышению, узкое верхнезаднее поле несет нежные ребра или лишено их.

Концентрическая скульптура представлена широкими плоскими кольцами, разделенными узкими бороздками. *Taimyria* имеют резкие изогнутые вперед концентрические ребра, а гладкостворчатые раковины *Goniophora* и *Pseudedmondia* отличаются выпуклостью створок. При этом раковины гониофор несут мощный острый киль в области диагонального возвышения, а псевдоэдмондии имеют крупные выпуклые загнутые вперед макушки.

Таким образом, внешний облик фауны свидетельствует о приспособлении ее к обитаниям в условиях повышенной гидродинамики на прибрежном мелководье. Местообитания располагались неподалеку от мест захоронения, так как довольно часто встречаются ядра раковин. Обычная форма сохранности – отпечатки и ядра створок. Ядра, возможно, внутренние, поскольку скульптура ядер и отпечатков (особенно у энигмоконх) различна: более резкая ребристость проявляется на ядрах. Однако ядра не несут следов внутреннего строения раковин и на них часты следы прирастания спирорбисов. Последние прирастали к наружной поверхности створки, образуя цепочку вдоль нижнезаднего края (табл. VIII, фиг. 4). Подобное "гирляндовое нарастание" свидетельствует о поселении спирорбисов на раковинах живых моллюсков (Геккер, 1935).

Вмещающей породой для этой фауны служат мелкозернистые песчаники и алевролиты. Примечателен сам по себе факт нахождения массовых скоплений двустворок в таких относительно грубых породах, тогда как обычно фауна в угленосных отложениях Кузнецкого, Минусинского, Карагандинского, Донецкого и других бассейнов заключена в аргиллитах и, очень редко, в глинистых алевролитах.

Для примера рассмотрим расположение остатков фауны в разрезе "пелещиподовых" слоев, вскрытых канавой 11 близ дер. Шадрино (рис. 20). Здесь наблюдается следующая картина (снизу вверх, мощность в м):

- 1а. Алевролит мелкопесчаный, переполненный ядрами створок *Modiolopsis*, лежащими параллельно плоскостям наслоения 0,1–0,05
- 1б. Песчаник мелкозернистый с бесчисленными ядрами створок энигмоконх, лежащих по слоистости, перекрывая друг друга, выпуклой стороной вверх. В плоскости наслоения ориентировки нет, создается своеобразная мозаика. Встречаются единичные ядра псевдоэдмондий. Макушки и края ядер обломаны, частично при захоронении, частично при последующих диагенетических и более поздних изменениях породы. Внешне порода представляет собою как бы ракушечник с полностью растворенными створками. Видимо, крупные тяжелые раковины энигмоконх в условиях постоянного взмучивания располагались по принципу плотнейшей упаковки, создавая волноустойчивую поверхность, а более мелкие раковинки модиолопсисов проваливались вниз, отсортировываясь таким образом по размеру 0,1–0,15
- 1в. Песчаник алевроитовый без фауны 0,05–0,1
- 1г. Песчаник алевроитовый с крупными выпуклыми ядрами псевдоэдмондий, залегающих в два-три ряда 0,15
- 1д. Алевролит песчаный, местами переходящий в песчаник мелкозернистый. На протяжении всей мощности слоя фауна встречается в массовых количествах, сгущиваясь по плоскостям наслоения в виде "ракушечной мостовой". Обилие фауны создает практически горизонтальную слоистость песчано-алевролитового слоя. Порода разбивается на плитки толщиной 5–10 см, верхняя поверхность которых – сплошные, часто многослойные скопления ядер разобщенных створок, ориентированных выпуклостью вверх, а нижняя – преимущественно отпечатки.

Чаще всего наблюдается смешанный ориктоценоз, состоящий (на одной из поверхностей) из *Yavorskiana* – 73%, *Aenigmo-*

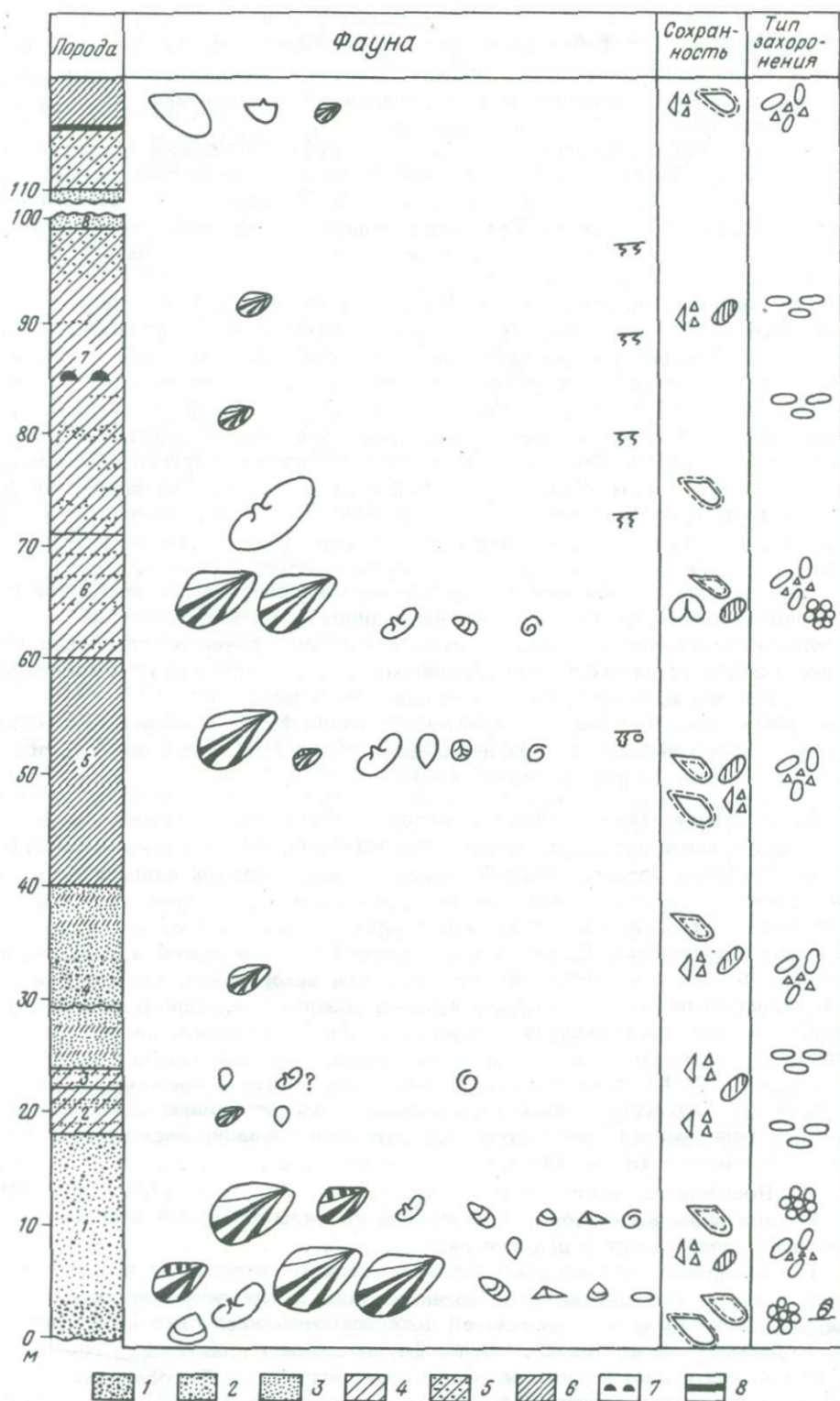


Рис. 20. Разрез промежуточной свиты по канаве 11 у с.Шадрино

1 - песчаник мелкозернистый, 2 - алевролит песчаный, 3 - алевролит крупнозернистый, 4 - алевролит мелкозернистый; 5 - алевролит глинистый, 6 - аргиллит, 7 - сидерит. Цифры в колонке - номера слоев, отвечающие описанию в тексте. Условные обозначения фауны см. на рис.14

| | |
|---|------|
| <i>concha</i> и <i>Pseudedmondia</i> по 12,4%, крупные <i>Taimyria</i> ¹ , <i>Modiolopsis</i> 1-2%. В верхней части слоя встречаются единичные ядра <i>Lithophaga</i> в прижизненном положении (табл. II, фиг.5) | 17,5 |
| В целом этот слой (включая 1а-1g) является первым фаунистическим слоем О.А.Бетехтиной (Бетехтина, Сухов, 1968) с фауной горловского типа, Общая мощность слоя | 1-18 |
| 2. Алевролит серый с прослойками песчаника. Содержит раковины и обломки преимущественно яворскиан | 4 |
| 3. Аргиллит алевритовый светло-серый. По наслоению расположены обломки гладкостворчатых крупных раковин со следами прирастания спирорбисов | 1,5 |
| 4. Чередование алевролитов, песчаников мелкозернистых и тонких прослоек аргиллита. Наблюдаются мелкие размывы | 16 |
| 5. Аргиллит, местами сильно алевритовый, серый, распадающийся на тонкие плитки | 20 |

В этой пачке (слои 2-5) наблюдается относительное уменьшение количества фауны. Ее состав изменяется в зависимости от вмещающих пород: в песчано-алевроитовых слоях в массовых количествах встречаются относительно груборебристые яворскианы, а в аргиллитах преобладают гладкостворчатые формы. Характер распределения фауны в алевролитах и аргиллитах также различен: если в алевролитах мы встречаем массовые последние скопления, разделенные прослойками обычно массивных алевролитов или песчаников, то в аргиллитах остатки фауны распределяются более или менее равномерно параллельно слоистости. Основная масса фауны в аргиллитах представлена гладкостворчатыми раковинами с тонкими четкими линиями роста. Преимущественно это внешние ядра и отпечатки плохой сохранности, вторично раздробленные и смещенные в силу общей перемятости мягких глинистых пород. Довольно много здесь и яворскиан с более тонкой скульптурой, чем в алевролитах. В одном из аргиллитовых прослоев из общего количества обломков ребристых и гладкостворчатых форм примерно 65% приходится на гладкостворчатые. В глинистых породах чаще наблюдаются следы прикрепления спирорбисов на ядрах створок, что, видимо, связано с формой сохранности и способностью глин передавать тонкие детали. Единично встречаются представители рода *Juania* - мелкие округлые двустворки с веерообразным расположением валикообразных ребер. Их скульптура резко отлична от тройственной скульптуры энигмоконх и яворскиан.

6. В средней части пеллециподовых слоев (см. рис.20) в светлых горизонтально-слоистых алевролитах снова наблюдаются массовые скопления остатков двустворок, обуславливающие плитчатость вмещающих пород. Алевролиты этого слоя значительно отличаются от пород нижней части разреза (слой 1), где преобладают крупнозернистые песчаные алевролиты и мелкозернистые песчаники с плитчатым сложением и часто проявляющейся косой пологой или слегка волнистой слоистостью. Слой 6 сложен алевролитами преимущественно мелкозернистыми с тонкой и микрогоризонтальной слоистостью (слойки до 1 мм); слоистость параллельная, поверхности наслоения гладкие и ровные. Микрогоризонтально-слоистые алевролиты сочетаются с прослойками (5-10-15 см) массивных алевролитов. Внутри последних и заключены скопления фауны, представляющие собой ракушняк, сложенный полными ядрами закрытых раковин.

Гидродинамические условия среды осадконакопления этих слоев (1 и 6) были различны. Алевролиты слоя 6 отлагались в более спокойных условиях, чем породы нижней части разреза. Алевролиты, содержащие фауну, иногда грубопористы за счет выщелачивания разобленных створок, лежащих по слоистости.

¹ Присутствие рода *Taimyria* дало основание О.В.Лобановой (1966) предположить существование "общего морского бассейна, связанного трансгрессией, проходившей к западу от р.Енисей и достигавшей Горловского бассейна" (стр. 65) от Норильского района.

Фауна этого слоя характеризуется более мелкими размерами (20–40 мм) и более однородным составом. Руководящими здесь являются яворскианы (90%), другие двустворки встречаются редко: энигмоконхи (1–2%), псевдоэдмондии (4%), единичные мелкие таймырии (1%) и сангвиолитесы (табл. Ш, фиг. 8). Груборебристые формы яворскиан отсутствуют, видовой состав становится более однообразным. Подавляющую массу составляют нежноребристые, кососердцевидные, сильно развитые в высоту яворскианы. Обедняется и родовой состав – исчезают гонофофы, модиолопсисы, литофаги и крупные таймырии 10

7. Аргиллит алевроитовый серый тонкогоризонтально-слоистый и микро-слоистый, при выветривании рассыпающийся в плоскую остроугольную шенку. Встречаются линзовидные (2 см мощностью) прослои алевролита и мелкозернистого песчаника, очень крепкого и сильно железненного, а также сидеритовые конкреции. Фауна распределена по слою и представлена обломками крупных гладкостворчатых раковин, среди которых присутствуют псевдоэдмондии. Многочисленные ходы и следы ползания червей (1–2 мм) имеют железненные стенки и заполнены светлым мелким олопо глинистым алевролитом 30

8. Песчаник мелкозернистый с прослойками алевролита и неясными редкими обломками раковин. Сильно железнен по трещинам и слоистости. Видимая мощность 11 м.

Надо отметить, что светлая окраска пород не является первичной. В тех же частях разреза скважинами вскрываются очень темные до черных аргиллиты и глинистые алевролиты. Песчаники и алевролиты также оказываются более темными.

Верхняя часть разреза вскрыта скважинами. Преобладают глинистые породы, обогашенные обугленным растительным веществом, очень темные. В аргиллитах встречаются крупные удлиненные, тонкостворчатые раковины с концентрической скульптурой. Среди них О.А.Бетехина (1966б) ¹ отмечала *Anthraconauta tenuicostata* Ben., *Mochovia obliquilingualis* (Ben.), *Mrassiella gigantea* Khalif., характерных для промежуточной свиты Кемеровского района Кузбасса. В этой части разреза изредка встречаются и тонкостворчатые яворскианы, и единичные расплюснутые энигмоконхи, обычно образующие изолированные захоронения. Характерны крупные размеры раковин, предположительно относимых к антраконавтам (100 мм и более). Фауна обычно расположена по слоистости; на поверхностях наложения раковины часто ориентированы по удлинению. Так как аргиллиты заметно рассланцеваны, то остатки фауны сильно деформированы, – расплюснуты, раздроблены, измяты. Частично сохраняется известковое вещество створок в виде тончайшей светлой пленки. Местами ядра двустворок инкрустированы пиритом.

Таким образом, в разрезе промежуточной свиты выделяются три связанных между собой горизонта с фауной двустворчатых моллюсков: 1) горизонт с типичной горловской фауной, приуроченный к алевролитам и песчаникам нижней части разреза и содержащий наиболее разнообразный комплекс двустворок; 2) горизонт средней части свиты, содержащий обедненную горловскую фауну, характеризующуюся исчезновением наиболее мористых компонентов и массовым развитием однообразных тонкостворчатых тонкорребристых яворскиан; 3) горизонт верхней части свиты, где преобладают гладкостворчатые двустворки родов антраконавта, мрассиелла и мховия, сгруппированные послойно в аргиллитах и глинистых алевролитах.

На площади также заметны некоторые различия. В юго-западной части месторождения фауна связана с наиболее песчанистыми разностями пород, образует массовые многослойные захоронения и содержат наиболее груборебристые и толкостворчатые формы. В северо-восточной части роль песчаных пород понижается, преобладают

¹ Позднее О.А.Бетехина (Бетехина, Сухов, 1968) выразила сомнения в принадлежности данных форм к упомянутым родам, но описание горловских форм и новое название ей даны не были. Поэтому здесь сохранены прежние наименования.

глинистые алевролиты и аргиллиты. Остатки раковин группируются пятнами на поверхностях наслоения или равномерно распределяются по слою. Ведущими становятся гладкостворчатые формы. Очень часто встречаются чрезвычайно развитые по длине, узкие, выпуклые раковины, возможно, — это деформированные остатки двустворок известных родов.

Наиболее массовым родом в составе горловской фауны является *Yavorskiana*, раковины которой обнаруживают значительную изменчивость. Очертания их изменяются от изометричных округлых до сильно развитых в длину, высоту или, реже, по главной диагонали (рис.21). Изменчива также и степень выразительности радиальноребристой скульптуры створок, находящейся в тесной связи с гранулометрическим составом и текстурой вмещающих фауну пород. В составе рода насчитывается девять видов (Бетехтина, Сухов, 1968). Более устойчивы очертания раковин энigmatоконх и псевдоэдомондий. Изображения некоторых представителей фауны Горловского бассейна приведены на табл. II, III.

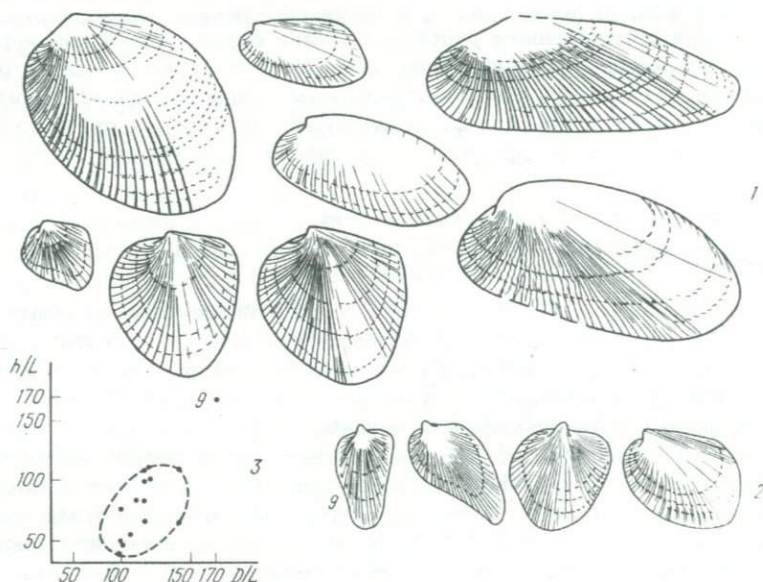


Рис. 21. Изменчивость формы раковин яворскиан

1 — из песчаников основания промежуточной свиты, 2 — из алевролитов средней части той же свиты, 3 — метрические соотношения. Цифра 9 показывает положение экземпляра 9 из фиг. 2.

Остатки фауны в отложениях ишановской свиты обнаружены только на юге бассейна близ дер. Шадриной в 13 м выше первого угольного пласта. Эту фауну описал и определил Л.А.Рагозин (1939б), который позднее (Рагозин, 1961б) дал следующий список: *Anthraconauta gorloviensis* Rag., *A.schadriniensis* Rag., *Mrassiella gorlovskia* Rag., *M.ussiatensis* Rag., *Yavorskiana lingualis* (Ben.).

Фауна представлена ядрами створок неполной сохранности и отпечатками, расположенными параллельно наслоению вмещающего ее черного аргиллита совместно с обильными остатками флоры. Раковины этих двустворок отличаются большими размерами и слабой выпуклостью, последнее связано с расланцованностью аргиллитов, благодаря чему остатки раковин расплюснены. Несколько лучше сохраняются мрассиеллы, характеризующиеся более грубой концентрической скульптурой. Мощность слоя с фауной 0,5 м.

Промышленно-угленосные отложения ишановской и кемеровской свит, как и отложения усятской свиты, фаунистически не охарактеризованы. Широкое развитие торфяных болот и застойных водоемов, переполненных разлагающимся растительным детритом, очевидно, делали невозможным существование в них двустворок. А если по-

следние и могли кое-где существовать, то условия захоронения не благоприятствовали сохранению скелетных остатков

В кузнецкой свите найдены немногочисленные представители рода *Abiella* (Бетехина, Сухов, 1968), входящего в пресноводный кольчугинский комплекс фаун.

Анализируя распределение фауны по разрезу Горловского бассейна, мы прослеживаем последовательное изменение комплексов фауны и условий осадконакопления во времени от морских до континентальных. Чрезвычайно показателен ход смены комплексов, порядок выбывания компонентов и появления новых форм, возрастание роли двустворок вверх по разрезу. Обильная и разнообразная фауна раннего карбона сменяется обедненным комплексом морских организмов острогского времени. Фауна среднекарбонного времени (мазуровская свита) имела угнетенный облик: очень бедный состав, малочисленность и мелкие размеры входящих в нее двустворок и брахиопод. Еще более бедным, качественно и количественно, составом фауны характеризуется позднекарбонное время (алыкаевская свита), когда главным компонентом фауны стали двустворки. Морские компоненты отсутствовали; в породах наблюдается большое количество следов жизнедеятельности роющих организмов. Необыкновенно богатая количественно при ограниченном родовом составе фауна двустворок характеризуется раннепермские отложения. Этот комплекс полуморской фауны вверх по разрезу постепенно обедняется, сменяясь солоновато-водным и пресноводным. Кроме изменений в составе фауны следует отметить, что в глинистых породах свит, содержащих морскую фауну, обнаружен монтмориллонит. Количество его убывает вверх по разрезу.

Белозерское месторождение

В изученной части разреза фауна отмечена в аргиллитах близ угольных пластов 11, 12, 14, 16, 17 и 18 (рис.22). В белоярской свите (до пласта 16) большое количество остатков двустворок имеется в аргиллитах между пластами 11 и 12. Аргиллиты серые или светло-серые, в случае высокого содержания тонкораспыленного углстого вещества - темно-серые и черные. Слоистость очень тонкая до микрослоистой, не вполне правильная, отчетливо проявляется в случае послойного расположения растительного и раковинного детрита. При ударе аргиллит раскалывается по слоистости на тонкие плиточки с неровными поверхностями. Местами содержит мелкие стяжения железистого карбоната. По результатам комплексного анализа устанавливается преобладание монтмориллонита, присутствуют гидрослюда, иногда в значительных количествах - хлориты.

Остатки фауны располагаются послойно, образуя скопления, разобщенные прослойками пустых пород. Скопления могут состоять из одного слоя раковин или, реже, из двух-трех. Мощности скоплений не превышает 0,5-1 мм, так как раковины очень тонки. Ориентировки на поверхности слойков не наблюдается: удлиненные и округлые раковины в плоскости наслоения располагаются неориентированно, пятнами. К ним может быть примешан раковинный детрит, который чаще образует отдельные небольшие скопления. Иногда группируются однородные раковины, например округлые створки *Kinerkaella* или *Mrassiella*.

В составе фауны белоярской свиты преобладают представители рода *Amnigeniella*, многочисленны *Kinerkaella*, *Kinerkaellina*, *Mrassiella*, отмечены единичные *Anthraconaia* и *Augea* (?) (табл. IV; фиг. 2,3).

Из антраконавт присутствует *Anthraco-nauta hastata* Rag. Многочисленные обломки удлиненных раковин в подавляющем большинстве, видимо, принадлежат амнигениеллам.

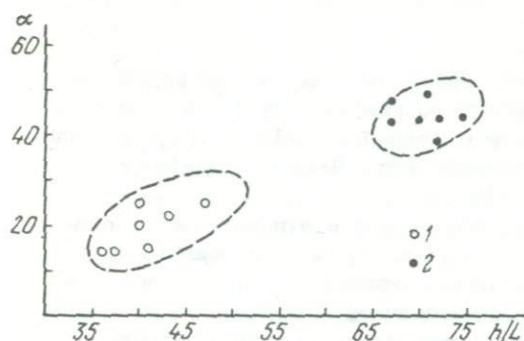


Рис. 23. Метрические соотношения амнигениелл (1) и кинеркелл (2)

Kinerkaella balakhonskiensis Rag. отличаются хорошо сохранившейся характерной радиальной струйчатостью и крупными (до 20 мм) размерами. Отпечатки мрассиелл и кинеркеллин в массовых скоплениях трудно отличимы или не отличимы благодаря уплощенности, деформации очертаний и уничтожению скульптуры. Из *Mrassiella* отмечены *M. magniforma* Rag., *M. concinna* Khalf. и мелкие мрассиеллы, сходные с *Mrassiella parva* Khalf. Этот горизонт *Amnigeniella* – *Mrassiella* – *Kinerkaella* располагается ниже 12 пласта. Кроме того, отмечено присутствие фауны близ пласта 14 и 16. В кровле последнего из темного алевролитового аргиллита определена единичная *Anthraconaia* sp.

В нарылковской свите имеется несколько горизонтов с фауной. Горизонт наиболее насыщенный фауной располагается между пластами 18 и 19, где в середине межугольной пачки находится мощный слой аргиллитов (10–12 м), в котором и обнаружена основная масса двустворок. Аргиллит, заключающий фауну, неоднороден: то он почти черный, углистый, то темно-серый и серый, иногда белесый. Текстура тонко горизонтально-слоистая, слоистость не вполне правильная, поэтому поверхности пластинок, на которые легко раскалывается порода, неровные, слабоволнистые, на них видны блестящие белые слюды.

Аргиллиты, содержащие фауну, состоят из монтмориллонита с незначительной примесью гидрослюд и хлорита (по определению Л.Г.Рекшинской). В пределах слоя фауна распределяется неравномерно: раковинки располагаются на поверхностях наслаивания, иногда образуя скопления. Встречаются ядра, отпечатки, разобщенные и неразобщенные створки, скопления раковинного детрита. В темных аргиллитах обычны внешние ядра и отпечатки с участками сохранившегося вещества створок в виде известковой светло-бурой пленки. В светлых аргиллитах раковины сохраняются чаще. Известковое вещество створок в таких случаях ярко-белое, а в составе породы нередко присутствует микрозернистый кальцит.

Наиболее богатый фауной горизонт имеет мощность 2–3 м. Фауна многочисленна и представлена следующими формами: мелкие *Kinerkaella balakhonskiensis* Rag., *Kinerkaella* sp., *Kinerkaellina imitabilis* Khalf., *Mrassiella magniforma* Rag., *M. cf. ampla* Khalf., *Mrassiella* sp., *Anthraconauta gracilis* N.Ivan., *A. cf. minuta* Rag., *Pseudedmondia* (?) *lebedevskiensis* (Rag.), *Augea* (?) sp., *Myalinella spirorbiger* Khalf., *Abiella* (?) *beloserskiensis* N.Ivan., а также очень мелкие мрассиеллоподобные двустворки и раковинный бой *Kinerkaella* – *Mrassiella*.

Из прочих организмов присутствуют *Ostracoda*, *Cirravus javorskii* Chem., *Spirorbis*, чешуи рыб. Ведущими являются роды *Kinerkaella* и *Kinerkaellina* (табл. V) (Иванова, 1963).

Кинеркеллы многочисленны, но преобладают мелкие экземпляры, подобные кинеркеллам из алыкаевской свиты Завьяловского района. Мрассиеллы также отличаются небольшими размерами. Многие экземпляры пока не имеют видового определения и причисляются к группе "М" (см. Бетехтина, 1966б, стр. 36). Интересно присутствие мелких округлых двустворок, предположительно отнесенных к роду *Abiella*. Они не являются ведущими в фауне, но присутствуют в заметных количествах в тех же слоях, где встречаются остатки усоногих. Представители рода *Anthraconauta* редки и значительных скоплений не образуют.

Из других организмов наиболее распространены усонogie раки и спирорбисы, являющиеся элементами морской фауны. *Cirravus* встречается в виде боковых, брюшных и, реже, спинных табличек. Встречены и неразобщенные таблички. Таблички хитиновые, полупрозрачные, блестящие, светло-бурые, с отчетливой радиальной ребристостью и концентрическими валиками.

Спирорбисы отмечены как в виде скоплений по слоистости, так и на створках раковин *Myalinella*. Трубочки спирорбисов очень мелкие, порядка 1 мм.

В верхней части описываемого горизонта в пачке переслаивания под пластом 19 найдены "*Abiella*" (?), *Cirravus* и большое количество спирорбисов.

В темных аргиллитах кровли пласта 19 встречена *Mrassiella magniforma* Rag. В более высоких частях разреза фауны не найдено.

В Кузнецком бассейне сходный комплекс фауны описан Р.Н.Бенедиктовой (1959б) из промежуточной свиты, с которой в настоящее время мы и сопоставляем нарылковскую свиту.

Прочие районы

В Минусинском бассейне И.С.Спаская* (1966) из нарылковской свиты Изыхского месторождения описала *Amnigeniella*, среди которых присутствуют известные на Белозерском месторождении виды. В белоярской свите Белоярского месторождения присутствуют крупные удлиненные *Anthraconaia* (?) образующие массовые скопления на поверхностях наложения (табл. VI, фиг.2). Заключены они в темном аргиллите и сильно уплощены.

Изучением фауны Минусинского бассейна занимались Б.И.Чернышев (1930) и Л.А.Рагозин (1960а, 1961а,б), которые описали представителей рода *Anthraconaia* из конгломератовой и безугольной свит.

В Самарском месторождении Карагандинского бассейна просмотрена нижняя часть разрезов между пластами $K_5 - K_9$. Ниже K_5 в темно-сером аргиллите присутствуют многочисленные гастроподы, крупные пектенообразные двустворки и единичные брахиоподы. Выше разрез охарактеризован преимущественно створками и ядрами *Anthraconauta* и *Anthraconaia*, дающими массовые послонные скопления в слоистых очень непрочных аргиллитах, рассыпающихся при высыхании. Часто сохраняется известковое вещество створок, но они обычно расплющены, в два-три слоя перекрывают друг друга, деформированы и легко разрушаются. Такие скопления пятнистого типа характерны для антраконай. Антраконавы обычно распределены по слою и на поверхностях наложения более свободно, представлены ядрами створок. Форма раковин изменчива. Известно много видов, в том числе, - европейские (Сергеев, 1959).

Фауна Джекказганской впадины происходит из средней части кингирской свиты. Она характеризуется обилием некрупных ядер раковин двустворок, часто расположенных под углом к наложению. Фауна заключена в прочных известковых алевролитах. В составе комплекса отмечены палеанадонты, антраконай и карбониколы, что сближает эту фауну с комплексом, описанным В.Амалицким (*Amalizky*, 1892, 1895) из пермских отложений Русской платформы.

Изображения представителей некоторых комплексов фауны изученных разрезов приведены на фототаблицах II-VII.

Тафономические особенности

Тафономические особенности изученных угленосных разрезов заключаются в неравномерности распределения фауны по разрезам, преобладании ядер створок и раковин, преимущественной приуроченности к глинистым породам, отсутствию захоронений в наиболее угленасыщенных частях. Захоронения часто носят массовый характер и заключены как в маломощных прослоях, так и в крупных слоях. Двустворки встречаются непосредственно в кровлях углей и угольных пропластков, но не редки и в межугольных пачках. Это безразличие к расположению захоронения по отношению к углям четко выступает при сравнении с Донецким бассейном. В последнем неморские двустворки всегда приурочены к глинистым прослоям в кровле углей. Это отмечено Б.И.Чернышевым (1931), П.Л.Шульгой (1948) и подтверждается нашими наблюдениями в среднекаменноугольных отложениях Восточного Донбасса. Напротив, морские двустворки могут быть распределены на значительных интервалах разреза, встречаясь от кровли углей до известняков и выше последних. Отсюда: в Донецком бассейне условия для существования этой фауны возникали кратковременно и наступали в первый момент обводнения болот. Как отметил Б.И.Чернышев, эта фауна шла перед наступающим морем. Различие в распределении захоронений отражает различие обстановок осадконакопления сибирских и донецких угленосных отложений. В Сибири континентальные водоемы, пригодные к заселению неморской фауной существовали длительно, что создавало возможность развития комплексов фауны, приспособившейся к обитанию в зонах с различной соленостью, зависевшей от отдаленного влияния моря. Видимо этим объясняется отмеченное Л.Л.Халфиным (1950а) относительное разнообразие состава алыкаевской фауны Кузнецкого бассейна.

НАБЛЮДЕНИЯ НА МЕЛКОВОДЬЕ СОВРЕМЕННЫХ МОРЕЙ

Общая характеристика посещенных автором водоемов приводится по материалам С.А.Зернова (1913, 1934), К.О.Милашевича (1916), Н.М.Книповича (1932, 1938), В.П.Зенковича (1936, 1958), Ф.Д.Мордухай-Болтовского (1937, 1939, 1960), Л.А.Зенкевича (1947, 1956, 1957, 1963), В.В.Кузнецова и Т.А.Матвеевой (1948), Л.А.Невесской (1965а,б) и по книге "Биология Белого моря", т. 1, 1962.

Изложение удобнее начать с описания водоема нормальной солености, переходя затем ко все более опресненным.

Баренцево море

Общая характеристика бассейна и его фауны

Баренцево море характеризуется соленостью, близкой к океанической (33-34‰ и выше), сезонно понижающейся только в глубоко врезанных губах. Суровость климата несколько смягчается благодаря теплому атлантическому течению (нордкапская ветвь Гольфстрима). Смешивание теплых пришедших и местных вод содействует их циркуляции, что благоприятно сказывается на фауне. Донное население Баренцева моря насчитывает более 1500 видов (табл. 3).

Таблица 3

Состав донной фауны Баренцева моря по числу видов
(по Л.А.Зенкевичу, 1957)

| Группа | Число видов | Группа | Число видов |
|------------------|-------------|-----------------|-------------|
| Фораминиферы | 190 | Многоколенчатые | 24 |
| Губки | 135 | Моллюски | 224 |
| Кишечнополостные | 110 | Иглокожие | 62 |
| Полихеты | 150 | Оболочниковые | 50 |
| Мшанки | 200 | Другие | 165 |
| Ракообразные | 226 | | |

Состав донной фауны разнообразен и включает стеногалинные группы организмов. Моллюски играют большую роль на литорали и sublиторали. Биомасса мидий (*Mytilus edulis*) на литорали Мурмана достигает десятков кг/см², т.е. моллюскам свойственно не только видовое разнообразие, но и массовость. Велика и биомасса усоногих - до 10 кг/м². Растения также находят здесь благоприятные условия. Наиболее массовыми формами являются бурые водоросли, фукусы и аскофиллумы, а на верхней sublиторали - ламинарии, заросли которых служат местом обитания разнообразной фауны.

Районы наблюдений и изученные местообитания

Наблюдения за условиями обитания двустворчатых моллюсков проводились в Дальне-Зеленецкой и, частично, в Ярнышной губах. (рис. 24).

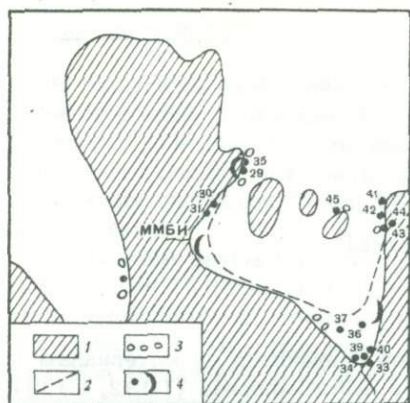


Рис. 24. Пункты сборов фауны на Баренцевом море в районе Дальних Зеленцов (схема)

1 - суша, 2 - граница отлива, 3 - валуны, скалы, 4 - пункты и участки наблюдений

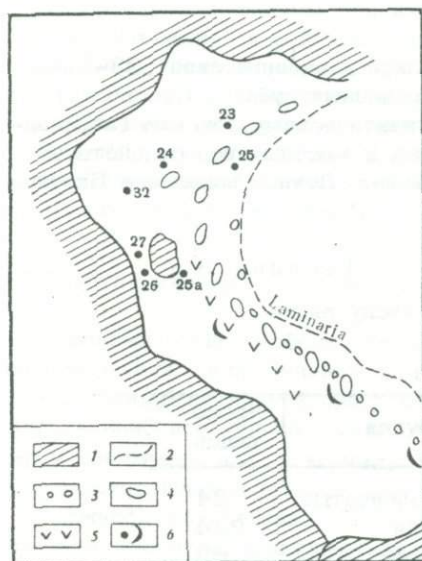


Рис. 25. Пункты сбора фауны в бухте Оскара

1 - суша, 2 - граница отлива, 3 - валуны, 4 - поселения мидий, 5 - поселения пескожилов, 6 - пункты наблюдений

ся вокруг мелких плоских валунов. Плотность заселения литорали бухты Оскара иллюстрируется табл. 4.

На площадку 1 м приходится не более одной колонии, подобной подсчитанной, так что плотность исключительно низкая.

Кроме мидий, здесь обитают *Masoma baltica*, литторины, букцинумы. Валуны нижней литорали обрастают фукусами и аскофиллумами, к которым прикрепляются мидии и бесчисленные спирорбисы. Эти валуны сплошь обрастают баланусами, охотнее занимающими наиболее защищенные стороны камней.

Губа Дальне-Зеленецкая протягивается в северо-северо-восточном направлении, ее средняя глубина около 7 м. С запада к ней подходит глубокий (более 200 м) желоб, по которому идет теплая ветвь Мурманского течения. Среднегодовая температура воды у берегов от +3,5 до +4,5°. Максимальная температура воды +11,5°, минимальная +2,5°C. Ледяной покров в губе Дальне-Зеленецкой не образуется. Соленость близка к океанической и обычно превышает 34‰, распределение у берегов в мае-июле доходит до 25‰, но среднемесячная соленость редко опускается ниже 30‰ (см. рис. 31). Наиболее весомое опреснение за счет берегового стока наблюдается в кутовых частях губ, где в отлив во время дождей весь пляж заливаются пресной водой.

В этом районе выделяют следующие типы литорали: скалистая, занимающая наиболее мористые участки; валунная россыпь, располагающаяся на побережьях губ; илисто-песчаный пляж в кутовых частях губ; литораль беломорского типа - илисто-песчаный пляж, заключенный между двумя грядами валунов.

Разность уровней полной и малой воды в сизигий 4-4,2 м, в квадратуру 1,5-2 м. Ширина обнажающейся в отлив полосы дна зависит от его наклона: на пляже в максимальный отлив до 267 м, на валунной россыпи - 195 м, на скальной литорали - 36 и менее метров.

Первым пунктом наблюдений была бухта Оскара (рис. 25), на берегу которой размещается Мурманский Морской Биологический институт. Здесь развита литораль беломорского типа - илистопесчаный пляж, ограниченный грядами крупных валунов в верхней и нижней частях. В бухту Оскара сбегает мелкие ручейки, тонкими струйками растекающиеся по пляжу и разносящие ил и песок. Верхняя литораль загрязнена вследствие близости человеческого жилья, чем и объясняется практическое отсутствие пескожилов и малочисленность мидий. Это согласуется с данными Л.А. Зенкевича (1963), который указывает, что на загрязненной литорали число мидий сокращается более чем в четыре раза, а пескожилы исчезают полностью. В противоположность им хорошо себя чувствуют и даже становятся многочисленнее макомы (двустворки детритоядные, зарывающиеся) и литторины (мелкие гастроподы). Небольшие колонии мидий встречаются

Таблица 4

Число мидий на песчано-илистой литорали бухты Оскара
Площадка 100 см²

| Длина раковины по главной диагонали, мм | Число живых моллюсков | Пустые раковины |
|---|-----------------------|-----------------|
| <10 | Нет | Нет |
| 10-20 | 2 | 1 |
| 20-30 | 13 | 7 |
| 30-40 | 15 | 4 |
| 40-50 | 2 | Обломок створки |
| Всего | 33 | 12 |

Дальний пляж занимает куттовую часть Дальне-Зеленешкой губы, куда впадает крупный ручей и множество мелких, несущих талые воды (см. рис. 24). Побережья губы заняты валунистой россылью, далеко в море выдвинуты скалистые мысы. Супралитораль и верхняя часть пляжа ниже уровня прилива занята штормовым валом и зоной выбросов (около 40 м), состоящих преимущественно из бурых водорослей. Ниже, примерно на 40 м, идет песчаная зона, сплошь покрытая зеленым ковром нитчаток. Затем следует чистый песчаный пляж, занятый бесчисленными холмиками выбросов пескожилов. В донных осадках отмечается сероводородное заражение: под тонкой (1-5 см) пленкой светлого песка лежит черный илистый песок с резким запахом. Мелкие поселения мидий - по несколько штук на квадратный метр - располагаются в некотором удалении от ручья. Они прикрепляются к гравитов и песку, схватывая биссусом по несколько зерен. Раковины их наполовину засыпаны, а молодые мидии оказываются полностью зарытыми - свободен только сифональный край. Небольшие баланусы обрастают валуны, поселяясь и близ ручья, но выше его уровня. Описанная часть пляжа представляет собою верхнюю литораль, обнажающуюся во время квадратурных отливов. Она заселена очень слабо, что можно объяснить подвижностью осадков, длительностью осушения, распределяющим воздействием ручья и периодическим заливанием пляжа дождевыми водами. Отсутствие таких двустворок, как макома и мия, можно объяснить небольшой мощностью песчаного слоя. Под тонким слоем песка и глинистого песка залегает синевато-серая вязкая уплотненная глина полимиктового состава с преобладанием гидрослод. Представление о гранулометрическом составе песка можно получить из табл. 5, где дается сравнение песка береговой террасы (39) и песка из верхней части пляжа (38).

Таблица 5

Сопоставление гранулометрического состава (в мм) песков террасы и пляжа Дальнего

| Образец | 10-7 | 7-5 | 5-3 | 3-2 | 2-1 | 1-0,5 | 0,5-0,25 | 0,25-0,1 | 0,1-0,01 | Менее 0,01 |
|---------|------|-----|-----|-----|-----|-------|----------|----------|----------|------------|
| 38 | Нет | Нет | Нет | Нет | 0,2 | Нет | Нет | 93,3 | 6,5 | Нет |
| 39 | 0,8 | 0,5 | 0,2 | 1,2 | 6,0 | 22,0 | 38,6 | 28,2 | 1,3 | 1,2 |

Результаты анализа иллюстрируют преобразование одного песка в другой и показывают исключительно хорошую отсортированность и отмытость пляжевых песков на фоне разнозернистых, с преобладанием крупных и средних фракций, береговых песков.

Представление о биоценозе скалистой литорали можно получить, осмотрев отвесные обрывы в проливе между островом и мысом. Здесь исключительно хорошо выражена зональность в распределении фауны и флоры. Выше других организмов над уровнем отлива поселяются баланусы, верхний край метровой полосы которых совпадает с уровнем среднего прилива. Под белой полосой поселения баланусов протягива-

ется примерно такой же ширины пояс бурых водорослей и черных мидий, ниже них идет розовый пояс литотамний, спускающийся под уровень воды; поселения морских ежей обнажаются только в сизигийные отливы. Мидии скальной литорали многочисленны, но не крупны (табл. 6; см. рис. 32, 36, 37).

Таблица 6

Состав биоценоза скальной литорали близ мыса Аварийного, площадка 100 см²

| Фауна | Длина главной диагонали, мм | Число экз. | Экз/м ² |
|-----------|-----------------------------|------------|--------------------|
| Мидии | 10-20 | 17 | 1 700 |
| | 20-30 | 119 | 11 900 |
| | 30-40 | 13 | 1 300 |
| | | 149 | 14 900 |
| Акмеи | - | 1 | - |
| Букцидум | - | 1 | - |
| Литторина | - | 7 | 700 |

Для скальной литорали характерны большие прибой, крутизна, твердость грунта, с чем связано отсутствие червей и резкое преобладание прирастающих и прикрепляющихся организмов. Биоценоз более беден, чем на других типах литорали. В поясе обитания одиночных мелких мидий встречены актинии и гаммарусы.

Валунистая литораль представляет собой переход от скал к крупновалунистой россыпи. Для этого участка характерно обилие бурых водорослей и массовые поселения мидий. По подсчету Н.Н.Барсановой, максимальная плотность приходится на уровень 103 см над нулем глубины - 19 300 экз/м² и биомасса 5485 г/м². Мидии обитают в щелях между валунами совместно с актиниями, акмеями, разноцветными литторинами и гаммарусами ниже пояса баланусов, отличаются небольшими размерами. Раковины их часто повреждаются хищными гастроподами и губками.

Биоценоз ламинариевых зарослей отличается наибольшим разнообразием. В ризоидах ламинарий обитают крупные *Balanus balanus*, к которым прикрепляются мидии. Пустые домики баланусов занимают мидии, саксикавы, мускулюсы, всех их обрастают мшанки, гидроиды и др. В этой же зоне обитают модиолы и морские звезды.

Средние метрические соотношения для раковин мидий различных местообитаний приведены в табл. 11, стр. 93.

Белое море

Общая характеристика бассейна и его фауны

Белое море относится к самым маленьким морским водоемам. Его площадь - 90 000 км² - в 16 раз меньше площади Баренцева моря, с которым оно соединено узким проливом (Горло). Бассейн имеет континентальный режим, прогреваясь и охлаждаясь сильнее, чем Баренцево море. Ледовый покров, сплошной у берегов, удерживается шесть-семь месяцев. В поверхностных слоях соленость понижена до 25-27%. Из-за заметного опреснения в Белом море отсутствуют наиболее стеногалинные организмы: число видов фауны сокращается на 50%. Из 62 видов иглокожих Баренцева моря в Белое проникают только 22, из четырех видов брахиопод - один и т.д. (Зенкевич, 1956). В целом же составы фауны и флоры сходны, так как фауна Белого моря является производной от фауны Баренцева. В литоральной зоне основной состав бентоса одинаков. Менее благоприятные условия жизни на литорали Белого моря сказываются в уменьшении биомассы и размеров ряда типичных форм: раковины маком становятся в два раза мельче, средний вес беломорской мидии в 2,5 раза меньше. Биомасса бурых водорослей в два-три раза меньше. Исключени-

ем является морская трава zostера, заселяющая илистые грунты хорошо прогреваемых кутковых частей губ и достигающая в Белом море более крупных размеров.

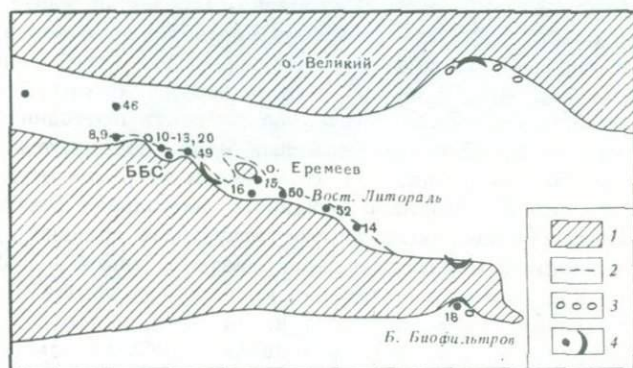
Район наблюдений и изученные местообитания

Сбор материала производился в Кандалакшском заливе на Беломорской биостанции Московского университета (рис. 26) в проливе Великая Салма, отделяющем полуостров Киндо от острова Великого. Быстрое приливно-отливное течение делает пролив незамерзающим, способствует хорошему перемешиванию воды, обеспечивает равномерное прогревание и соленость до глубины 25 м. Температура воды колеблется от -1° зимой до $+16^{\circ}\text{C}$ летом (Перцова, 1961). Соленость 25–27‰ (см. рис. 31). Амплитуда максимального прилива 2 м.

Литоральная и сублиторальная зоны заселены достаточно плотно: двустворчатые, брюхоногие, голожаберные моллюски, усоногие раки, морские звезды и офиуры, асцидии, актинии, губки, гидроидные полипы, мшанки, голотурии, черви-пескожилы, спириды и др.

Рис. 26. Расположение пунктов наблюдений на Белом море (схема)

1 - суша, 2 - граница отлива, 3 - валуны, скалы, 4 - пункты наблюдений, номер образца



Имеющийся у нас материал собран на следующих участках: западный участок - каменисто-песчаная литораль; песчаная литораль, ограниченная валунными грядами; песчаный пляж к востоку от Еремеевского порога ("восточная литораль", рис. 27); песчаная литораль Белой губы Бабьего моря (о-в Великий); мидиевая банка у Еремеевского порога; скальная литораль бухты Биофильтров (Кислая губа); скальная литораль у бухты Подволочье.

На каждом из этих участков выделяются более мелкие пункты, занятые поселениями мидий или одиночными моллюсками. Площадь таких пунктов с одинаковыми условиями существования может быть очень различной: от десятков квадратных сантиметров до десятков и сотен квадратных метров. Такие пункты мы рассматриваем как биоопы, а их население как биоценозы.

Западнее биостанции за небольшим мысом расположен небольшой заливчик с каменисто-песчаной отмелью, на которой по преобладающему грунту выделяется ряд зон.

Нижняя литораль характеризуется преобладанием валунных россыпей с песчаными участками. Валуны обрастают фукусами, на которых поселяются мидии, не дающие на грунте больших поселений, и баланусами. Песчаные площадки заняты немногочисленными пескожилами. Для всей фауны отмечаются небольшие размеры (табл. 11, см. обр. 6). Ширина этой зоны 20 м.

Выше следует песчано-каменистая зона - средняя литораль шириной 15–18 м, где песчаного материала становится больше, но много мелких валунов и галек. В наиболее мористой части обитают пескожилы, а валунчики обрастают редкими мелкими мидиями и баланусами. Плотность мидий от 0 до 20 экз/м².

Верхняя литораль представляет собой узкую наклонную площадку шириной до 5 м с гравийно-мелкогалечным грунтом. Постоянные обитатели отсутствуют. Обнаружены лишь мидии, прикрепленные к выброшенным фукусам.

Супралитораль - песчаная полоса шириною 4 м с редкими валунами - сплошь покрыта гниющими водорослями. Мощностъ штормового вала 0,1 - 0,5 м.

Причиной угнетенного облика обитателей этого участка, видимо, является недостаточность питательных веществ, так как заливчик лишен берегового стока, приливно-отливные течения здесь невелики, поэтому переработка, смыл и разнос продуктов разложения штормового вала замедлены.

Песчаная литораль, ограниченная валунами грядами, имеет более значительные размеры: вдоль берега она тянется более чем на 500 м и осушается в ширину на 150-200 м. Литораль ограничена грядами валунов со стороны моря и берега. На песчаном пляже также имеются валуны и крупные глыбы (3-5 м), служащие местом поселения баланусов, сплошными лентами, шириной 0,5-1,0 м, опоясывающих отвесные стенки валунов особенно с мористой стороны. Реже они селятся на горизонтальных поверхностях. На валунах (верхняя литораль) прикрепляются мидии (табл. 11, см. обр. 9) и обитает множество пестроокрашенных литторин.

У впадения ручья, в непосредственной близости к которому литораль заселена слабо, мидии поселяются небольшими колониями на мелких плоских валунчиках, прикрепляются к редким фукусам (табл. 11, обр. 12) или закрепляются на песке (табл. 11, обр. 13). Интересно, что мидии живут и непосредственно в подводном русле ручья, подвергаясь во время отлива воздействию пресных вод. В это время створки мидий плотно сомкнуты, как если бы они были в воздушной среде (табл. 11, см. обр. 10). В нижней литорали ручей близ границы максимального отлива образует небольшую дельту. Этот участок почти постоянно залит морской водой. Здесь встречаются единичные пескожилы. Мидии поселяются как непосредственно в русле, так и по берегам ручья. При этом мидии из русла отличаются более крупными размерами, что можно объяснить влиянием нескольких факторов: большое жизненное пространство; обилие пищи; термостатирующее влияние ручья - летом прохладные воды не позволяют моллюскам перегреваться, зимой - промораживаться. Таким образом, короткое время, в течение которого моллюски бывают погружены в пресную воду, в данном случае приносит им не вред, а пользу. Наиболее крупные экземпляры встречены на уровне нуля глубин (табл. 11, см. обр. 11).

Восточная литораль - обширный песчаный пляж за Еремеевским порогом в глубоко врезанном заливчике. Мелкозернистый алевроитовый песок толстым слоем прикрывает валунную россыпь, так что над ровной поверхностью пляжа выступают только единичные валуны. Окислительная пленка имеет мощностъ не свыше 2 см, нижележащий осадок темный и издает запах сероводорода. Все пространство занято бесчисленными конусами выбросов и ловчими воронками пескожилов *Arenicola marina* - основных обитателей этого пляжа (см. рис. 27, 2). Встречаются крупные черви *Priapulidus*. *Mya* единичны. Мидии поселяются небольшими кольцевыми колониями, обрастая гальки (см. рис. 27, 1). Ближе к границе отлива располагается валунная россыпь с зарослями фукусов и аскофиллумов, к которым во множестве прикрепляются мидии, образуя более или менее плотные гроздьи-колонии (табл. 11, обр. 14).

На песчаном субстрате обитают и мидии Белой губы Бабьего моря (северный берег о-ва Великого), отличающегося мелководьем и изолированности от остальной акватории Белого моря многочисленными островами и отмелями. Приливно-отливная амплитуда очень мала, поселения мидий, обитающих на нижней литорали и sublиторали при отливе не обнажаются. Представление о характере их можно получить по выброшенным на супралитораль крупным толстостенным раковинам (табл. 11, обр. 17).

Литораль у Еремеевского порога - обширная галечногравийная отмель с разбросанными по ней валунами различных размеров. Отмель расположена в узком проливе с сильным приливно-отливным течением, приносящим питательные вещества и обеспечивающим аэрацию воды, что создает очень благоприятные условия для развития различных организмов (Биология Белого моря, 1962). Здесь образовалась крупная банка. Моллюски прикрепляются к грунту и друг к другу так, что получилось многослойное поселение - своеобразный мидиевый "войлок". Количество мидий здесь огромно: на площадке 25 x 25 см подсчитано 1813 экземпляров, что в пересчете на квадратный метр дает около 36 000 (табл. 7).

Несмотря на благоприятное стечение абиотических факторов, размеры моллюсков мидиевой банки невелики - 85,5% всего количества составляют моллюски с длиной

Рис. 27. Участок песчаного пляжа с рябью. Мидии, прикрепившиеся к валунам (1), и выбросы пескожилов (2). Белое море



раковины по главной диагонали меньше 20 мм. В пределах банки идет постоянная миграция – моллюски стараются занять наиболее выгодное положение для обеспечения жизненного пространства, пищи и кислорода. Низкий темп роста и миграцию мидий на этой банке отмечал А.И.Савилов (1953). Крупные экземпляры занимают возвышенное положение, или обитают в краевых частях банки. Моллюски, живущие на той же отмели небольшими колониями по нескольку штук, достигают размеров 40–50 мм (табл. 11, см. обр. 50). Таким образом, получается интересная картина развития угнетенной фауны при оптимальных условиях существования. Причины угнетения чисто биотические: в результате массового оседания личинок мидий на этой территории произошло перенаселение, и моллюски скопившись плотной массой, конкурируют друг с другом. В то же время, именно массовость позволила им освоить подвижный субстрат. Видимо, высокая численность поддерживается не только за счет оседания местной молодежи, но и за счет приноса течением личинок мидий с других территорий. Личинки оседают и прикрепляются при ударе о грунт, что случается при быстрых течениях, отсутствующих на пологих пляжах. С этой экологической особенностью мидий надо связывать и образование массовых поселений на отвесных скалах, хотя рядом имеется благоприятное дно с жестким субстратом.

Фильтрационная деятельность мидий привела к накоплению слоя ила толщиной 5–15 см, совершенно скрывшего истинный грунт. Мидии оказались как бы погреб-

Таблица 7

Подсчет мидий с площадки 25 x 25 см на мидиевой банке

| Размер раковин, мм | Число мидий | % к числу экз. | Вес, г | % к весу |
|--------------------|-------------|----------------|--------|----------|
| 10 | 821 | 45,2 | 96 | 8,3 |
| 10–20 | 732 | 40,3 | 570 | 50,0 |
| 20–30 | 254 | 14,2 | 457 | 40,0 |
| >30 | 6 | 0,3 | 30 | 2,7 |
| Всего | 1813 | 100 | 1153 | 100 |

бенными в толще рыхлого осадка, образованного ими. Во всей толще скопленных мидий и на дне обилен мелкий и крупный раковинный детрит, образовавшийся непосредственно на месте обитания. Его скопления связаны с естественным разрушением раковин погибших мидий – растворением, раздавливанием, и прижизненным нападением хищников. Встречаются забитые илом периостракумы и частично растворенные раковины.

Сопутствующей фауной являются немногочисленные литторины и макомы. На банке откармливаются морские звезды и другие морские и наземные хищники.

Отвесная скальная литораль развита в бухте Биофильтов, скальные берега которой опоясаны лентами поселений баланусов и мидий. Мидии образуют нижний пояс, а верхняя граница поселения баланусов отбивает границу квадратурного прилива. И баланусы и мидии отличаются малыми размерами, но плотность поселения высокая (табл. 11, см. обр. 18).

Пологая скальная литораль характерна для губы Подволочье, берега которой сложены двухслюдяными гнейсами. По зияющим трещинам образуются выбоины, заполненные водой, где встречаются единичные мелкие мидии, выброшенные сюда прибоем. Некоторые из них прикреплены к обрывкам водорослей. Ниже границы прилива по трещинам встречаются постоянные поселения мидий (табл. 11, обр. 1,3). В этих же трещинах поселяются фукусы и зеленые нитчатки. На каменисто-песчаной отмели этой губы население литорали разнообразнее. В песке много раковин мий, в меньших количествах – створки циприн, модюл, маком и мидий. Мидии образуют небольшие поселения на камнях или прикрепляются к более крупным сородичам. В нижней части песчаного пляжа появляются поселения пескожилов и норки мий.

Черное море

Общая характеристика бассейна и его фауны

Черное море занимает площадь 423 тыс. км² и достигает глубины 2245 м при средней глубине 1271 м. На юго-западе оно соединяется через Босфор и Мраморное море со Средиземным морем, а на северо-востоке – через Керченский пролив – с Азовским, являющимся, собственно, крупной лагуной Черного моря. В отличие от северных морей приливно-отливные явления почти не выражены (по Л.А.Зенкевичу амплитуда в сизигий равна 8 см), но наблюдаются колебания уровня моря, связанные с сезонными изменениями берегового стока и сгонно-нагонными ветрами. Соленость поверхностных слоев 17–18‰, а у впадения крупных рек и ниже. Среднегодовая температура воды колеблется от +11° на западе до +18°С на востоке. В зимнее время для большей части акватории сохраняются положительные температуры, но в заливах и устьях рек может образовываться ледовый покров. Летние температуры достигают +27°. Глубинные слои (ниже 150–200 м) заражены сероводородом, накопление которого связано с жизнедеятельностью бактерий и застойностью вод из-за стратификации их в связи с разностью солености и температур притекающей босфорской и черноморской воды. Огромная толща воды ниже границы сероводородного заражения безжизненна.

Резкое опреснение, климатические особенности и наличие сероводородного заражения приводят к сокращению числа видов, обитающих в Черном море, по сравнению со Средиземным морем (см. табл.12). Продуктивность же Черного моря выше, чем Средиземного. Из растений наиболее распространенными являются zostера (до 4 кг/м²), цистозира (до 6–7 кг/м²), обрастающие скалы и камни, и красная водоросль филофора (до 10–15 кг/м² образовавшая огромное скопление в северо-западной части моря на глубине 30–60 м.

Фауна Черного моря сложна по составу и содержит реликты каспийской, пресноводные элементы и наиболее обильную средиземноморскую фауну. Первые две тяготеют к распресненным участкам. Двустворчатые моллюски играют видную роль в составе бентоса Черного моря, входя в различные биоценозы и часто являясь их основными формами. Так, мидия *Mytilus galloprovincialis* обитает от уреза до глубины 65 м, входя в биоценозы, свойственные прибрежным скалам, ракушечнику, в том числе и устричнику, и, наконец, является основной формой, населяющей мидиевые илы. В биоценоз ракушечника, кроме мидий входят *Cardium edule*, *Pecten ponticus*, *Ta-*

res, Venus, Modiola и Ostrea. Ostrea taurica образует устричные банки, в настоящее время разоряемые хищной гастроподой Rapana. Наиболее глубоко опускаются мидиолы - Modiola phaseolina (55-185 м), населяющие фазеолиновые илы; граница их обитания контролируется уровнем стояния границы сероводородного заражения. Из обитателей самых верхних горизонтов (литораль), кроме мидий, надо отметить обилие камнеточцев, древоточцев, усонюгих раков, спирорбисов, мшанок, крабов, мелких гастропод и др. Характерно большое количество прикрепляющихся организмов. Л.А.Зенкевич отмечает, что биомасса обрастаний за один летний период может составить 30-40 кг/см².

Районы наблюдений и изученные местообитания

Небольшой материал собран в Геленджикской и Голубой бухтах (рис. 28) возле Геленджика и в Туапсе. Эти районы Черного моря характеризуются соленостью 18-17,5‰. Температура воды даже в самые холодные месяцы (январь и февраль) не опускается ниже 0 до +10°. Колебания температуры воды между наиболее жаркими и холодными месяцами составляют около 15° (см. рис. 31). Береговой сток в районе Геленджика очень мал. Геленджикская бухта имеет форму вытянутого овала, берега ее невысоки, но обрывисты. Пляжевые накопления отсутствуют почти на всем протяжении береговой линии, кроме северной части. В прибрежной части современные осадки отсутствуют, только в карманах между выступающими гребнями мергелей и алевролитов кое-где накапливается небольшое количество гальки и песка. Голубая бухта, гораздо более маленькая по площади и широко открытая в сторону моря,

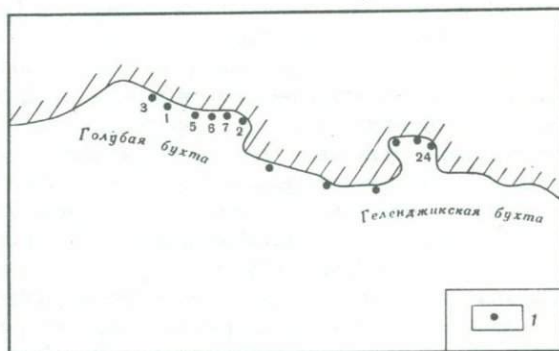


Рис. 28. Расположение пунктов наблюдений на Черном море

имеет также крутые обрывистые берега, особенно высокие в северной части. На дне ее в зоне прилива образуются "карманы" - в случае крутого падения пород, и ступени-лотки, когда залегание пород пологое. В некоторых случаях накапливающийся здесь столь же маломощный слой "песка" полностью состоит из мелких раковин гастропод. В результате воздействия сгонных ветров воды бухты обеднены питательными веществами и планктоном. В бухту впадает пересыхающий в летнее время ручей, намывший небольшой пляж, и несколько распресняющий воду в кутовой части бухты. Вода содержит большое количество взвешенной известковой пыли, частично оседающей в зарослях цистозеры, начинающихся сразу же ниже уреза воды, и служащих местообитанием мелких гастропод. В зоне прилива на глубине примерно 0,5 м к плоским камням прикрепляются разноцветные актинии, спирорбисы, митилястеры, баланусы и единичные мидии, мелкие серые губки. Интересной особенностью этого биоценоза является то, что все эти организмы прикрепляются не на поверхности камней, а с нижней стороны. Очевидно, это является защитой от чрезмерной подвижности воды в волноприбойной зоне. Наиболее массовой формой являются спирорбисы, частично выходящие на боковую и верхнюю стороны камней. Иногда много бывает актиний (до 10-15 экз. на площади 0,25-0,35 м²); наиболее крупные из них достигают 20 мм в поперечнике. Баланусы мелкие (4-5 мм), сплошных поселений в этой зоне не образуют (насчитывалось до 10 экз. на одном камне). Двустворчатые мол-

лоски очень редки, встречаются единично или маленькими поселениями по 3-4 экз. Обитают здесь митиластеры с тонкой, часто неправильной раковиной длиной до 15-18 мм. Мидии достигают 30-35 мм, обычно - мельче. В кутовой части Голубой бухты, где на дне много подвижного обломочного материала, мидии охотно поселяются на сваях причала, обрастая их с глубины 0,5-0,8 м вниз. К створкам мидий в небольшом количестве прикрепляются баланусы, спирорбисы, мшанки, но большая часть створок обычно чистая, не потертая и свободная от обрастаний. Цвет раковин от черного до очень светлого зеленовато-коричневого. Обычный размер 35-40 мм, максимальный 50-60 мм.

В Геленджикской бухте массовые поселения мидий образуются на бетонных сваях причала с глубины 0,8 м. Очень крепким и мощным биссусом они прикрепляются к портовым сооружениям и друг к другу. Отличаются крупными размерами до 60-80 мм. Раковины мидий служат субстратом для прикрепления многочисленных прирастающих организмов и покрыты инкрустирующими колониями мшанок, баланусами и спирорбисами (немного). Масса молодых мидий и митиластеры так же прикрепляется к раковинам взрослых особей: на некоторых крупных раковинах можно насчитать 20-30 экземпляров этих моллюсков. Двустворчатые моллюски и баланусы обычно прикрепляются в области диагонального возвышения, а мшанки покрывают всю поверхность раковин.

При сравнении мидий Голубой и Геленджикской бухт прежде всего отмечается большая величина геленджикских мидий, большее развитие их по длине и большее значение верхнезаднего угла (до 135-140°). Мидии Голубой бухты обычно сильно развиты по высоте, верхнезадний угол невелик и иногда приближается к 90°. Их особенностью является также развитие плоского широкого киля, четко отграниченного от верхнезаднего поля, которое часто уплощено в виде ушка и покрыто полыми, но ясными радиальными складками (см. рис. 35,1). Характерна для мидий Голубой бухты и изменчивость макушек, которые часто клововидно вытянуты и иногда изогнуты. Выпуклость раковин мидий обоих местообитаний невелика (0,18-0,20), несколько повышается у экземпляров с камней Голубой бухты. Поверхность створок обычно гладкая, блестящая, не потертая. Скульптура состоит из тонких многочисленных концентрических линий роста, среди которых почти не выделяются линии годовых остановок. Окраска различна: от сплошного черного цвета до очень светлого буровато-желтого. Часто раковины светло окрашены в области брюшного края, а остальная часть раковины - темная.

В Туапсе мидии собраны с бетонных кубов старых портовых сооружений. Здесь мидии массами поселяются на стороне, обращенной к берегу, примерно на тех же глубинах, что и в Геленджике. По размерам и форме раковин они близки к геленджикским мидиям (табл. 11, обр. 1Г). Максимальный размер - 87 мм. Число обрастаний здесь ниже, чем в Геленджике, но большинство раковин все же обросло колониями мшанок и многочисленными баланусами, охотно поселяющимися на заднем конце раковин и других местах.

Азовское море

Общая характеристика бассейна и его фауны

Азовское море, которое можно рассматривать как опресненную лагуну Черного, имеет площадь 37600 км², максимальную глубину около 14 м, среднюю - около 7 м. Через Керченский пролив Азовское море соединяется с Черным, куда сбрасывает часть своих вод, обогащенных питательными веществами и минеральной взвесью, а взамен получает осветленные, но более соленые воды. Средняя соленость воды Азовского моря - 11,2‰ но в пределах бассейна она испытывает значительные колебания; от 0,3‰ в области дельты Дона до 17,5‰ в придонных слоях Керченского пролива. Отмечают несколько измененный состав солей воды Азовского моря - он сдвинут в сторону некоторого повышения сульфатов и Mg-содержащих карбонатов (Зенкевич, 1957). Вся толща воды Азовского моря хорошо прогревается, достигая температуры свыше +20° в летнее время даже в придонных частях. Среднегодовая температура поверхностных слоев около +12°, максимальная - около

30°. Зимой в прибрежных частях и в Таганрогском заливе образуется ледовый покров, удерживающийся от полутора до четырех с половиной месяцев. Глубинные слои сохраняют положительные температуры (+1,67°) даже зимой. Обычно воды достаточно насыщены кислородом, но летом в тихую погоду в придонных слоях могут наступать заморы в связи с накоплением продуктов распада громадных количеств органического вещества - сероводорода и аммиака - и катастрофическим падением содержания кислорода. Сочетание ряда благоприятных факторов (мелководность, оптимальная температура, обилие питательных веществ, свет, вентиляция) обуславливает чрезвычайно высокую продуктивность Азовского моря, для которого при качественном обеднении фауны (табл. 8), характерно количественное изобилие.

Таблица 8

Состав донной фауны Азовского моря по группам
(по В.П.Воробьеву, 1949)

| Группа организмов | Количество видов | В % от всей фауны |
|------------------------|------------------|-------------------|
| Кишечнополостные | 3 | 2,2 |
| Мшанки | 2 | 1,4 |
| Усоногие ракообразные | 2 | 2,4 |
| Остальные ракообразные | 58 | 42,7 |
| Черви | 36 | 26,5 |
| Брюхоногие моллюски | 8 | 5,9 |
| Двустворчатые моллюски | 15 | 11,1 |
| Личинки насекомых | 12 | 8,8 |

Среди донной фауны различают средиземноморских иммигрантов (42%), реликты каспийской фауны (26%), древнечерноморские реликты (11%), ультрагалинские (3%) и пресноводные (15%) формы. Пресноводная фауна развита в дельте Дона, реликтовая каспийская - в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива (Мордухай-Болтовский, 1960), западная часть Таганрогского залива и собственно Азовское море заселены средиземноморской фауной, ультрагалинская фауна заселяет Сиваш и соленые кубанские лиманы.

По плотности населения на первом месте стоят ракообразные, но по биомассе господствуют двустворчатые моллюски, заселяющие все дно бассейна, поставляющие громадное количество ракуши, слагающей косы, пересыпи, пляжи и служащие кормовой базой для ценных рыб, обитающих в Азовском море (табл.9).

Три четверти биомассы бентоса дают двустворчатые моллюски (недаром В.П.Воробьев назвал Азовское море "моллюсочным"), в составе которых: *Unio pictorum*, *U.tumidus*, *Pseudanodonta complanata*, *Cardium edule*, *Abra ovata*, *Corbulomya maotica*, *Mytilaster lineatus*, *Dreissena polymorpha*, *Monodacna colorata*; отметим также мидию -

Таблица 9

Соотношение различных групп бентоса Азовского моря в среднем на м² к числу экземпляров и биомассе (по В.П.Воробьеву, 1949)

| Название групп | а | % | б | % |
|------------------------|-------|--------|-------|--------|
| Двустворчатые моллюски | 971 | 6,30 | 98,50 | 74,20 |
| Ракообразные | 11345 | 74,00 | 15,26 | 11,60 |
| Черви | 1939 | 12,60 | 7,50 | 5,80 |
| Усоногие ракообразные | 170 | 1,20 | 7,40 | 5,70 |
| Брюхоногие моллюски | 741 | 4,90 | 3,14 | 2,50 |
| Прочие | 152 | 1,00 | 0,20 | 0,20 |
| Итого | 15318 | 100,00 | 132 | 100,00 |

а - средняя плотность; б - средняя биомасса г/м²

Mytilus galloprovincialis, не входящую в число руководящих и характерных форм, но достигающую наибольших размеров из всех представителей бентоса собственно Азовского моря. Среди брюхоногих моллюсков массовой формой является *Hydrobia ventrosa*, а в дельте Дона - *Viviparus viviparus*. Усоногий рачок *Balanus improvisus* в массовых количествах встречается на относительно жестких грунтах. Заметную роль играют черви *Nephtis* и *Nereis*, а в западной части Таганрогского залива - остракода *Cyprideis littoralis*.

Распределение осадков, глубин, солености

Наблюдения проводились по всей акватории Азовского моря, Таганрогскому заливу и дельте Дона (рис.29). Характер осадков Азовского моря в значительной мере определяется составом и количеством терригенного материала, приносимого Доном. Наиболее грубая часть влекомого материала сгруживается в дельте Дона и восточной части Таганрогского залива, где развиты мелкозернистые илстые пески и песчаные илы; в протоках иногда встречаются песчаные илы с небольшим количеством не крупных галек. Песчаный грунт часто прикрывается тонким слоем жидкого ила с растительным детритом (в заводях). Пески обычно содержат то или иное количество ракуши, местами переходя в ракушечник - на отмелях и вдоль берегов. Центральная часть Таганрогского залива глубже 3-3,5 м занята тонкими темными илами, которые содержат громадное количество ракушинок остракод и Ф.Д.Мордухай-Болтовским (1937) названы остракодовыми. Вдоль побережий Азовского моря узкой полосой (несколько десятков метров) тянутся прибрежные мелко-среднезернистые пески, отмытые от алевритового и глинистого материала и содержащие значительное количество ракуши и ракушечного детрита. По данным Ф.А.Шербакова (1966), карбонатность песков составляет 15-20%, а на косах иногда образуются почти чисто ракушечные отложения. Мористее пески и песчаные ракушечники постепенно сме-

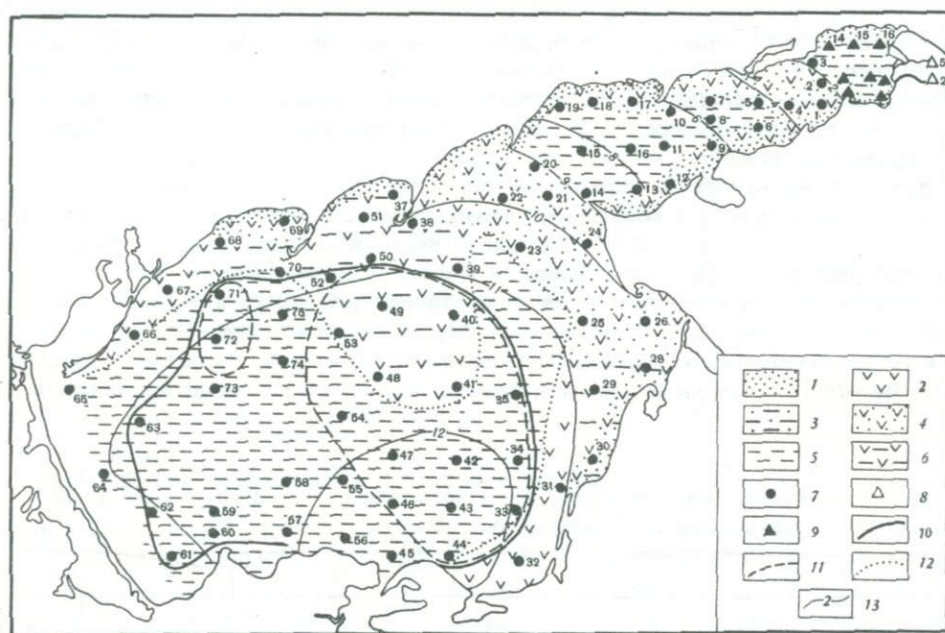


Рис. 29. Станции наблюдений, характер осадков и распределение соленостей в Азовском море (по полевым наблюдениям 1965 г.)

1 - песок, 2 - ракуша, 3 - песок илстый, 4 - песок с ракушей, 5 - ил, 6 - ил с ракушей, 7 - станции в Азовском море, 8 - станции в Таганрогском заливе, 9 - станции в дельте Дона, 10 - осадки, зараженные сероводородом, 11 - зона наддонного заражения сероводородом, 12 - граница илов, 13 - изогалины в ‰

няются илисто-песчаными и песчано-илистыми ракушечниками, которые распространены более широко и занимают значительные площади: ширина полосы их может достигать в районах кос десятков километров. Ракушечные илы обычно имеют трехслойное строение: сверху идет светлая буроватая глинистая пленка мощностью 1-3 см, ниже следует ил глинистый с небольшим количеством тертой ракуши - 5-10 см, и, наконец, илистый ракушечник - уплотненный грунт, переполненный захороненной ракушей. Вся центральная часть Азовского моря глубже 9 м заполнена мягким полужидким илом, серым или черным, содержащим раковинки *Abra* и *Cardium*. В наиболее глубоководной части примесь ракуши двусторчатых моллюсков невелика, так как в этой зоне, страдающей периодически от недостатка кислорода, в основном поселяются черви и крохотные гидробии.

Таким образом, в Азовском море наблюдается закономерная смена грунтов от содержащих наиболее грубый обломочный материал вдоль побережий и на косах до тонких глинистых в центральной части бассейна. В распределении биогенных компонентов - ракуши и раковинного детрита - в целом, отмечается та же закономерность: наибольшее количество ракуши сгруживается на мелководьях (косы и их продолжения) в связи с выносом ракуши волнениями и течениями. Затем следует обширная зона смешанных илисто-ракушечных грунтов и, наконец, центральная часть, относительно обедненная ракушей (см. рис.29). Подробный анализ распределения осадков и особенностей осадконакопления в Азовском море можно найти в работах Л.Н.Ботвинкиной (1954), Д.Г.Панова и М.К.Спичака (1961), Н.В.Логвиненко и И.Н.Ремизова (1963), Ф.А.Шербакова и Ю.А.Павлидиса (1964), А.Н.Александрова (1965), А.М.Бронфмана (1966), Ю.П.Хрусталева (1966), Ю.П.Хрусталева и Ф.А.Шербакова (1968).

Распределение осадков связано с распределением глубин, которые наименьших величин (0-2 м) достигают вдоль побережий, в области подводной дельты Дона (1,5-4 м) и на отмелях восточной части Таганрогского залива (2-3 м). Значительная часть территории имеет глубину свыше 10 м, а в центральной части располагается область наибольших глубин - свыше 12 м, протягивающаяся в направлении Бердянская коса - Керченский пролив с некоторым отклонением в западном направлении. Смещение максимальных глубин в западном направлении следует связывать с расположением основной питающей провинции на востоке (бассейны рек Дона и Кубани). В направлении восток-запад интенсивность процессов аккумуляции снижается, что хорошо заметно и по изменению прозрачности воды: наибольшая прозрачность 2,5-3 м наблюдалась в центральной и западной частях, у входа в Керченский пролив - 1,9 м, у выхода из Таганрогского залива - 0,9-1,2 м, а в восточной части Таганрогского залива (вне подводной дельты) - 0,5 - 0,65 м. Максимальная глубина по замерам 1965 г. равняется 13,9 м.

Таким образом, наименьшие глубины совпадают с областями энергичной аккумуляции терригенного и биогенного материала, а зоны наибольших глубин аккумулируют, в основном, мелкоалевритовый и глинистый материал. Конфигурация отмелей контролируется течениями, одно из которых связано с Доном и направлено вдоль северного берега на юго-запад.

Соленость Азовского моря закономерно изменяется от устья Дона к Керченскому проливу (см. рис.29) и в значительной мере контролируется количеством воды, приносимой Доном. Наиболее резко увеличение или уменьшение стока сказывается на Таганрогском заливе. М.Я.Некрасова (1970) сообщает, что в многоводные годы соленость в восточной части залива бывает 0,5‰ в центральной - 2,5, и в западной - 5,0‰; в маловодные она достигает, соответственно 5,0, 7,5 и 12‰. По средним данным, в дельте Дона соленость исчезающе мала, в области подводной дельты увеличивается с востока на запад от 0,5 до 2‰, возрастая в западной части, у выхода в Азовское море до 9‰. Центральная и западная части моря заполнены водами с соленостью 11-11,5‰, у Керченского пролива она повышается до 12‰, а в придонной части и выше.

В связи с зарегулированием речного стока существенно сократилось поступление пресных вод в Азовское море. Этим вызвано растущее осолонение водоема и связанное с ним перераспределение биоценозов (Старк, 1956; Некрасова, 1970). Изменилось также и соотношение между аккумулируемыми осадками, половина которых приносилась Доном и Кубанью, в основном за счет сокращения песчаных фракций.

Распределение биоценозов (рис.30).

При продвижении от дельты Дона на юго-запад до Керченского пролива наблюдается закономерная смена биоценозов от пресноводных и солоноватоводных до морских. Биоценоз дельты Дона носит пресноводный характер (*Pseudanodonta - Unio - Dreissena Monodacna*). В области аван-дельты он сменяется солоноватоводными биоценозами *Dreissena - Monodacna* и *Monodacna*, центральная часть Таганрогского залива (6-8%) заселена остракодами, а у выхода из залива и собственно в Азовском море обитают эвригалинные морские формы - *Cardium, Abra, Mytilaster, Balanus, Hydrobia* и другие, распределяющиеся в различных комбинациях в зависимости от биотических и абиотических факторов.

В прибрежных частях тихих протоков, где глубина достигает примерно одного метра, на заиленном дне, покрытом живыми и отмершими водорослями, наблюдалась следующая картина распределения моллюсков. Активно передвигающиеся растительноядные вивипарусы во множестве обитают у самого дна, ползая по водорослям. *Unio* и *Pseudanodonta* лежат, полупогрузившись в ил и выставив верхнезадние концы, на которых поселяются дрейссены (табл. I). Количественно *Dreissena* является ведущим компонентом этого биоценоза (на 10 раковинах беззубок подсчитано 250 дрейссен), далее следует *Viviparus*; *Pseudanodonta* относится к характерным формам. По биомассе же на первое место нужно поставить *Pseudanodonta* (табл. I), достигающих очень крупных размеров - максимальная длина их более 100 мм. Размеры дрейссен от 15 до 30 мм.

В центральных частях протоков, где дно более чистое, песчаное, на глубинах 1,5 - 2,5 м кое-где обитают монодакны. Они сохранили свой "морской облик", достигают больших размеров (30-40 мм); отмечаются "пятна" с очень высокой плотностью. Совместно встречаются несколько уплощенные почти симметричные раковины и более выпуклые, слегка вытянутые назад, с сильным зиянием заднего конца. Зияющих

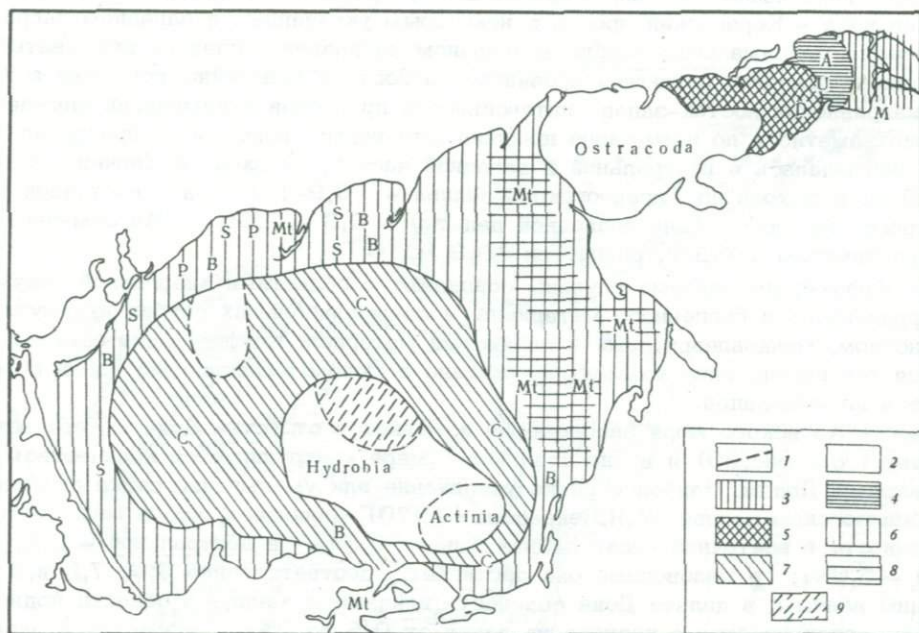


Рис. 30. Схема распределения биоценозов (по полевым наблюдениям 1965 г) Азовское море

1 - границы биоценозов, 2 - участки без живых двустворок, 3 - биоценоз *Pseudanodonta* (A) *Dreissena* (D), *Unio* (U), 4 - *Dreissena, Monodacna* (M), 5 - *Monodacna*, 6 - *Cardium* (C), 7 - *Abra* (S), 8 - *Balanus* (B), *Mytilaster*, 9 - *Hydrobia, Abra*. Mt - *Mytilus*, P - *Pectinaria*.

На схеме буквами показаны сопутствующие формы

мало. На раковинах живых и мертвых монодаки поселяются дрейссены. В.П.Воробьев отмечал приуроченность монодаки к глубинам 1,5 - 5 м и солености от 0,03 до 3,5‰, оптимально до 1,5‰. Монодаки частично или полностью зарываються в осадок, предпочитая полужесткие грунты и хорошо аэрируемые участки дна.

В области аван-дельты, где развиты песчано-илистые, илесто-ракушечные и песчано-ракушечные грунты, ведущими формами являются *Dreissena* и *Monodaca*. Эти формы поставляют основную массу ракуши, входящей в состав грунтов. Накапливается как тертая ракуша, так и целые створки и неразъединенные раковины. В крайней восточной части Таганрогского залива, встречаются псевдоанодонты, унио, вивипарусы. Западнее, где соленость становится более ощутимой и достигает 1-2‰, господствуют монодакны (см. рис. 30). Единично отмечаются *Unio*, видимо, расселяющиеся по струям донской воды. В средней части этой зоны Таганрогского залива наблюдаются илистые полужидкие грунты с ракушей. Ил лежит тонким слоем 10-15 см, а ниже идет песчано-ракушечный или илесто-ракушечный грунт. Живых моллюсков в этой зоне не встречено. Таким образом, площадь, занятая биоценозом монодакны, имеет подковообразную форму.

М.Я.Некрасова (1970) отмечает, что до зарегулирования стока Дона в многоводные годы монодакна расселялась шире, проникая в центральный и западный районы залива. В настоящее время постоянный ареал ее обитания сократился почти в три раза.

Западнее Таганрога биоценоз еще более обедняется. Исчезают дрейссены, хотя в осадке встречаются их отбеленные разъединенные створки. С повышением солености резко уменьшается количество и плотность поселений монодакны, а размер ее раковин уменьшается. В зоне солености 5-6‰ встречены только единичные очень мелкие (менее 10 мм) монодакны. В этой зоне в составе ракуши появляются створки кардиумов, проникновение которых так далеко на восток связывают с увеличением солености в маловодные годы.

Вся центральная часть Таганрогского залива, кроме прибрежного мелководья, занята темными илистыми грунтами. Здесь, при солености 6-8‰, не было встречено живых моллюсков. По В.П.Воробьеву (1949) и Ф.Д.Мордухай-Болтовскому (1937) - это область обитания остракод, количество которых на квадратный метр исчисляется сотнями тысяч, а илы, обогатенные их раковинками, названы остракодовыми. В илах в небольшом количестве отмечена ракуша различной сохранности. Преобладают кардиумы, створки монодаки редки, еще реже встречаются мелкие абры. В западной части Таганрогского залива кардиум обитает постоянно, расширяя свой ареал в маловодные годы. Миграция осуществляется как переносом личинок, так и передвижением взрослых особей.

Сразу же по выходе из Таганрогского залива расположена область развития песчано-ракушечных грунтов с глинистыми илами, занимающая северо-восточную часть дна Азовского моря. Наличие жестких грунтов и повышение солености вызывают смену и усложнение биоценоза - появляются усоногие раки, спиррорбисы и мелкие крабы, а из моллюсков - митиластеры и мидии, т.е. организмы, нуждающиеся в опоре для прикрепления. Постоянно присутствуют кардиумы и абры. Наиболее многочисленны здесь баланусы и митиластеры. Баланусы гроздьями нарастают на раковины живых моллюсков и на мертвую ракушу (см. табл. I). Часто баланусы дают многоэтажную колонию, при этом особи, находящиеся в центре внизу, погибают.

На раковинах живых мидий баланусы поселяются чаще всего в области диагонального возвышения, замочного края и заднего конца, на кардиумах - только на заднем конце. Створки погибших моллюсков усеяны баланусами сплошь, с внешней и внутренней стороны (см. табл. I). На баланусах, в свою очередь, часто прикрепляются митиластеры. Мидии не образуют массовых поселений, встречаются сначала единично, а южнее более часто, но в число характерных форм не могут быть включены. При продвижении с северо-запада на юго-восток раковины мидий становятся крупнее, а количество обрастаний увеличивается: добавляются мшанки, не дающие, правда, таких мощных колоний, как в Геленджикской бухте. Мидии обычно "заякориваются" на грунте, скрепляя биссусом по нескольку раковин кардиумов, слагающих ракушу.

Основная часть территории дна Азовского моря занята илами с большим или меньшим содержанием ракуши. С удалением от берега и повышением глубин изменяется ин-

тенсивность вентиляции придонных вод и увеличивается их загрязнение продуктами распада органических веществ растительного и животного происхождения. Характер грунта, глубины, соленость и режим аэрации придонных вод обуславливают состав донного населения. Из моллюсков наиболее приспособленными к условиям Азовского моря являются *Cardium* и *Abra*. Оба они – представители инфауны, но кардиум зарывается в ил не полностью, оставляя свободным задний конец сифонами, и может активно передвигаться. По образу питания кардиум – фильтратор, абра – детритоид, так что, несколько конкурируя за грунт, они не являются конкурентами в пище. Обе формы развиваются в массовых количествах и во множестве поедаются рыбами. Обычно они встречаются совместно, но абра более устойчива к кислородной недостаточности и сероводородному заражению. На участках дна, где особенно часты заморные явления, кардиум встречен в ограниченных количествах (молодые экземпляры) или отсутствует, а абра иногда встречается в огромных количествах (200–400 экз/0,1 м²). Захороненная в черных илах ракуша и раковины живых двустворок обычно чернеют с поверхности. На участках, где сероводородное заражение особенно велико и развито не только в грунте, но охватывает и придонный слой воды, не выживает и абра. Так, в Темрюжском заливе был отмечен участок, где живые моллюски отсутствовали, а на мертвой редкой ракуше и обрывках растений во множестве расселилась мелкая (до 10 мм) актиния. Актинии были встречены также на участке между Бердянской и Обиточной косами на ракушечном грунте в биоценозе *Cardium-Abra, Mytilaster, Balanus*. Размеры раковин кардиумов и абр увеличиваются с увеличением солености, но и другие условия играют не маловажную роль. Размеры и толщина раковин моллюсков, обитающих на илисто-ракушечных грунтах аэрируемых зон больше, чем у живущих на илах и на больших глубинах (более 10 м). О.А.Бессонов (1970), детально исследовавший геохимические связи двустворчатых моллюсков Азовского моря с окружающей средой, выделил несколько разновидностей кардиумов – морфы А, В_I, В_{II} и С, приуроченные к определенным районам морского дна. Морфа А приурочена к западной части Таганрогского залива, толстостенна и округла. Морфа В_I, менее толстостенная и выпуклая, обитает в восточной части моря, а морфа В_{II} – наиболее тонкостенная и наименее выпуклая, располагается в западной части. Эти данные подтверждают наши наблюдения о влиянии абиотических факторов на морфологию раковин. Самые крупные раковины абр встречены на илистом ракушнике северного побережья на глубине 9,1 м. Абра здесь достигает величины 20 мм и больше, раковинка становится крепкой и непрозрачной.

На илисто-ракушечных и песчано-ракушечных грунтах между о-вом Бирючьим и косой Обиточной во множестве встречается *Pectinaria* – червь, строящий узкие конусовидные домики. Из двустворок здесь же обитает *Cardium* и *Abra*, единично – *Mytilus* и *Mytilaster*.

Наиболее глубокая зона центральной части Азовского моря занята жидкими глинистыми илами с запахом сероводорода. Руководящей формой биоценоза является карликовая гастропода *Hydrobia ventrosa*, плотность которой, по данным В.П.Воробьева (1949), достигает 2–3 тысяч экземпляров на м². Отмечены черви *Nephtis, Nereis* и очень мелкие *Abra*, т.е. организмы, выносящие кислородную недостаточность и избыток сероводорода. Но абра все же уступает в выносливости червям и гидробии, полностью отсутствуя на некоторых участках. Перечисленные животные обитают по всей территории Азовского моря, но благодаря тому, что другие организмы не приспособлены к столь тяжелым условиям обитания, здесь создан своеобразный угнетенный биоценоз из наиболее эврибионтных организмов. Именно в центральной части Азовского моря особенно резко и часто проявляются периодические заморы, связанные с рядом причин: плохая вентиляция придонных слоев воды вследствие низкой динамики среды, застойные явления при длительном безветрии и высокой температуре воды в летнее время, дефицит кислорода в связи с быстрым и обильным развитием организмов и расход его на окисление органического вещества, накопление сероводорода и других продуктов разложения животных и растительных остатков. В западной части Таганрогского залива заморы могут быть связаны и с резким изменением солености в паводок, или при сгонно-нагонных течениях. С экологической точки зрения Азовское море представляет исключительный интерес. На его небольшой площади, при очень малых глубинах и практически плоском дне прослеживается четкая смена различных фаун, области обитания которых не разграничены механическими барьерами.

Смешивания морских и солоноватоводных биоценозов не происходит: ареалы обитания двустворчатых моллюсков разведены обширной зоной (6–8‰) обитания ост-ракоид, одинаково неблагоприятной как для морских, так и для солоноватоводных двустворок. Характер биоценозов контролируется соленостью и типом донных осадков, связанных, в свою очередь, с глубиной и динамикой среды. Особенно требовательны к грунтам прикрепляющиеся и прирастающие организмы, предпочитающие жесткие малоподвижные грунты. Зарывающиеся и полужарывающиеся формы практически встречаются на всех типах грунтов, но предпочитают мягкие – ил с ракушкой и т.п. Важную роль в формировании биоценозов играют условия аэрации. Из двустворчатых моллюсков наиболее приспособленной к недостатку кислорода является абра, кардиум охотнее поселяется в зонах с меньшим дефицитом кислорода, а митиластер и мидия встречаются только на жестких грунтах хорошо аэрируемых мелководий. Наиболее широко распространенными формами являются кардиум и абра, обитающие по всему Азовскому морю, но особенно многочисленны в зоне мягких и полумягких грунтов и уступающие только наиболее глубинную зону жидких илов гидробии и червям. Размеры раковин морских организмов увеличиваются с увеличением солености. Повышение солености является угнетающим фактором для пресноводных и солоноватоводных моллюсков, раковины которых по мере приближения к зоне критической для них солености становятся мельче. Толщина и выпуклость створок связаны с динамикой среды и характером грунта. Наиболее крупные и толстостенные раковины абра (*Abra ovata* f. *crassa*) наблюдались на ракушечно-илистых грунтах.

Пресноводные *Unio* и *Pseudoanodonta* не обитают западнее авандельты Дона, но единичные *Unio* заходят по струям донской воды в восточную часть залива. В дельте и авандельте Дона наблюдается смешение пресноводных и солоноватоводных форм. При этом выходы из моря, ставшие солоноватоводными, более эвригалинны, чем настоящие пресноводные формы. *Monodacna* поселяется и в пресных донских водах и в солоноватой воде Таганрогского залива, но повышение солености свыше 4‰ действует на нее угнетающе. *Dreissena* приспособилась преимущественно к пресноводной среде, стеногалинна, заселяет низовья Дона и авандельту, где является руководящей формой, но глубоко в залив не проникает. Следует отметить, что в условиях, где совсем не сказывается влияние солоноватых вод, дрейссена, хотя и образует массовые поселения, приобретает угнетенный облик. В коллекции Литологической лаборатории МГУ имеется образец с левого берега Волги (в 1,5 км выше д.Боровое в районе г.Куйбышева) – здесь дрейссены густо обросли кусок сваи. Размеры их находятся в пределах нескольких миллиметров.

Ракуша отмерших моллюсков в значительной мере остается на месте обитания, с перебивом или без него. Раковины пресноводных форм не заносятся в Азовское море и чрезвычайно редки (обломки) в Таганрогском заливе, где в восточной части ракуша состоит из раковин монодаки и дрейссен, а в западной – кардиумов с примесью монодаки. На северном побережье моря наблюдается вынос ракушки к берегу. В составе ракушки собственно Азовского моря преобладает кардиум, заметную примесь составляют раковины ныне отсутствующих в Азовском море толстостворчатых венусов, вымытых из древнечетвертичных отложений и имеющих вполне свежий вид.

Сравнительная характеристика районов наблюдений

Условия обитания; факторы, благоприятные и неблагоприятные для жизни двустворок

Изученные районы различны не только по географическому положению, но имеют и другие особенности, сводящиеся к сочетанию ряда факторов, различно воздействующих на моллюсков.

Соленость (рис.31). В Дальне-Зеленечкой губе Баренцева моря соленость колеблется от 30 до 34,5‰, т.е. близка к океанической. В проливе Великая Салма Белого моря – 26–28‰. Более значительное распреснение наблюдается летом в отлив во время дождей и стока талых вод. Соленость Черного моря 17,5–18‰, примерно в два раза ниже нормальной. Еще более распреснено Азовское море, соленость которого в зоне обитания мидий изменяется от 8 до 12‰.

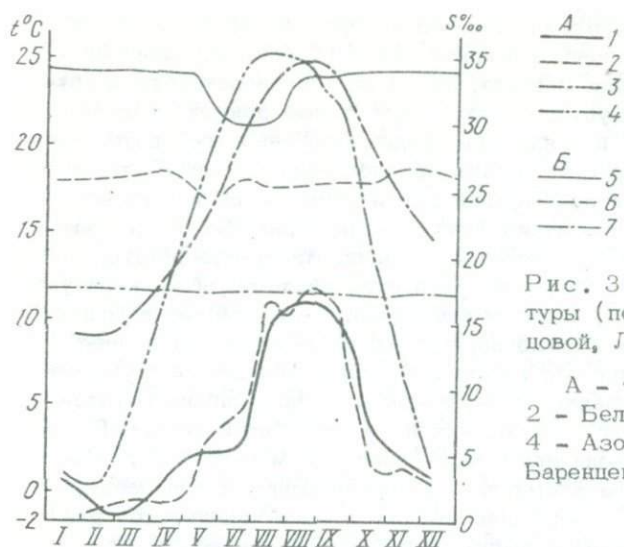


Рис. 31. Изменение солёности и температуры (по данным Н.Н.Барсановой, Н.М.Перцовой, Л.А.Зенкевича, Н.М.Книповича)

А - температура: 1 - Баренцево море, 2 - Белое море, 3 - Геленджикская бухта, 4 - Азовское море; Б - солёность: 5 - Баренцево, 6 - Белое, 7 - Черное моря

Температура воды (см. рис. 31) в северных морях¹ колеблется от -1 до $+12^{\circ}\text{C}$, поднимаясь в кутовых частях губ до $+16^{\circ}$. Зимой во время отливов все зимующие на литорали организмы испытывают влияние отрицательных температур, а летом - перегреваются. Для Черного моря средние температуры колеблются от $+8,8$ до $+24,4^{\circ}$, т.е. обитатели мелководья практически не подвергаются влиянию низких температур, за исключением редких случаев особенно суровых зим и влияния сгонных ветров, обнажающих места поселений прибрежных мидий. Средние температуры Азовского моря от $+2$ до $+24^{\circ}\text{C}$, но в зимнее время образуется ледовый покров близ берегов. В наиболее теплые летние месяцы вода южных морей может прогреваться до $26-27^{\circ}$, а в Азовском море и больше.

Грунт. Мидии поселяются на различных грунтах. Для северных морей обычные места их поселений - скалы, каменисто-песчаные, реже, илстые пляжи, водоросли и др. При этом для Баренцева моря более обычны скалы и валунные россыпи. Для изученного района Черного моря характерно развитие в прибрежной части скальных и каменистых грунтов, которые и служат местом поселения мидий, но особенно охотно они обрастают портовые сооружения, сваи причалов и т.д. Азовские мидии заселяют наиболее жесткие для этого бассейна илесто-песчано-ракушечные грунты.

Динамика среды и глубины. Литоральные мидии северных морей обитают в приливо-отливной зоне на глубинах $0,8-4,5$ м, т.е. в полосе, где наиболее сильно сказываются волноприбойная и приливо-отливная деятельность, действие вдоль береговых течений и штормов, особенно у открытых скальных берегов и мысов. Мидии Черного моря, обитающие на глубинах $0,8-2$ м (более глубинные в данной работе не затрагиваются) не испытывают влияния приливо-отливной деятельности, но динамика среды все же достаточно велика: течения, прибои, а иногда и штормы, вызывающие мощные сгонно-нагонные течения. Азовские мидии живут на глубинах $5-8$ м в условиях пониженной динамики среды. Волнения, достигающие дна и перемешивающие толщу воды, редки.

Время осушения. Мидии северных морей в зависимости от заселяемых ими зон осушаются на период от 0 (переход к сублиторальным условиям) до 20 и более часов в сутки. Черноморские прибрежные мидии осушаются во время сильных сгонов, что при длительном воздействии приводит к их массовой гибели, но регулярно осушения не испытывают. Азовские мидии постоянно находятся в водной среде.

Условия питания. Наиболее мощной кормовой базой обладает Азовское море. Прочие моря значительно беднее пищей; из изученных районов этим особенно отличается Голубая бухта Черного моря.

¹ Здесь и ниже "северными" именуются Баренцево и Белое моря, "южными" - Азовское и Черное.

Массовость поселений. Массовые поселения (банки) на указанных глубинах характерны только для Белого моря – на пологих пляжах при наличии течений. На скальных грунтах и портовых сооружениях Баренцева, Белого и Черного морей мидии образуют массовые поселения другого типа – щетки обрастаний. Для Баренцева моря, исключая массовые поселения на скалах, характерны относительно мелкие колонии. Для Азовского моря массовых поселений мидий не отмечено.

Количество обрастаний в северных морях обычно невелико, особенно для мидий, обитающих в верхних зонах литорали. Мидии южных морей, особенно в Гелленджикской бухте и Азовском море, обрастают громадным количеством различных организмов и растений (митиластер, баланус, мшанки, губки, гидроида, водоросли).

Враги. Мидии северных морей служат объектом питания морских звезд, хищных гастропод и губок, рыб и птиц. Прибрежные же мидии южных морей практически активных врагов не имеют.

Аэрация. Мидии могут переносить весьма значительное понижение кислорода в воде, но все же предпочитают хорошо аэрируемые участки, к каковым относятся все описанные выше местообитания северных и южных морей. Только в Азовском море в штилевую погоду при значительном прогреве воды аэрация придонных вод затруднена.

Перечисленные факторы сведены в табл.10, в которой крупным шрифтом выделены благоприятные для обитания мидий условия.

Таблица 10

Основные факторы, определяющие условия обитания на прибрежном мелководье

| Факторы | Баренцево море | Белое море | Черное море | Азовское море |
|----------------------------|---|------------------------------|--|----------------|
| Соленость в ‰ | 30-34,5 | 26-27 | 17-18 | 0,3-12 |
| Пригодный субстрат | МНОГО | МНОГО | ДОСТАТОЧНО | Мало |
| Подвижность среды | Высокая до чрезмерной и УМЕРЕННАЯ | Высокая и УМЕРЕННАЯ | УМЕРЕННАЯ | Низкая |
| Осушение | РЕГУЛЯРНЫЕ ПРИЛИВЫ И ОТЛИВЫ. Длительное осушение верхней литорали | | ОТСУТСТВУЕТ Редко – катастрофическое | |
| Аэрация | ОЧЕНЬ ХОРОШАЯ | | ДОСТАТОЧНАЯ | Местами низкая |
| Температура, °С | -1 +12 Резкие суточные и сезонные колебания; промораживание и перегревание | -1 - +16 | +8,8 - +24,4 ОБИЛИЕ ТЕПЛА, НЕТ РЕЗКИХ КОЛЕБАНИЙ | +2 - +24 |
| Щелочной резерв | Невысокий | | ВЫСОКИЙ | |
| Кормовая база | В губах и бухтах на открытом побережье – бедная | ДОСТАТОЧНАЯ, | ДОСТАТОЧНАЯ | ОБИЛЬНАЯ |
| Конкуренты в пище и грунте | НЕМНОГО | | Много | Очень много |
| Внутривидовая конкуренция | ОТСУТСТВУЕТ | Взаимное угнетение на банках | НЕ СКАЗЫВАЕТСЯ | НЕТ |
| Враги | Очень много | | МАЛО | |

Для каждого бассейна имеются факторы, способствующие процветанию мидий и угнетающие их. Северные мидии обитают в суровых климатических условиях при длительном воздействии низких температур, испытывают регулярное осушение (пе-

перыв в питании, изменение температуры и солености), страдают от обилия хищников. Однако они не испытывают территориального голода, так как обилие жестких грунтов позволяет прикрепляющимся организмам расселяться, занимая различные экологические ниши. Отмечается особенно четкое разделение по поясам для Баренцева моря. Основной конкурент мидий в грунте и, частично, пище – баланус, – обычно образует массовые поселения выше уровня обитания мидий у границы прилива. Нормальная или достаточная соленость, достаточное количество пищи, очень хорошая аэрация компенсируют воздействие неблагоприятных факторов. На литорали возникают массовые поселения мидий, достигающих 50–70 мм в Баренцевом море и до 40–50 мм (средний размер 30 мм) в Белом море. Сублиторальные мидии и мидии нижних горизонтов литорали отличаются более крупными размерами.

Черноморские мидии, находящиеся в условиях резко пониженной солености, местами при недостатке питательных веществ, имеют к тому же большое количество конкурентов в борьбе за территорию и пищу. Однако соленость черноморской воды далека от нижнего предела возможности обитания мидий и является для них вполне благоприятной; отсутствие отливов дает возможность непрерывной фильтрации, а обилие тепла и хорошая аэрация обеспечивают высокий темп роста. Отсутствие в мелководье активных врагов, кроме крабов, также благоприятствует процветанию мидий в Черном море: они отличаются крупными размерами – 60–80 мм в Геленджикской бухте, до 110 мм в Новороссийской и районе г.Туапсе.

Азовские мидии обитают в условиях очень низкой и непостоянной солености, страдают от недостатка подходящих грунтов, вытесняются более приспособленными к данной среде двустворками, ожесточенно конкурируют с баланусами (последние подавляют мидий, массами прикрепляясь к их створкам). Часть личинок мидий уносится в Керченский пролив, значительная часть молоди гибнет, не находя подходящих условий или будучи уничтожаема рыбой. В то же время исключительное обилие пищи, тепла и отсутствие осыхания дают возможность быстрого развития осевших особей. Азовские мидии достигают размеров 40–50 мм, а для Керченского пролива В.П.Воробьев (1938) отмечает предельный размер в 90–92 мм.

Здесь перечислены только наиболее важные факторы, влияющие на рост и форму раковин столь широко распространенного на прибрежном мелководье рода *Mytilus*, обладающего высокой приспособительной способностью к самым различным сочетаниям абиотических и биотических условий. Разумеется, эти факторы для двустворчатых моллюсков еще более многообразны.

Изменчивость раковин мидий в зависимости от условий обитания

Морфология раковин мидий отличается большим разнообразием. При этом отличия могут быть настолько разительными, что располагая лишь материалом той формы сохранности, какая свойственна раковинам двустворок верхнепалеозойских угленосных отложений, по форме раковин можно было бы отнести ряд экземпляров ныне живущих мидий не только к разным видам, но и родам. Встречаются мидии с копьевидной вытянутой раковиной и сильно сглаженным верхнезадним углом; имеются чрезвычайно выпуклые толстостворчатые раковины с грубоскульптурной поверхностью, в то время как обычными являются клиновидные раковины с хорошо выраженным верхнезадним углом, расширяющиеся вниз и назад. Раковины различных очертаний наблюдаются у мидий, обитающих не только на различных участках дна, но и в пределах единого биотопа. Форма раковин и размеры определяются совокупностью ряда факторов.

Соленость. Соленость является одним из важнейших показателей условий обитания моллюсков, наибольшее качественное разнообразие которых характерно для бассейнов с нормальной океанической или близкой к ней величиной солености, особенно в сочетании с благоприятными климатическими факторами (см. рис.42). При уменьшении или увеличении солености водной среды число видов двустворчатых моллюсков быстро уменьшается. При прочих равных условиях отклонение от нормальной солености влечет за собой уменьшение размеров моллюсков, что хорошо прослеживается на примере двустворок Баренцева и Белого морей, Черного и Азовского. При этом в Азовском море величина раковин мидий увеличивается при продвижении с севера на юг, т.е. с увеличением солености.

На двустворок пресноводных и солоноватоводных повышение солености действует угнетающе, примером чему может служить монодакна, превосходно развивающаяся в дельте Дона и в крайней восточной части Таганрогского залива, где раковины ее крупные (до 40 мм) и толстостворчатые. С продвижением вглубь Таганрогского залива в сторону моря соленость возрастает, а раковины монодакны становятся мельче и тоньше. При солености 6% наиболее крупные экземпляры не превышают 10 мм.

Изменение солености не оказывает прямого воздействия на форму раковины. Так, раковины мидий, обитающих в русле ручья на литорали Беломорской станции в условиях периодического опреснения, имеют ту же форму, что и мидии, поселившиеся на некотором отдалении, где опресняющее воздействие ручья не сказывается в такой мере. Размеры мидий в русле даже превышают таковые мидий с подводных берегов. Очевидно, сказывается термостатирующее воздействие ручья, не позволяющее в отлив обитающим здесь моллюскам перегреваться или перемерзнуть. Формы раковин мидий Баренцева и Белого морей одинаковы и, при сравнении сходных местообитаний, не отличаются ничем, кроме размеров. То же относится и к азово-черноморским мидиям из сходных местообитаний на фоне отличающейся солености. Если же сравнить бело-баренцевоморских и азово-черноморских мидий, то у последних наблюдается большее развитие в высоту и большая толщина раковин. Но в данном случае, кроме разницы в солености, значительно отличаются и другие условия обитания — климат, большая насыщенность азово-черноморских вод солями кальция и др. Таким образом, некоторое изменение формы раковин мидий южных морей естественно рассматривать как результат комплексного воздействия ряда факторов, тем более, что близкие формы раковин встречаются у черноморских и баренцевоморских мидий, обитающих в сходных гидродинамических условиях и на твердых грунтах.

Если обратиться к другим двустворкам, то в отношении *Cardium edule* Д.М.Раузер-Черноусовой (1928, 1929), изучившей изменчивость кардиумов из осадков соленых озер близ Севастополя и Бердянска, сделан вывод, что видоизменения формы раковин происходят под воздействием осолонения и сопутствующих ему факторов. Д.М.Раузер-Черноусова (1929, стр.48), ссылаясь на ряд работ, в том числе на работу Бетсона (Bateson, 1889), подчеркнула, что "не одна соленость должна быть учитываема, а весь сложный, правда, трудно поддающийся учету, комплекс различных факторов среды".

Таким образом, можно полагать, что соленость не является ведущим фактором, обуславливающим ту или иную форму раковины двустворчатых моллюсков. Отклонение солености от оптимальной вызывает уменьшение размеров и толщины раковин. Изменения же собственно формы раковин связано с комплексным воздействием среды обитания.

Влияние изменения температур. Как известно, повышение температуры среды обитания прежде всего сказывается на темпе роста двустворок. Так, А.И.Савилов (1953) отметил, что в кюветных хорошо прогреваемых мелководных частях губ Белого моря темп роста мидий выше, чем у моллюсков, находящихся в иных условиях. Мидии быстрее достигают конечных размеров гела и быстрее завершают жизненный цикл, чем их собратья, обитающие в более прохладных водах.

Такую же, в общем, картину мы наблюдаем при сравнении мидий северных и южных морей. Черноморские мидии отличаются высоким темпом роста: по В.П.Воробьеву (1938), годовой прирост для сеголеток от 11 до 40 мм, но продолжительность их жизни, очевидно, не превышает 10 лет (по В.П.Воробьеву — 7 лет). А.И.Савилов (1953) приводит для беломорских мидий индекс темпа роста от 2 до 9,1 мм, продолжительность жизни — 7 — 25 лет и конечные размеры раковин от 26 до 70 мм (последнее, очевидно, для сублиторальных мидий). Таким образом, благоприятная температура отражается прежде всего на увеличении размеров раковины, а не ее формы.

Более значительно влияние температурного режима сказывается на скульптуре поверхности створок; это особенно четко прослеживается при сравнении мидий наших северных и южных морей. Черноморские мидии характеризуются гладкой поверхностью створок с частыми тонкими линиями роста. Линии годичных остановок рос-

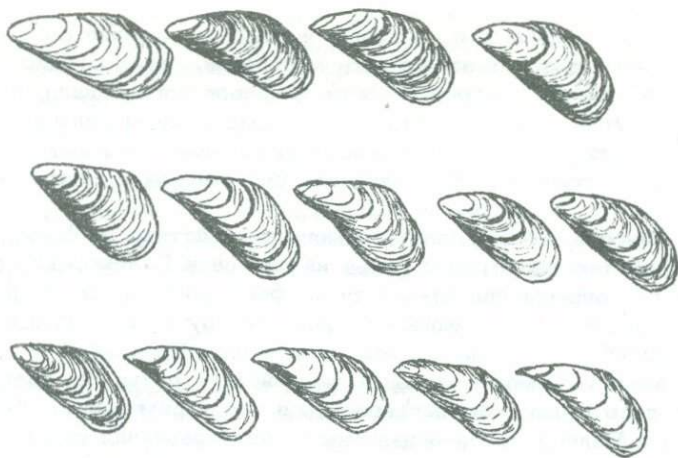


Рис. 32. Изменчивость формы раковин скальных мидий. $\times 0,75$

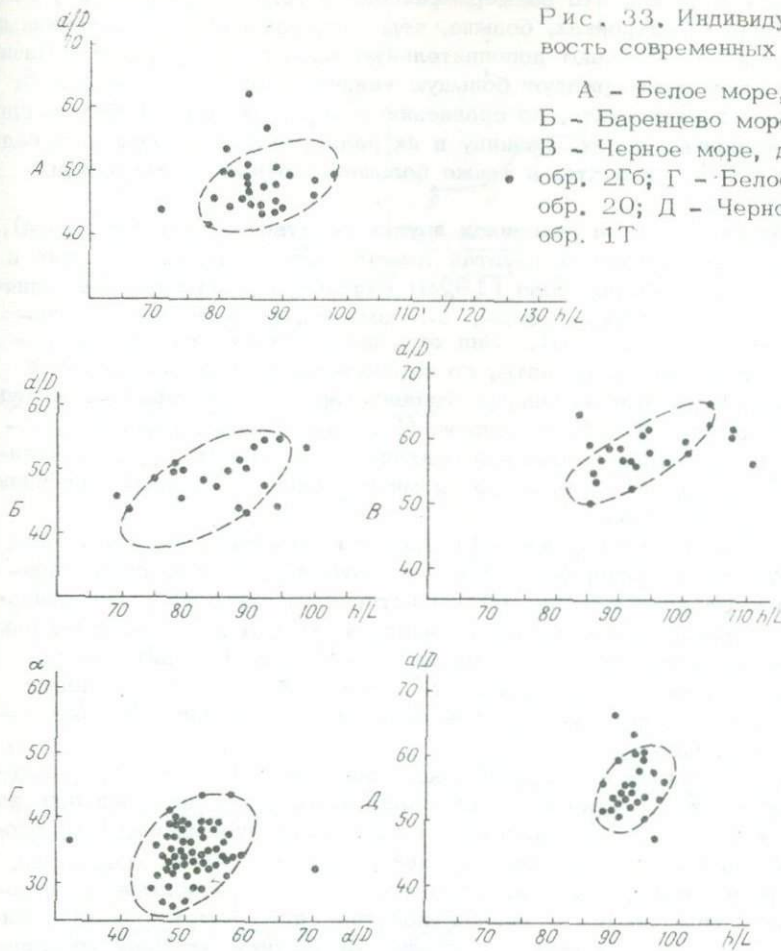
та выражены слабо. Несколько более четко годовичные линии прослеживаются у азовских мидий. Это явление, по нашему мнению прямо связано именно с тепловым режимом, так как черноморские мидии находятся постоянно при положительных температурах, имея возможность круглогодично расти. Правда, В.П.Воробьев отмечал снижение интенсивности питания и роста в наиболее холодные месяцы (январь, февраль). Азовские мидии подвергаются более длительному влиянию низких температур ($+4^{\circ}\text{C}$ и ниже), поэтому период покоя, пониженного питания и роста, у них более длителен, что запечатлевается в более резких годовичных линиях.

Бело-баренцевоморские литоральные мидии обитают в гораздо более суровых климатических условиях и по несколько месяцев в году проводят при очень низких температурах среды, иногда опускающихся ниже нуля, в отлив же могут промораживаться. В зимнее время их рост прекращается и возобновляется весной, когда вода прогревается до плюс $8-9^{\circ}\text{C}$. Длительность перерыва роста фиксируется в виде довольно резких линий и бороздок; в некоторых случаях поверхность створок приобретает черепитчатый характер (рис. 32).

Следовательно, температурный режим влияет на мидий двояко, с одной стороны, выступая как регулятор темпа роста, с другой — изменяя характер скульптуры поверхности створок.

Влияние изменения грунтов. Мидии во всех морях поселяются на разнообразных грунтах, более или менее неподвижных, где есть возможность прикрепиться, в том числе на искусственных сооружениях и бурых водорослях. Намечается определенная связь между формой и толщиной раковин двустворчатых моллюсков и типами грунтов, но механизм этого воздействия опять-таки сложный. Собственно, характер грунтов или осадков в значительной мере определяется динамикой среды, которая и является главным фактором, влияющим на форму раковин. Большое значение имеет крепость и неподвижность грунта. Мидии, обитающие на песчаных и каменистых грунтах, обычно обладают более крепкой, толстостенной и выпуклой раковиной. Обитатели же илистых грунтов характеризуются относительно более тонкостенными легкими раковинками, обычно слабо или умеренно выпуклыми. Наиболее ярким примером такого воздействия являются мидии, населяющие "мидиевые илы" Черного моря на глубинах 30-50 м (Воробьев, 1938; Невеская, 1965), для которых легкость тонкостворчатой раковины является прямым приспособлением к условиям существования на рыхлых илах и позволяет не проваливаться в грунт, не обеспечивающий им опоры. Биссусными нитями они прикрепляются к створкам отмерших моллюсков и, прежде всего, друг к другу. Процесс образования колоний мидий на мягких илах описан Л.А.Невеской. Но даже в пределах зоны волноприбойной и приливно-отливной деятельности можно видеть изменения характера раковин при поселении на различных грунтах. Массовыми промерами раковин установлено, что хотя для каждого

Рис. 33. Индивидуальная изменчивость современных мидий



А - Белое море, песок, обр. 10;
 Б - Баренцево море, песок, обр. 37;
 В - Черное море, деревянные сваи,
 обр. 2Г6; Г - Белое море, валуны,
 обр. 20; Д - Черное море, бетон,
 обр. 1Т

местообитания можно выделить более или менее отчетливую тенденцию к возникновению того или иного типа раковин, облик раковин изменчив. В одном и том же поселении наблюдается значительное количество экземпляров, уклоняющихся от стандарта (рис.33). Это объясняется как положением особи в колонии, так и миграцией моллюсков.

Наибольшая выпуклость раковин свойственна мидиям, обитающим на отвесных скалах, незащищенных валунных россыпях и водорослях из зоны сильных течений. Коэффициент выпуклости (отношение выпуклости створки к длине главной диагонали) достигает 0,23 - 0,25, в отдельных случаях - 0,28 - 0,33. Для мидий, живущих на пологой скальной литорали, в трещинах и щелях меж валунами, а также мидий на бурых водорослях из кутовых частей губ этот коэффициент снижается до 0,20 - 0,18. Мидии, обитающие на каменисто-песчаных, песчаных и илисто-песчаных грунтах также имеют низкий коэффициент выпуклости 0,20 - 0,18, но интересно отметить, что одиночные мидии часто оказываются более выпуклыми, чем их собратья из массовых поселений. Так, раковины мидий, поселяющихся небольшими колониями на плоских валунах песчаных, каменисто-песчаных и илистых отмелях бухты Оскара, имеют коэффициент выпуклости 0,20, а раковины одиночных мидий с песчано-гравийных грунтов той же бухты - 0,23 - 0,24.

Узкие длинные раковины с очень маленьким значением угла между направлением замочного края и главной диагональю (α) развиваются у особей, обитающих на водорослях в местах с сильными течениями, на вертикальных скальных обрывах и, реже, на песчаных грунтах, где они оказываются полузасыпанными песком. Этот угол у мидий с перечисленных грунтов достигает $29 - 35^\circ$. На пологих же участках литорали на каменистых и песчаных грунтах величина этого угла повышается в среднем до 40° (Баренцево и Белое моря), а иногда и до 45° .

В.П.Воробьев (1938) отмечал, что размеры раковин и толщина их стенок у мидий, обитающих на бетонных постройках, больше, чем у поселившихся на деревянных сваях. Он считал, что мидии извлекают дополнительную известь из субстрата. Наши наблюдения на Черном море подтверждают большую величину мидий, обитающих на бетонных сваях в Геленджикской бухте, по сравнению с мидиями Голубой бухты, где они поселяются на деревянных сваях. Разницу в их размерах можно объяснить бедностью кормовой базы в Голубой бухте, а также большей прочностью и площадью субстрата в Геленджикской.

Влияние грунта сказывается и на раковинах других двустворок (кардиум, абра), которые на жестких илисто-ракушечных грунтах имеют более выпуклые, крепкие и крупные раковины. Д.М.Паузер-Чернуосова (1929) считала, что из факторов, влияющих на морфологию раковин бентосных форм, "...возможно, первенствующее значение имеет характер грунта" (стр. 48). Она отмечала, что на жидких илах раковины кардиумов невелики, тонкостворчаты, со сдвинутыми вперед макушками и зияющим задним концом. Подобные изменения раковин кардиумов с характером грунтов связывали А.О.Остроумов (1893) и Лоппенс (Loppens, 1923). Развитие укороченных раковин у *Unio* и *Anodonta* объяснял обитанием на твердых грунтах Штенгель (Stengel, 1924). Таким образом, имеются многочисленные данные о влиянии грунта на форму раковин двустворок.

Характер грунта и степень его подвижности влияют и на сохранность раковин. Раковины мидий, обитающих на прибрежных песчаных отмелях, обычно имеют прижизненные повреждения. Подвижными песчинками истираются макушки и диагональное возвышение, что в дальнейшем приводит к гибели моллюска и образованию ракушечного детрита на месте обитания. Однако мидии могут также изменять состав грунта в местах массового их поселения, как это можно наблюдать на мидиевых банках Белого моря: отфильтровывая и осаждая тонкую взвесь, они вызывают заиливание площади, занятой банкой.

Динамика среды. Подвижность водной среды является очень важным фактором, характеризующим условия обитания, и оказывает непосредственное влияние на форму и размеры раковин двустворок. Чрезмерное повышение динамики среды, особенно в сочетании с длительным осушением, действует на мидий угнетающе, но и слишком спокойные воды, плохо вентилируемые и загрязненные продуктами распада органических веществ, неблагоприятны для жизни мидий. Наилучшие условия создаются на участках с умеренными приливно-отливными течениями, обеспечивающими принос обогащенных питательными веществами и кислородом вод и удаляющими вредные продукты жизнедеятельности самих моллюсков. В таких местах создаются поселения мидий с очень высокой плотностью, но с умеренной величиной раковин. Наименьшими размерами отличаются мидии с наиболее открытых к морю скальных обрывов, а наиболее крупные мидии обитают на каменисто-песчаных грунтах хорошо прогреваемых кутковых частей губ. В Черном море колонии крупных мидий образуются на подветренной стороне подводных сооружений открытого морского побережья и в глубине бухт, а мидии на наветренной стороне и на открытых скалистых мысах в среднем в два-три раза мельче.

Степень подвижности воды сильно сказывается на выпуклости и скульптуре раковин (рис. 34). Если для мидий с участков, характеризующихся умеренной динамикой, коэффициент выпуклости составляет 0,18 - 0,20 (см. табл. 11), то на участках активно выраженной волноприбойной деятельности и течений этот коэффициент повышается до 0,23 - 0,27 и даже до 0,33. Конечно, в колониях встречаются экземпляры с уклоняющимися в обе стороны коэффициентами, что зависит от положения особи в колонии и от массовости поселения.

Кроме изменения степени выпуклости раковин меняется также характер скульптуры. Линии годовых остановок роста в условиях высокой динамики выражаются чрезвычайно резко, образуя глубокую бороздку, вдоль которой проходит более или менее выпуклый валик, благодаря чему поверхность створки становится черепитчатой. Эти особенности скульптуры наиболее ярко проявляются у мидий, обитающих в сублиторальных зарослях бурых водорослей и выделенных А.И.Савиловым (1953), как "форма фукусовая" (рис.35). Если же мидия из зарослей фукусов попадает в более спокойные условия, то дальнейший ее рост соответствует новым условиям: нарастающая часть раковины не будет такой толстой и выпуклой, знаки роста станут ме-

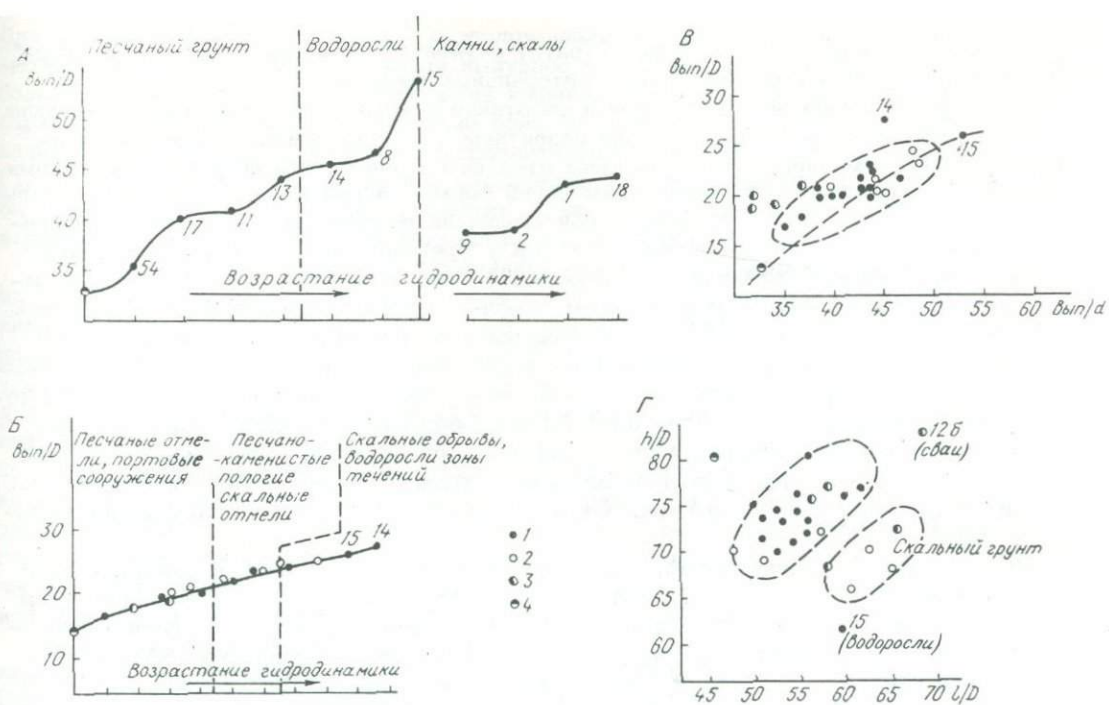


Рис. 34. Изменчивость мидий разных биотопов

А, Б - зависимость выпуклости от подвижности воды и типа субстрата, В - связь выпуклости и ширины, Г - соотношение ширины раковины и длины ее замочного края. 1 - мидии Белого моря, 2 - Баренцева, 3 - мидии южных морей, 4 - мидии Финского залива

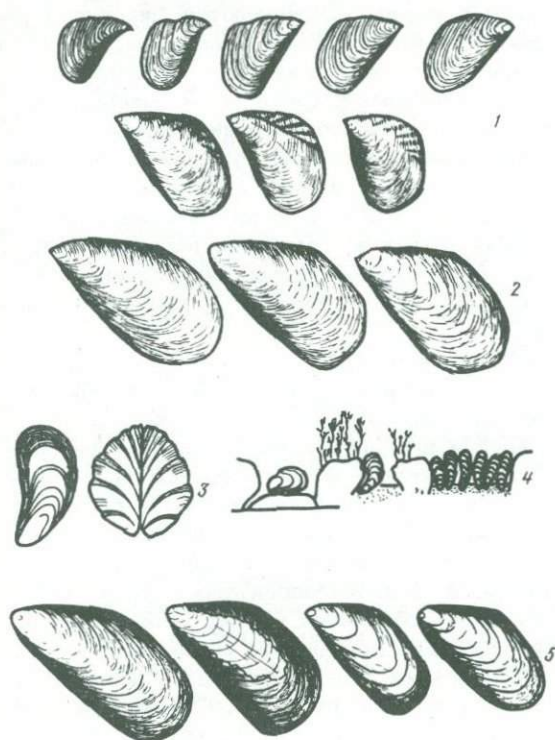


Рис. 35. Изменчивость формы раковин, характера макушек и скульптуры верхнезаднего поля

1 - мидии Голубой бухты; 2 - мидии Геленджикской бухты; 3, 4 - мидии Белого моря (по А.И.Савилову, 1953): 3 - форма фукусовая, 4 - зависимость формы от пространства; 5 - мидии Баренцева моря

нее резкими, поверхность створки утратит ступенчатость. Такие "переселившиеся" экземпляры встречаются в различных литоральных поселениях.

Некоторые изменения испытывают и очертания створок. Раковины мидий, живущих в зонах течений, отличаются большим развитием по длине, увеличивается относительная длина замочного края, раковины становятся более узкими и менее высокими. Наиболее четко такое направление изменений формы раковины с повышением динамики среды прослеживается на мидиях, обитающих на водорослях, свободно прикрепившись к их слоевищам. Так, мидии с фукусов у Еремеевского порога, где имеется значительное течение, отличаются выпуклостью, развитием по длине, узостью и малой высотой; угол между направлением замочного края и главной диагональю очень острый (приближается к 30°), а верхнезадний угол достигает 140° , вершина его сглажена. В целом раковины приобретают копьевидные очертания. Видимо, это связано с тем, что раковины мидий как бы взвешены в воде и постоянно обтекаются струями воды проходящего здесь течения. Мидии, обитающие на водорослях вне зоны постоянных течений, отличаются более широкими раковинами, большим углом между главной диагональю и направлением замочного края, меньшим верхнезадним углом. Мидии же с водорослей затишных участков имеют и более низкий коэффициент выпуклости.

Другая группа раковин мидий, обитающих в условиях повышенной динамики среды, — это мидии открытой скалистой литорали. Наиболее узкие и длинные раковины с длинным замочным краем, малым углом между замочным краем и главной диагональю встречены на скальных обрывах мыса Аварийного; метрические соотношения их раковин близки к таковым у мидий с фукусов у Еремеевского порога. Мидии же с вертикальных обрывов бухты Биофильтов, сохраняя значительное развитие по длине, длинный замочный край и значительную выпуклость, отличаются сравнительно широкой раковиной, большой величиной угла α (42°). Возможно, это связано с более низкой динамикой среды (бухта) на фоне общего ухудшения условий обитания (понижение солёности относительно Баренцева моря). Развитие более широкой раковины может быть также связано с жизнью на прочных скальных грунтах в условиях массового поселения, когда нарастание раковины по некоторым направлениям затруднено.

Скальные мидии всех изученных поселений отличаются большой индивидуальной изменчивостью, как в северных, так и в южных морях. Встречаются широкие и узкие, копьевидные и субтреугольные, светло- и темноокрашенные раковины. Макушка может быть маленькой тупой или клювовидно оттянутой и изогнутой. Иногда отмечаются синус брюшного края и появление нерезких килей. Скульптура поверхности створок обычно более резкая, чем для мидий других местообитаний (соответственно для северных и южных), но интересно проявление некоторых элементов радиальной струючатости перламутрового слоя, прослеживаемых иногда и на поверхности створок. Среди скальных мидий Голубой бухты Черного моря на ушковидно оттянутом и уплощенном верхнезаднем поле также отмечено развитие пологих радиальных широких ребер-волн, не переходящих на диагональное возвышение. Правда, в этом последнем случае нельзя исключать влияние низкой солёности, высоких температур, относительно малого количества пищи.

Массовость поселений. Массовые поселения мидий создаются на участках с повышенной динамикой среды, при прочих благоприятных или неблагоприятных условиях, или же в условиях спокойной среды при наличии достаточного количества пищи и кислорода. Высокая численность мидий в неблагоприятных условиях (например, скальные обрывы мыса Аварийного) поддерживается за счет приноса личинок из других районов быстродвижущейся водой, а в затишных участках за счет того, что значительная часть личинок оседает на месте рождения, а не разносится по акватории. Эти поселения различаются по своему характеру: в благоприятных условиях образуется скопление процветающих особей, а в неблагоприятных — угнетенных. Но даже в наиболее благоприятных для обитания поселениях размер особей мельче, чем у живущих здесь же одиночных мидий. Особенно хорошо это можно видеть на примере банки у Еремеевского порога на Белом море. Плотность здесь исключительно велика, мидии располагаются в несколько рядов друг на друге. Средний размер особи в два-три раза меньше, чем у живущих рядом одиночных мидий. До 40% составляют юные экземпляры (сеголетки и годовики). Изменяется и форма раковины.

Для мидий, обитающих на банках, расположенных обычно в районах, где имеются заметные течения, характерны малая выпуклость, относительно острый угол α , очень большой верхнезадний угол и небольшая ширина. Одиночные же мидии имеют другие параметры и отличаются значительно большей выпуклостью широкой и высокой раковины, большим (45°) углом α и сравнительно небольшим верхнезадним углом (120°). Размер и форма раковин в значительной мере зависят от положения особи в колонии. Наиболее крупные, хорошо развитые экземпляры располагаются в верхних рядах, на возвышениях и краевых частях банки.

Та же картина наблюдается в поселениях свайных черноморских мидий: раковины их удлиняются, вытягиваются назад, навстречу потоку омывающих вод, приносящих пищу и кислород и удаляющих отбросы. У свайных мидий Геленджика угол между направлениями главной диагонали и замочного края также уменьшается, а верхнезадний угол увеличивается до $130-145^\circ$. Но есть и экземпляры с углом $\alpha = 45^\circ$ и $\beta = 125^\circ$. Свободноживущие азовские мидии имеют широкую и высокую раковину, причем угол α у них достигает 48° , а $\beta = 112^\circ$, т.е. их раковины приближаются по типу к раковинам скальных и свайных мидий Голубой бухты, плотность поселений которых ниже, чем у мидий из Геленджика. Правда, на черноморском материале не удалось наблюдать одиночных мидий по соседству с колониями свайных. Кроме того; условия их обитания в Геленджикской бухте, по-видимому, настолько благоприятны в смысле обилия пищи, кислорода и температур, что даже в условиях значительной массовости большинство особей достигает крупных размеров.

Мидии массовых поселений в неблагоприятных условиях проявляют большую индивидуальную изменчивость, что отмечалось в Голубой Бухте и на скальных обрывах Белого и Баренцева морей. Сюда относится появление килей, образование удлиненных клювовидно оттянутых макушек, иногда вывернутых, возможно, с этим же сочетанием связано образование у мидий Голубой бухты ушковидного верхнезаднего поля, покрытого пологими радиальными волнами-ребрами, и выпуклость замочного края.

На форму раковин может влиять не только массовость представителей одного и того же вида, но и количество обрастающих организмов и растений, а также их расположение на створке. Наиболее ярким выразителем такого влияния в сочетании с высокой динамикой среды является сублиторальная "фукусовая" мидия; громадное количество обрастаний не позволяет ей свободно расправлять мантию и нормально расти, в связи с чем и образуется резкоступенчатая поверхность створок.

Синус брюшного края также может развиваться благодаря массовости поселений; организмы влияют друг на друга чисто механически, когда раковина, развиваясь, как бы "обходит" препятствие, подобно раковинам мидий, обитающих в щелях между валунами.

Время осушения и другие причины. Наблюдения на мелководье различных морских бассейнов показывают, что размер раковин мидий увеличивается с глубиной их обитания. Для черноморских мидий это явление отмечал еще В.П.Воробьев; правда, он связывал его с распределением возрастных групп. То же самое можно видеть на литорали различных типов Белого и Баренцева морей. Так, на пологой песчано-каменистой литорали наиболее крупные толстостенные раковины мидий встречаются близ нуля глубин, т.е. там, где приливно-отливные условия обеспечивают полную вентиляцию придонного слоя воды, но время осушения очень коротко, благодаря чему повышается возможность длительно питаться. Еще более резко, чем на пологой литорали, время осушения сказывается на отвесной скальной литорали; мидии, образующие пояс поселений непосредственно ниже колоний баланусов, обитают в условиях весьма длительного осушения, когда они не имеют возможности дышать и питаться. Бедственность их положения усугубляется сочетанием повышенной динамики среды, недостаточности питания и дыхания с избыточной инсоляцией, перегревом и переохлаждением, деятельностью ветра и доступностью для наземных хищников. Эти факторы существуют и на пологой литорали, но проявляются в менее резкой форме, за исключением доступности наземным хищникам.

Мидии отвесной скальной литорали отличаются наиболее мелкими размерами и большой изменчивостью формы раковин.

Наряду с характерными удлиненными выпуклыми раковинками встречаются более широкие, высокие и плоские. Изменив характер макушек от нормальных для бело-баренцевоморских, слабых притупленных, до приостренных удли-

ненных и вывернутых. Эту широкую изменчивость можно объяснить индивидуальным положением особи в колонии. Особи, находящиеся в верхних рядах, непосредственно воспринимают удары волн и приспособляются к ним выработкой более узкой и выпуклой раковины. Особи же, прикрытые массой своих собратьев, меньше страдают от воздействия внешней среды, но вынуждены вырабатывать специфическую раковину, отличающуюся узкой длинной макушкой, как бы выражающей стремление пробиться к пище вывести нижнезадний конец навстречу омывающим водам. У таких раковин обычно явно заметно намечается синус брюшного края.

Длительность пребывания в водной среде и степень прозрачности воды сказываются на цвете раковин. Обычный цвет раковин мидий черный, защищающий от избытка ультрафиолетовых лучей. Но среди мидий, обитающих близ нуля глубин или в щелях между валунами, в зарослях водорослей, в массовых поселениях иногда встречаются более светлоокрашенные раковины. Между валунов и зарослей фукусов Дальне-Зеленешкой губы встречаются единичные мидии со светлокоричневой и зеленовато-коричневой раковиной. Более часто полностью или частично осветленные раковины наблюдаются у черноморских мидий, не испытывающих регулярного осушивания и обитающих в гораздо менее прозрачной воде. Видимо, тонкие пелитовые частицы образуют своеобразный фильтр, благодаря чему процент выживания светлых мидий выше. Очень светлые светло- и зеленовато-коричневые раковины встречаются во всех указанных районах. Мидии же Голубой бухты нередко обладают осветленным брюшным полем, отделенным резким перегибом от остальной поверхности раковины: эта часть ее обычно очень тесно прижата к субстрату и не освещается.

Одним из наиболее важных факторов, определяющим возможность существования мидий, является фактор питания. При наличии достаточного количества питательных веществ мидии развиваются нормально и достигают значительных размеров даже не в оптимальных для них условиях. Примером могут служить мидии Азовского моря, Геленджикской бухты и Туапсинского района, обитающие в среде со значительно пониженной соленостью, но имеющие процветающий облик. В то же время недостаток питания при прочих равных условиях сказывается в уменьшении средних размеров раковин и повышении изменчивости формы. Примером могут служить Геленджикская и Голубая бухты, где одинаковая соленость, температурный режим, глубина обитания. Отличие состоит в обедненности питательными веществами вод Голубой бухты, так как из открытой маленькой бухточки выносятся растительный детрит и планктон, задерживающиеся в полузакрытой Геленджикской бухте. Результатом являются более мелкие размеры раковин мидий в Голубой бухте и повышенная изменчивость их формы. Здесь наблюдаются как нормально развитые удлиненные раковины, так и большое количество развитых преимущественно в высоту. Часто передний конец сужен и приоткрытая макушка клювовидно загнута. Верхнезадний угол уменьшается до 90° , а угол между главной диагональю и замочным краем увеличивается до 45° . Сильно удлиняется замочный край, при прямом верхнезаднем угле сравнивающийся с длиной раковины (см. табл. 1.1).

Мидии, обитающие под камнями Голубой бухты, находятся в еще более скверных условиях питания и, возможно, аэрации. Для них также характерна повышенная индивидуальная изменчивость и образование уродливых раковин со ступенчатым замочным краем. Видимо, в связи с общими плохими условиями происходит длительная остановка в развитии, после чего животное начинает строить раковину заново; вновь выросшая часть раковины не прямо продолжает старую, а как бы вложена в нее. Встречаются экземпляры с концентрически-ребристой скульптурой, не свойственной мидиям Черного моря. В широких пределах варьируют макушки и синус брюшного края. У взрослых особей верхнезадний угол чаще приближается к прямому, молодые экземпляры обычно развиты в длину.

У мидий Голубой бухты наиболее четко обозначено диагональное возвышение, отделенное резким перегибом от брюшного поля и пологой ступенькой от уплощенного, иногда волнистого верхнезаднего поля-ушка.

Таким образом, при недостаточном питании и прочих равных условиях мидии, кроме уменьшения размера, реагируют проявлением более широкой индивидуальной изменчивости. На фоне пониженного питания каждое добавочное осложнение микроусловий обитания особи требует большей мобилизации сил организма, что и сказывается на форме раковины.

Средние размеры раковин мидий (в мм) из различных местообитаний

| №№ обр. | D | d | L | l | h | Выпук- лость ра- ковины | α | β | d/D | вып./D | l/D | h/L | h/D | вып./D | Местообитание |
|---------|------|------|------|------|------|-------------------------------|----------|---------|------|-----------|------|------|------|--------|--|
| 1 | 25,1 | 13,0 | 22,7 | 13,9 | 18,0 | 11,1 | 43,7 | 127,0 | 0,52 | 0,22 | 0,55 | 0,88 | 0,71 | 0,43 | Белое море |
| 3 | 27,7 | 14,2 | 24,5 | 14,8 | 20,5 | 11,0 | 40,0 | 130,3 | 0,51 | 0,20 | 0,53 | 0,83 | 0,74 | 0,39 | Пологая скальная ли- тораль |
| 6 | 34,5 | 17,1 | 29,9 | 19,6 | 24,9 | 14,8 | 36,6 | 129,3 | 0,49 | 0,21 | 0,56 | 0,83 | 0,72 | 0,43 | То же |
| 8 | 28,8 | 14,8 | 26,8 | 16,0 | 26,0 | 13,0 | 38,0 | 130,6 | 0,51 | 0,22 | 0,56 | 0,86 | 0,80 | 0,47 | Песчано-каменистый пляж |
| 9 | 22,0 | 11,6 | 19,0 | 12,2 | 16,8 | 9,0 | 40,1 | 127,0 | 0,52 | 0,21 | 0,55 | 0,86 | 0,76 | 0,39 | Водоросли на песчаной отмели |
| 10 | 36,0 | 17,4 | 31,1 | 19,8 | 26,8 | 15,3 | 40,0 | 133,2 | 0,48 | 0,21 | 0,55 | 0,86 | 0,74 | 0,44 | Валуны, верхняя литораль |
| 11 | 34,7 | 17,1 | 30,2 | 17,8 | 25,4 | 14,0 | 37,0 | 131,2 | 0,49 | 0,20 | 0,51 | 0,84 | 0,73 | 0,41 | Русло ручья, песок, ср. литораль |
| 12 | 35,9 | 17,3 | 31,1 | 18,6 | 25,5 | 14,3 | 39,3 | 133,1 | 0,48 | 0,20 | 0,51 | 0,81 | 0,71 | 0,41 | Дельта ручья, песок, нижн. литораль |
| 13 | 37,3 | 17,7 | 32,7 | 20,3 | 27,1 | 15,4 | 38,3 | 132,3 | 0,47 | 0,20 | 0,54 | 0,82 | 0,73 | 0,44 | Водоросли вдоль ручья |
| 14 | 28,9 | 14,8 | 24,9 | 16,2 | 21,2 | 13,6 | 38,1 | 130,0 | 0,51 | 0,24 | 0,56 | 0,85 | 0,73 | 0,46 | Песок, верхн. литораль |
| 15 | 46,3 | 21,0 | 43,3 | 27,7 | 27,0 | 22,7 | 32,3 | 140,0 | 0,46 | 0,25 | 0,60 | 0,62 | 0,58 | 0,54 | Водоросли открытой отмели |
| 17 | 58,2 | 29,9 | 46,6 | 29,0 | 43,6 | 23,7 | 42,0 | 123,0 | 0,51 | 0,20 | 0,50 | 0,90 | 0,75 | 0,40 | Водоросли в проливе |
| 18 | 18,0 | 9,6 | 16,2 | 10,7 | 13,7 | 8,4 | 42,5 | 129,0 | 0,53 | 0,23 | 0,59 | 0,84 | 0,76 | 0,44 | Песчаный пляж залива |
| 20 | 27,4 | 13,7 | 24,1 | 14,6 | 19,3 | 11,7 | 35,8 | 131,0 | 0,50 | 0,21 | 0,53 | 0,80 | 0,70 | 0,43 | Скальные обрывы в бухте |
| 50 | 65,0 | 34,0 | 54,0 | 40,0 | 50,0 | 29,0 | 45,0 | 120,0 | 0,52 | 0,22 | 0,62 | 0,93 | 0,77 | 0,43 | Валуны верхней ли- торали |
| 54 | 33,6 | 16,5 | 29,4 | 17,7 | 23,4 | 11,4 | 35,0 | 134,0 | 0,49 | 0,17 | 0,53 | 0,80 | 0,70 | 0,3 | Гравий, ср. литораль, пролив |
| | | | | | | | | | | | | | | | Мидиевая банка, ср. литораль |
| 22 | 43,1 | 19,7 | 37,2 | 21,0 | 30,6 | 17,4 | 35,4 | 134,2 | 0,45 | 0,20 | 0,48 | 0,82 | 0,70 | 0,44 | Баренцево море |
| 25a | 43,6 | 19,4 | 38,1 | 21,1 | 31,3 | 17,4 | 36,8 | 133,0 | 0,44 | 0,20 | 0,48 | 0,82 | 0,72 | 0,45 | Бухта, песчано-илистый пляж |
| 29 | 30,8 | 14,3 | 27,8 | 18,8 | 20,4 | 13,8 | 30,0 | 130,0 | 0,46 | 0,23-0,28 | 0,61 | 0,73 | 0,72 | 0,45 | Бухта, каменисто-пес- чаный пляж |
| 37 | 43,8 | 21,4 | 37,8 | 24,4 | 31,7 | 19,0 | 37,2 | 125,0 | 0,49 | 0,22 | 0,55 | 0,83 | 0,72 | 0,44 | Открытые скальные обрывы |
| 41 | 27,8 | 24,2 | 24,6 | 17,4 | 19,4 | 13,0 | 33,1 | 125,0 | 0,51 | 0,24 | 0,63 | 0,79 | 0,70 | 0,46 | Песчаный пляж |
| 51 | 30,1 | 16,0 | 27,0 | 19,9 | 20,6 | 12,8 | 33,0 | 122,0 | 0,53 | 0,21 | 0,66 | 0,76 | 0,68 | 0,40 | Шели меж валунами, верхн. литораль |
| 24 | 67,0 | 35,2 | 60,1 | 38,7 | 50,5 | 25,8 | 38,0 | 135,6 | 0,53 | 0,18 | 0,56 | 0,80 | 0,75 | 0,37 | Ризоиды ламинарий, верхн. сублитораль |
| 1 Г6 | 30,4 | 18,8 | 26,2 | 20,8 | 25,2 | 11,9 | 48,0 | 104,0 | 0,62 | 0,20 | 0,69 | 0,91 | 0,83 | 0,32 | Черное море |
| 2 Г6 | 42,2 | 25,0 | 36,1 | 26,3 | 30,4 | 16,1 | 45,0 | 108,0 | 0,59 | 0,19 | 0,64 | 0,96 | 0,72 | 0,32 | Бетонные сваи, Ге- ленджик |
| 1Г | 54,4 | 30,0 | 49,4 | 31,6 | 36,7 | 20,2 | 35,0 | 127,0 | 0,55 | 0,19 | 0,58 | 0,74 | 0,68 | 0,34 | Камни, Голубая бухта |
| 32 | 45,9 | 26,6 | 39,2 | 26,6 | 35,5 | 19,5 | 47,8 | 112,0 | 0,58 | 0,21 | 0,58 | 0,88 | 0,77 | 0,37 | Деревянные сваи, Го- лубая бухта |
| Ф | 26,8 | 10,4 | 20,7 | 12,2 | 21,2 | 6,8 | 50,0 | 121,4 | 0,39 | 0,13 | 0,46 | 1,02 | 0,80 | 0,33 | Бетонный мол, Туапсе |
| | | | | | | | | | | | | | | | Азовское море |
| | | | | | | | | | | | | | | | Ракушняк илистый, глу- бина 6 м |
| | | | | | | | | | | | | | | | Финский залив |
| | | | | | | | | | | | | | | | Песчаный пляж |

D - главная диагональ, d - малая диагональ, L - длина раковины, l - длина замочного края, h - высота, вып. - выпуклость*, α - угол между на-
правлениями главной диагонали и замочного края, β - верхнезадний угол

* По Л.А. Невеской (1963), выпуклость - расстояние по перпендикуляру между плоскостью симметрии раковины и точкой наибольшей выпуклости створки.

Следует сказать, что прямое влияние, более или менее однонаправленное для колонии в целом, оказывают прежде всего динамика среды и грунт (рис.36, 37). Массовость поселения и положение особи в колонии определяют индивидуальные особенности. Колебания же таких жизненно важных факторов как соленость, температура, количество пищи, условия газообмена и прочие являются общим фоном, который может стимулировать возникновение большого количества особей с изменением или уродливой формой раковины, но определяют прежде всего темп роста, конечные размеры и длительность жизненного цикла.

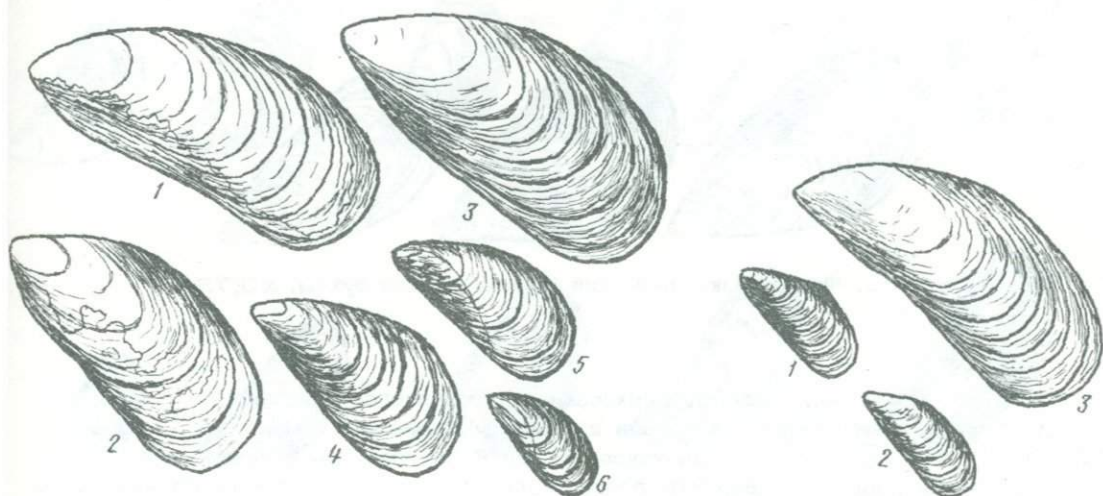


Рис. 36. Формы раковин мидий различных биотопов Дальне-Зеленешкой губы
1,2 - песчаный пляж, 3 - песчано-каменистый пляж, 4 - ризоиды ламинарий, 5 - щели меж валунами, 6 - скальные обрывы Нат. вел.

Рис. 37. Раковины мидий со скального обрыва (1,2) и песчаного грунта (3). Уменьшено в 1,5 раза. Баренцево море.

Сравнение бело-баренцевоморских и азово-черноморских мидий. Азово-черноморские мидии - *Mytilus galloprovincialis*, обитающие на мелководье, характеризуются следующими признаками:

1) раковина широкая (рис.38), чаще развита по длине, верхнезадний угол от 90 до 140° . При уменьшении величины верхнезаднего угла часто развивается "ушко" - уплощенное верхнезаднее поле. Угол α от 35 до 50° ; 2) макушки слабые, приостренные, реже длинные клювовидные, загнутые вперед, краевые; 3) створки относительно толстые, равномерно плосковыпуклые, с хорошо выраженным диагональным возвышением. Обычен четкий килевой перегиб, приближенный к брюшному краю; 4) скульптура поверхности створок представлена тонкими частыми линиями роста, от которых почти неотличимы годовичные кольца. Поверхность створок обычно гладкая, блестящая. Радиальные элементы выражены в цветных полосах призматического слоя, которые иногда проявляются на поверхности в виде радиальных морщинок периостракума. У части раковин уплощенное верхнезаднее поле несет очень пологие широкие радиальные складки и желобки, не переходящие на диагональное возвышение. Иногда наблюдается незакономерная радиальная струйчатость перламутрового слоя; 5) брюшной край от слабовыпуклого до вогнутого (синус); 6) замочный край равномерно выпуклый, но может быть и прямым; 7) цвет раковины преимущественно черный, но встречаются особи со светло-коричневым периостракумом; иногда светло окрашено только брюшное поле.

Бело-баренцевоморские мидии - *Mytilus edulis*, обитающие на литорали, имеют следующие особенности:

1) раковина преимущественно узкая, стройная, развита в длину, верхнезадний и

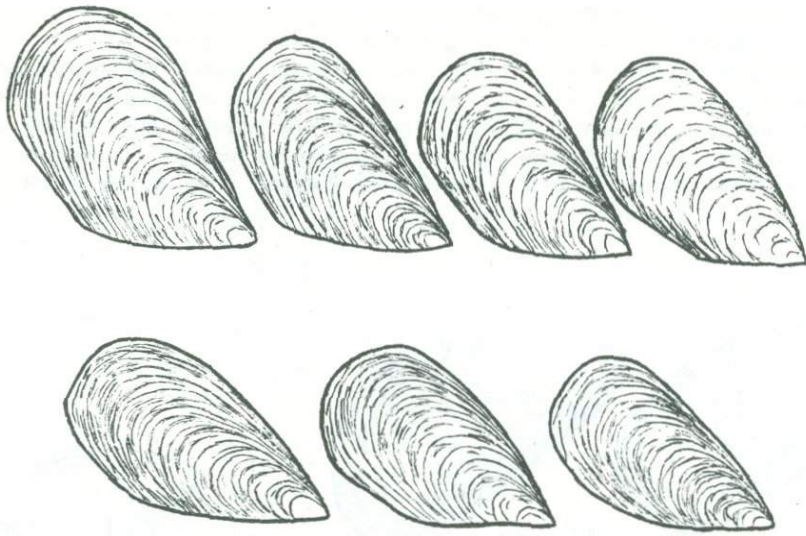


Рис. 38. Формы раковин мидий Геленджикской бухты. х0,75

брюшной края часто параллельны. Верхнезадний угол всегда больше 120° , угол между направлением главной диагонали и замочным краем от 30 до 45° , обычно $35-40^{\circ}$. Верхнезаднее поле очень узкое; 2) макушки довольно крупные, притупленные, краевые, иногда вывернуты вперед и наружу. У мидий, обитающих близ нуля глубин, иногда намечается очень слабая лопасть; 3) створки тонкие, крепкие, равномерно выпуклые, с хорошо выраженным диагональным возвышением, довольно круто опускающимся к верхнезаднему полю; к брюшному полю оно опускается постепенно, изредка отмечается наличие резкого килевого перегиба; 4) скульптура поверхности состоит из частых концентрических линий и четких борозд — остановок роста, которыми поверхность створки разбивается на ленты. В некоторых случаях остановки роста выражены чрезвычайно резко и поверхность створки приобретает черепитчатое или ступенчатое строение. Обычно поверхность блестящая, но подавляющее большинство раковин песчаной и каменисто-песчаной литорали несет следы прижизненного скатывания. Радиальные элементы выражены в цветных (фиолетовых) полосочках призматического слоя, чрезвычайно редко сказывающихся на перистракуме единичными радиальными морщинками. Они лучше наблюдаются на светлоокрашенных раковинах в виде просвечивающих веерообразных пучков. Иногда присутствуют радиальные морщинки перламутрового слоя; 5) брюшной край от слабовыпуклого до несущего пологий синус, чаще — почти прямой, субпараллельный верхнезаднему краю; 6) замочный край от сильновыпуклого до почти прямого, обычно составляет $0,48-0,51$ длины главной диагонали; 7) цвет раковин черный. Светлоокрашенные особи единичны.

Таким образом, азово-черноморские мидии отличаются от бело-баренцевоморских более широкой раковиной, приостренными, часто клювовидными маленькими макушками, большим верхнезадним полем, иногда несущим радиальные складочки и гладкой поверхностью створок со слабо выраженными годичными кольцами. Мидии Азовского моря и Голубой бухты характеризуются значительным развитием в высоту, очень большим углом между главной диагональю и замочным краем (более 45°) и очень маленьким верхнезадним углом (в среднем $100-110^{\circ}$).

В то же время процветающие черноморские мидии очень сходны по очертаниям раковин с баренцевоморскими (см. рис.35), а раковины мидий Голубой бухты похожи на раковины мидий из Финского залива, имеющие тенденцию к преимущественному развитию по высоте и отличающиеся очень маленькой выпуклостью (см. табл.11, обр. "Ф"; рис. 39).

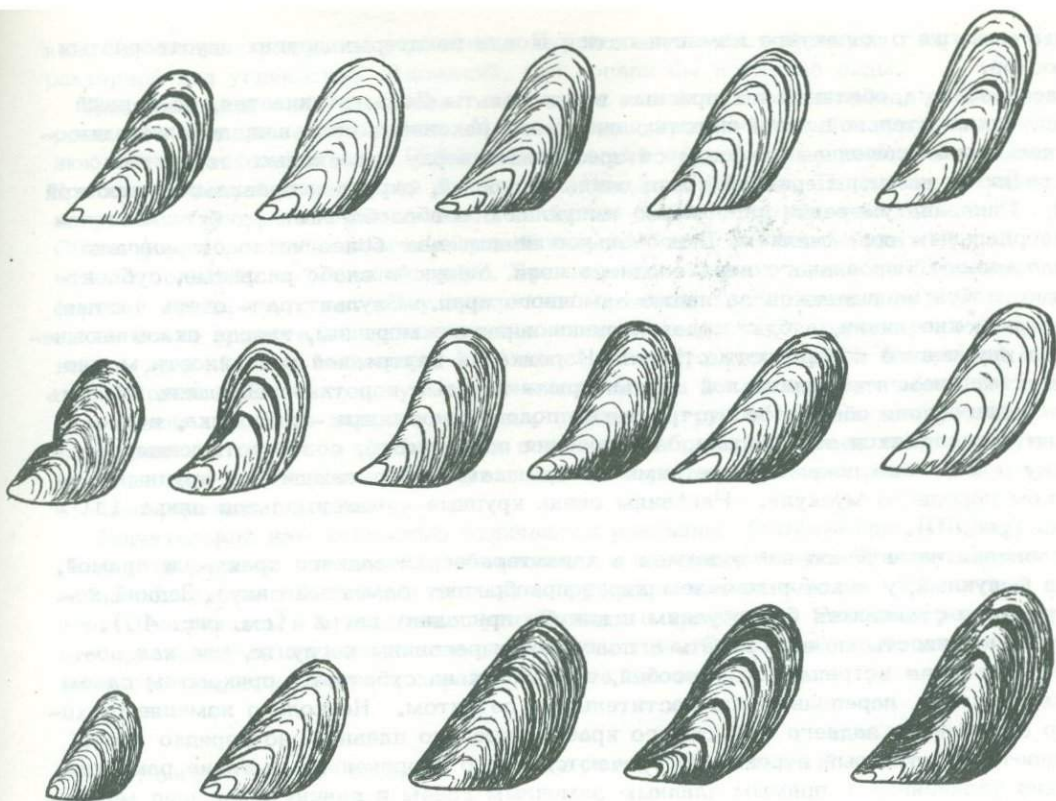


Рис. 39. Формы раковин мидий Финского залива. Нат. вел.

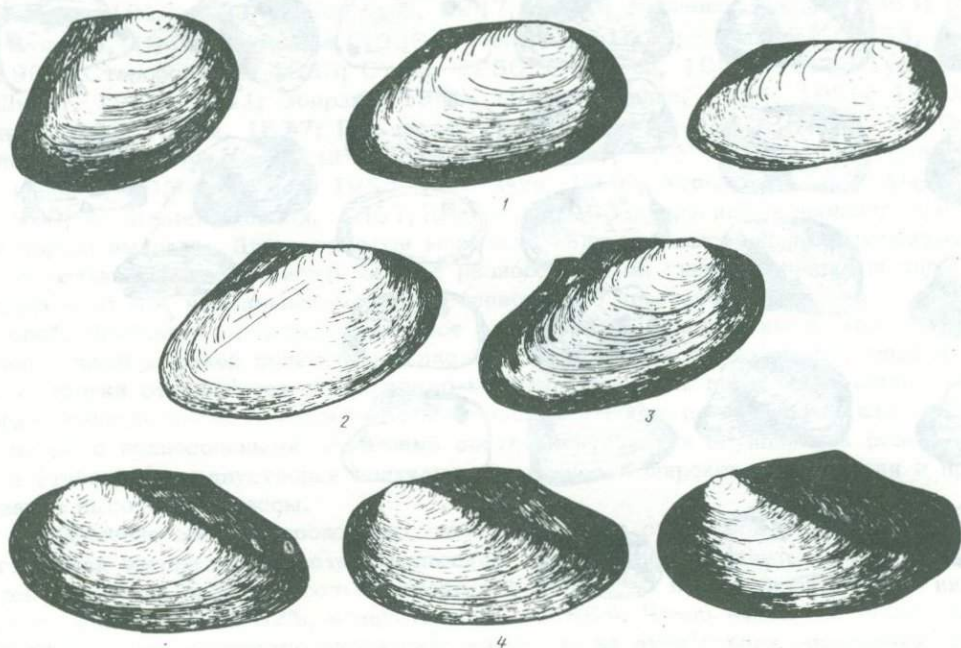


Рис. 40. Изменчивость раковин *Pseudanodonta* из р. Дон

1 - переход от укороченной раковины к удлиненной, 2 - обычная форма раковины, 3 - уродливая раковина, 4 - развитие синуса верхнезаднего края. Уменьшено в 2 раза

Замечания о характере изменчивости раковин некоторых других двустворчатых моллюсков.

Pseudanodonta, обитающая в пресных водах дельты Дона, отличается, на первый взгляд, исключительной устойчивостью очертаний раковины: овальная, довольно высокая, несколько скошенная раковина со срезанным сверху и несколько оттянутым вниз задним концом. Передний конец очень выпуклый, округлен правильной короткой дугой. Раковина умеренно равномерно выпуклая с небособленным от брюшного поля диагональным возвышением. Диагональное возвышение более четко отграничено от уплощенного ушковидного верхнезаднего поля. Макушки слабо развиты, субцентрального, почти не выдаются за линию замочного края. Скульптура - очень частые концентрические линии, а близ краев - линии и резкие морщины, иногда сказывающиеся и на внутренней поверхности створки. Изредка на внутренней поверхности можно проследить элементы радиальной скульптуры - неясные короткие ребрышки. Область верхнезаднего поля обычно несет три таких пологих морщинки - ребрышка, веерообразно расходящихся от макушки. Внутренняя поверхность, соответствующая переднему полю, тоже покрыта нечеткими ребрышками, прерывающимися крупным отпечатком переднего мускула. Раковины очень крупные - максимальная длина 110-80 мм (рис.40).

Уклонения чаще всего наблюдаются в характере верхнезаднего края - он прямой, слегка выпуклый, у некоторых экземпляров приобретает заметный синус. Задний конец при этом становится более узким и как бы приподнят вверх (см. рис. 40). Такую изменчивость можно связать с положением раковины в грунте, так как подобные уклонения встречаются у особей, обитающих на субстрате, прикрытом слоем полужидкого ила, переполненного растительным детритом. Несколько изменяется характер сопряжения заднего и брюшного краев: чаще оно плавное, но нередко здесь наблюдается явственный перегиб. Встречаются резко укороченные высокие раковины и сильно удлиненные с прямым длинным замочным краем и сдвинутой вперед макушкой.



Рис.41. Изменчивость раковин *Saxicava arctica* из Белого моря

1 - расположение и характер макушек, 2 - форма синуса нижнего края, 3 - изменчивость краев раковины и характера килей (справа - вид внутренней поверхности створок), 4 - особо толстостенные многослойные раковины: а - внешняя сторона, б - внутренняя, в - вид со стороны нижнего края

кой. Удлиненные раковины уплощены. В ископаемом состоянии при сохранности, характерной для угленосных отложений, они попали бы в разные виды.

Для представителей *Dreissena* типичны клиновидная раковина, резко расширяющаяся в заднем направлении. Максимальная высота проходит через заднюю крайнюю точку замочного края. Наблюдается резкий острый киль, уплощенная область брюшного края, брюшной край с синусом. Макушка краевая, маленькая, оттянутая вперед и наружу. Имеется щелевидное зияние брюшных краев – биссусное отверстие. Общая форма раковины довольно устойчива; наиболее изменчив брюшной край, несущий то больший, то меньший синус. Брюшное поле обычно приспособливается по форме к предмету, к которому прикрепился моллюск. Верхнезадний угол изменяется от почти прямого до тупоокругленного в зависимости от характера подвижности воды. *Abra* – очень маленькая (10 мм и менее) двустворка с прозрачной овальной раковинкой. Относительную устойчивость формы раковины абры объясняет ее образ жизни: моллюск зарывается в ил, лишенный грубообломочных примесей. В случае поселения на более грубых илах с ракушей абра приобретает непрозрачную белую раковину, створки которой утолщаются и увеличиваются в размерах, сохраняя, в общем, прежние очертания.

Значительной изменчивостью отличаются раковины *Saxicava* (рис.41), эвритопного двустворчатого моллюска, обитающего в северных морях. Эта двустворка способна обитать на песчаных и скальных грунтах, всверливаясь в карбонатный субстрат, закрепляясь в различных углублениях и трещинах. Раковина реагирует на это чрезвычайной изменчивостью всех параметров. Особенно сильно изменяются толщина створок, скульптура и характер синуса брюшного края.

Районирование вод по солености; изменения состава фауны; жизненные формы

Наблюдения, проведенные автором на мелководье некоторых морей и анализ литературных данных (Воробьев, 1938, 1949; Зенкевич, 1947, 1956, 1957, 1963; Зернов, 1913, 1934; Коробков, 1947, 1950; Карпевич, 1955, 1964; Кузнецов, Матвеева, 1948; Матвеева, 1950; Милашевич, 1916; Савилов, 1953, 1957; 1961; Старобогатов, 1965; Старк, 1956; Степанов, 1959, 1966; Турпаева, 1953; Шмидт, 1925, 1941; Эберзин, 1949; 1951; Яковлев, 1924, 1959, 1960; Волков, 1963; Grimm, 1877; Гурьянова, 1962; Дерюгин, 1913; Жадин, 1950; 1952; Жижченко, 1964; Мордухай – Болтовский, 1937, 1939, 1960; Невесская 1965а,б; Кузнецов, 1959; Наумов, 1955; Паленичко, 1948; Королюк, 1958; Abel, 1921, 1929; Mc Alester, Rhoads, 1967; Remane, 1963 и другие) позволяют прийти к некоторым выводам. Двустворчатые моллюски обладают высокой приспособительной способностью и смогли освоить воды с разнообразными гидрохимическими характеристиками – от вод нормальной морской солености до пресных и с различным составом солей. Наибольшее родовое и видовое разнообразие присуще им в теплых водах с нормальной морской соленостью (рис.42). При этом в полносоленых морских водоемах двустворки оттесняются в прибрежно-мелководные зоны представителями стенобионтных групп бентоса. В водоемах пониженной солености с отдаленной или затрудненной связью с полносолеными водоемами состав бентических группировок резко обедняется (табл.12), а двустворки получают возможность широкого расселения и продуцирования высокой биомассы.

Обеднение состава происходит очень быстро за счет выбывания наиболее стеногалинных организмов. Состав моллюсков также резко обедняется: при сокращении солености в два раза полностью исчезают головоногие и крылоногие, число видов гастропод снижается на 92%, а двустворок – на 86%. Число видов гастропод снижается быстрее, чем количество видов двустворок, но на этой стадии опреснения видов гастропод еще в полтора раза больше, чем двустворок (рис.43).

При дальнейшем понижении солености темп выбывания гастропод повышается; при солености в три раза меньшей, чем исходная, число видов двустворок в три раза превышает число видов гастропод. В сильно опресненном Азовском море двустворки господствуют как по числу видов, так и по плотности поселений.

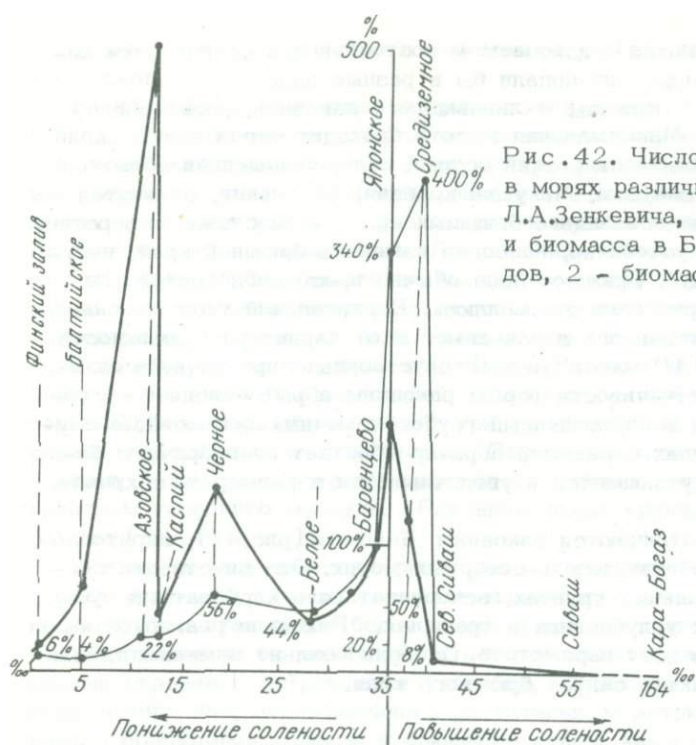


Рис. 42. Число видов и биомасса двустворок в морях различной солёности (по данным Л.А.Зенкевича, 1956). 100% - число видов и биомасса в Баренцевом море. 1 - число видов, 2 - биомасса

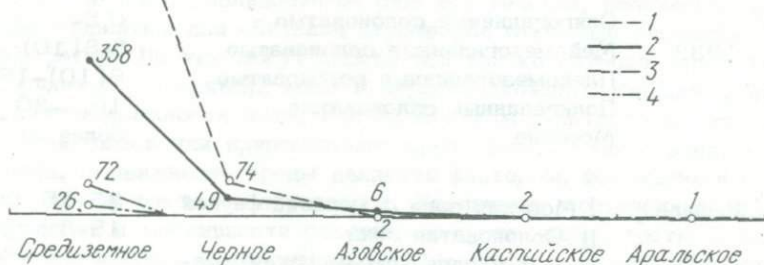
Таблица 12

Качественное обеднение средиземноморской флоры и фауны с продвижением на восток (по Л.А.Зенкевичу, 1957)

| Группа организмов | Средиземное море | Черное море | Азовское море | Каспийское море | Аральское море |
|--------------------------------|------------------|-------------|---------------|-----------------|----------------|
| Общее количество, в том числе: | Свыше 7000 | Около 1200 | Около 100 | 14 | 2 |
| Водоросли-макрофиты | 423 | 221 | 33 | 0 | 0 |
| Кишечнополостные | 208 | 44 | 3 | 8 | 0 |
| Полухеты | 433 | 123 | 13 | 2 | 0 |
| Веслоногие ракообразные | 304 | 77 | 8 | 0 | 0 |
| Амфиподы | 223 | 70 | 15 | 0 | 0 |
| Изоподы | 159 | 32 | 3 | 2 | 0 |
| Десятиногие | 251 | 35 | 3 | 2 | 0 |
| Двустворчатые моллюски | 358 | 49 | 6 | 2 | 1 |
| Брюхоногие моллюски | 965 | 74 | 2 | 0 | 0 |
| Головоногие моллюски | 72 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Крылоногие моллюски | 26 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Иглокожие | 100 | 5 | 0 | 0 | 0 |
| Мшанки | 306 | 12 | 2 | 0 | 0 |
| Плеченогие | 23 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Оболочниковые | 200 | 16 | 0 | 0 | 0 |
| Рыбы | 549 | 112 | 27 | 5 | 0 |

Рис. 43. Число видов средиземноморских моллюсков в южных морях СССР (по данным Л.А.Зенкевича, 1956)

1 - брюхоногие, 2 - двустворчатые, 3 - головоногие, 4 - крылоногие



Темп и последовательность выбывания различных групп организмов при понижении солености являются признаками, которые можно проследить на ископаемой фауне и применить для решения обратной задачи — определения солености древних водоемов. Наиболее наглядно изменчивость биоценозов прослеживается в полузамкнутых сильно опресненных водоемах, где наиболее сложные по составу биоценозы располагаются в зонах с соленостью выше 9‰. Близ этой границы отмечаются очень бедные биоценозы морских двустворок, отличающихся маленькими размерами. Зона с соленостью 6–8‰ неблагоприятна как для морских, так и для солоноватоводных двустворок. Для нее характерно обилие остракод, которые охотно заселяют области между морской и неморской средами (Oertli, 1963). Благодаря наличию этой "промежуточной области" (Remane, 1963) морские и солоноватоводные организмы смешанных поселений не образуют. При дальнейшем опреснении появляются солоноватоводные двустворчатые моллюски, увеличивающиеся в размерах при понижении солености до 4–2‰, каковые условия для них особенно благоприятны. При понижении солености до 2‰ биоценозы двустворок усложняются за счет появления единичных представителей пресноводных моллюсков. Для области авандельты характерно сочетание очень крупных пресноводных двустворок и во много раз меньших солоноватоводных [например, псевдоанодонты дельты Дона и поселяющиеся на них массами дрейссены (см. табл. 1)].

На основании вышеизложенного предлагается следующее районирование по солености: свыше 22‰ — морские водоемы с морской фауной, 22–9‰ — полуморские с полуморской фауной (нет стеногалинных морских организмов), 9–2‰ — солоноватые с солоноватоводной фауной (массовое развитие немногих родов двустворок), менее 2‰ — пресные с пресноводной фауной. Предлагаемые границы близки к таковым предыдущих исследователей (табл. 13), но классификация несколько упрощена, так как имеется в виду ее приложение к древним водоемам, о населении которых всегда судят по фрагментам.

В полуизолированных водоемах при практически ровном дне биоценозы сменяются очень резко (изменение глубины — первые метры). В зависимости от солености, гидродинамики, характера субстрата и степени зараженности наддонных вод сероводородом чередуются участки, перенаселенные двустворками и лишенные их.

Обеднение биоценозов происходит и в центральных частях водоемов, где двустворчатые моллюски становятся мелкими, тонкостворчатыми и однообразными. При малой биомассе плотность заселения может быть высокой. Примерно такая же картина наблюдается в застойных западинах литорали и сублиторали открытых морей с нормальной и слабо пониженной соленостью (Белое море). В этих западинах накапливаются полужидкие илы, обогащенные разлагающимся растительным детритом, и создается неблагоприятная гидрохимическая обстановка: снижается количество кислорода, повышается содержание органических кислот, возникает сероводородное заражение.

Районирование вод по солености и характер фауны по различным авторам

| Автор | Характер вод (зона) и фауны | Соленость, ‰ |
|---|---|--|
| Н.И. Андрусов, 1890 | Полуморская фауна (Черное море) | 18 |
| И. Великангас (I. Välikangas), 1933 | Олигогалинные солоноватые Мейомезогалинные солоноватые Плейомезогалинные солоноватые Полигалинные солоноватые Морские | 0,5-3 3-8(10) 8(10)-16,5 16,5-30 более 30 |
| А. Ремане (A. Remane), 1934 (по Л. А. Зенкевичу, 1963) | I Морская зона с морской фауной II Солоноватая зона 1. Солоновато-морская смешанная с преобладанием морской фауны 2. Настоящая солоноватая зона со специфической солоноватоводной фауной 3. Солоновато-пресная зона с преобладанием пресноводной фауны III Пресноводная зона с пресноводной фауной | 35-15 15-3 15-10(8) 10(8)-5 5-3 Менее 3 |
| Н. М. Книпович, 1938 | Пресные воды Солоноватые воды Морские воды | До 0,3-0,5 0,3-0,5 - 24,695* Более 24,695 |
| Б. П. Жижченко, 1964 | Полносольные фауны Солоноватоводные фауны Пресноводные фауны (границ обитания не дано) | Выше 22-27 Ниже 22-27 - |
| Л. А. Невеская, 1965б | Полуморская фауна - господствуют эвригалинные морские виды Солоноватоводная фауна - господствуют стеногалинные солоноватоводные виды | - 0-8 |
| И. Н. В. Иванова, 1969 | Морские воды с морской фауной Полуморские воды с полуморской фауной Солоноватые воды с солоноватоводной фауной Пресные с преобладанием пресноводной фауны | Более 22 22-9 9-2 Менее 2 |

* При солености 24,695‰ совпадают температуры максимальной плотности и замерзания воды. Н. М. Книпович считал эту соленость естественной границей солоноватых и морских вод, как основанную на химических, физических и биологических данных.

В водоемах всех типов наиболее благоприятно для двустворчатых моллюсков прибрежное мелководье. Чем меньше акватория водоема и выше степень замкнутости, тем меньше подвижность среды и глубины, благоприятные для развития двустворчатых моллюсков.

Степень подвижности воды является важнейшим фактором, определяющим в значительной мере условия обитания организмов. С нею связаны: аэрация, поступление питательных веществ, удаление продуктов жизнедеятельности, характер субстрата. Наиболее благоприятной является обстановка умеренной подвижности воды – участки вне волноприбойной зоны, поблизости от сильных течений, полузакрытые бухты и заливы. Неблагоприятны для обитания двустворок открытые песчаные пляжи с подвижным субстратом. На них могут поселиться только глубоко зарывающиеся двустворчатые моллюски (например, мия) и черви-пескожилы. Неблагоприятны также зоны чрезмерной подвижности воды, где на жестком субстрате могут селиться только прикрепляющиеся или прирастающие организмы. В таких зонах они несут признаки угнетения. Подвижность среды является фактором, формирующим (наряду с образом жизни) форму раковины двустворок. Увеличение подвижности среды приводит к росту выпуклости и массивности створок, развитию ребристости, а также заставляет животное вырабатывать цементные или биссусные прикрепления или вести зарывающийся образ жизни. В последнем случае сохраняется гладкая тонкостворчатая раковина. Существенную роль играет характер подвижности воды. Так, в условиях направленных течений двустворки вырабатывают раковины, развитые преимущественно в длину, а в зонах волнений раковины становятся почти изометричными, широкими и округлыми, толстостенными и сильно выпуклыми (табл. 14; см. рис. 32, 36, 37). Предлагаемая таблица составлена как по наблюдениям автора, так и по материалам многих других исследователей (Давиташвили, 1958; Невесская, 1965; Мерклин, 1950; и др., а также "Справочник по экологии морских двустворок", 1966 и "Основы палеонтологии", Моллюски, 1960).

Таблица 14

Формы раковин двустворок в зависимости от условий внешней среды и образа жизни

I. Округлые

1. ТОНКОСТЕННЫЕ гладкие, со слабыми субцентрльными макушками – полузарывающиеся и зарывающиеся фильтраторы и детритояды, обитающие в спокойных условиях.
2. ТОЛСТОСТЕННЫЕ выпуклые, часто ребристые с крупными макушками – полужарывающиеся фильтраторы зоны постоянных волнений.

II. Удлиненные

1. ТОНКОСТЕННЫЕ гладкие со слабыми макушками, иногда приближенными к переднему краю, с зиянием или без, умеренно выпуклые и плоские – активно зарывающиеся в мягкий грунт; зоны спокойной и умеренно подвижной среды.
2. ТОНКОСТЕННЫЕ выпуклые с шиповатыми ребрами, зияющие – активные сверльщики.
3. ТОЛСТОСТЕННЫЕ выпуклые, гладкие или скульптированные, с развитыми макушками, с выраженным килем; зона течений и волнений.

III. Клиновидные – развитые по главной диагонали – прикрепляющиеся биссусом; фильтраторы.

1. ТОЛСТОСТЕННЫЕ с острыми краевыми макушками, резким килем, прямым или вогнутым брюшным краем; сильные волнения зоны прибрежного мелководья.
2. КОПЬЕВИДНЫЕ выпуклые, узкие со сглаженным верхнезадним углом; зона сильных течений.
3. ШИРОКИЕ толстостенные крепкие раковины с субтерминальными макушками и намечающейся передней лопастью; – прибрежное мелководье ниже границы отлива.
4. ШИРОКИЕ с тупыми краевыми макушками, со сглаженными киями или без них, с прямым или выпуклым брюшным краем; прибрежное спокойное мелководье.

5. УДЛИНЕННО-ОВАЛЬНЫЕ ИЛИ СКОШЕННЫЕ с хорошо развитым передним концом, слабыми сдвинутыми вперед макушками, с прямым или выпуклым замочным краем; спокойные застойные или слабоподвижные воды.

IV. Субтреугольные, треугольноовальные, овальные с зиянием

1. ТОЛСТОСТЕННЫЕ, равномерно умеренно выпуклые - неглубоко зарывающиеся подвижные грунтояды мелководных зон.

2. ТОНКОСТЕННЫЕ с рострообразно оттянутым задним концом - зарывающиеся фильтраторы и грунтояды из относительно глубоководных спокойных зон.

3. ТОНКОСТЕННЫЕ ОВАЛЬНЫЕ с зиянием заднего конца, иногда усеченного - крупные, гладкостворчатые глубоко зарывающиеся малоподвижные фильтраторы; мелководная зона мелкопесчаных слабоглинистых грунтов.

Выделенным группировкам мы придаем значение жизненных форм по признаку одинакового приспособления к гидродинамическому воздействию среды и образу жизни. Сгруппированы признаки, приобретаемые двустворками в условиях различной подвижности среды и разного образа жизни. Переход от свободного образа жизни к прикрепленному (биссусное прикрепление) влечет за собой усечение переднего конца, перемещение макушки в терминальное или субтерминальное положение. Чем прочнее прикрепляется моллюск (что наблюдается на подвижном мелководье), тем сильнее редукция переднего края, значительнее уплощение брюшного поля и резче киль. Иногда брюшное поле становится вогнутым (синус брюшного края), воспроизводя негативную форму предмета, к которому прикреплен моллюск.

Изменчивость формы раковин под влиянием такого сильнодействующего фактора, как подвижность среды, должна быть в общем одинаковой по направленности для современных и ископаемых двустворок. Сходные признаки раковин, очевидно, вырабатывались при сходном образе жизни. Поэтому, привлекая материалы по морфологии раковин современных двустворчатых моллюсков, мы в какой-то мере можем судить и об условиях обитания и образе жизни ископаемых двустворок.

Характер захоронений и сохранности раковин

В процессе работы на литорали Белого и Баренцева морей и мелководья Черного и Азовского морей обращалось внимание на характер скоплений раковин погибших моллюсков. Такие скопления полезно рассматривать с точки зрения их возможного перехода в ископаемое состояние¹.

В северных морях раковинные скопления встречаются в западинах дна (илистая сублитораль, литоральные ванны, карманы и т.д.), на песчаных отмелях, в зоне штормовых выбросов, на прибрежных скалах и террасах, в местах массовых поселений моллюсков (банки). Такие скопления Васмунд (Wasmund, 1926) называл танатоценозами.

Прежде всего, отметим массовые скопления створок вдоль штормового вала, мористее его, располагающиеся обычно вдоль отлогих песчаных и валунно-песчаных пляжей. Море выбрасывает сюда все, что потеряло надежную связь с его дном. Раковины, как правило, скапливаются отдельно от водорослей, образуя самостоятельный валик или россыпь, за исключением моллюсков, прикрепленных к растениям и выброшенных вместе с ними еще живыми. Здесь встречаемся со случаем недолговечного скопления органических остатков, так как условия для их захоронения и перехода в ископаемое состояние крайне неблагоприятны: постоянное воздействие водной и воздушной среды, переменных температур, солнца и доступность наземным животным способствует их уничтожению. Прежде всего, сказывается механическое воздействие подвижных вод, несущих мелкую гальку и алевро-песчаные частицы. Для мидий, связанных с песчаными грунтами, процесс разрушения начинается еще при жизни - подавляющее большинство моллюсков с песчаных грунтов лишается защитно-

¹ Вопрос захоронения и сохранности раковин двустворок частично уже разбирался автором (Иванова, 1969, 1972).

го конхиолинового слоя в примакушечной части и на диагональном возвышении, некоторые экземпляры оказываются протертыми до перламутрового слоя и даже прободенными. Хорошо сохраняется защитный слой у мидий, живущих в затишных местах, или, как в южных морях, покрытых густым слоем обрастаний. Раковинный детрит в этой полосе практически не встречается, так как смывается и уносится на пониженные участки дна. На промытом песке или гравийно-галечном грунте разбросаны раскрытые раковины или разъединенные створки. Ориентировки в расположении раковин не наблюдается, как относительно друг друга, так и по отношению к выпуклости. В общем плане такие супралиторальные скопления окаймляют береговую линию. При видимой эфемерности таких скоплений они очень постоянны: на смену измельченному и смытому материалу море приносит все новые и новые раковины. Можно проследить все стадии превращения в детрит от только что выброшенного живого моллюска и полураскрытой раковины погибшего с еще неперегнившей мускулатурой до хорошо отмытых чистых с блестящим перламутровым слоем разъединенных створок. Далее можно подобрать ряд раковин по степени обработки их морем и солнцем: створки с задравшимся роговым слоем и лишенные его, створки с обломанным задним концом и треснувшие, наконец, крупные обломки, которые в ближайшем будущем будут измельчены и смыты или унесены вдоль берега в крошечные застойные заливчики. На раковинах, находимых в таких открытых местах ниже штурмового вала, не удается заметить следы химического воздействия среды. Быстро идущее механическое разрушение настолько доминирует, что не позволяет зафиксировать следов растворения карбонатных створок недосыщенными известиями водами северных морей.

Иной характер имеют изменения раковин, сброшенных в плоские литоральные ванны, где скапливается разлагающийся растительный детрит и понижена гидродинамика. Здесь в первую очередь сказывается химическое воздействие среды, обогащенной органическими кислотами. Процесс растворения карбонатного вещества начинается с нижне-заднего конца, где створки наиболее тонки. Затронутые растворением створки легко обнаруживаются, так как край заднего конца оказывается мягким — карбонатное вещество вынесено, а роговой слой легко сминается. Здесь обычны раковины с неразъединенными створками, полость которых забита илом. В этом случае мы сталкиваемся с начальной стадией возникновения внутренних ядер. В этих условиях происходит медленное разложение мягких частей моллюска и действие связки-размыкателя ослабевает раньше, чем разложится замыкающий мускул. В результате раковина остается закрытой с неплотно сомкнутыми створками, и ил плотно забивает внутреннюю полость. Будучи захоронена, в процессе диагенетических преобразований такая раковина впоследствии может полностью раствориться, но останется отлив внутренней полости (внутреннее ядро) и внешний отпечаток. В случае большого насыщения придонных вод и осадка продуктами разложения растительного детрита, встречаемся с другой формой сохранности: карбонатное вещество створок успевает полностью раствориться еще до захоронения, и илом забивается периостракум. При этом внешне такие раковины не отличаются от целых, только дотрагиваясь до них, можно обнаружить, что они уже лишены твердой карбонатной основы. Такие заполненные мягким илом чехлы двустворчатых моллюсков и гастропод во множестве встречаются в илестых западинах сублиторали Белого моря в проливе Салма, а также в толще ила, накапливающегося на мидиевой банке в результате фильтрационной деятельности мидий. В дальнейшем при захоронении и увеличившемся давлении эластичные роговые периостракумы должны легко сминаться и уплотняться при обезвоживании, давая начало скульптурным (внешним) ядрам, представляющим слепок внутренней стороны периостракума, и отпечаткам внешней поверхности раковин.

В сублиторальных западинах обычно встречаются мелкие раковины мидий. Видимо, крупные раковины, частично лишенные периостракума при жизни моллюсков и сносимые сюда в виде обломков, быстро растворяются. В осадок попадают периостракумы мелких мидий и обрывки рогового слоя крупных раковин. При захоронении таких скоплений в породе будут встречены внешние ядра не крупных закрытых раковин и масса слепков раковинного детрита.

Таким образом, в застойных западинах сублиторали и, реже, в литоральных ваннах, где максимально для мелководья исключается механическое воздействие среды,

резко преобладают химические агенты и создаются условия для накопления и создания особой формы сохранности раковин двустворок и гастропод – скульптурных (внешних) ядер, – разумеется, при достаточном поступлении осадков преимущественно глинистого состава.

В бухтах Белого моря, где узкой полосой вдоль обрывистых берегов, носящих следы ледниковой деятельности, протягивается пологая скальная литораль, встречаются узкие ушелья, расширяющиеся у впадения в море до двух – пяти метров. В расширенной части их иногда образуются небольшие пляжи, сложенные песком и галькой местных пород. На одном из таких пляжей в супралиторальной зоне обнаружены выбросы серого ила, переполненного раковинами и обломками раковин различных двустворок, брахиопод и баланусов. Преобладают толстостенные раковины *Saxicava*, *Astarte*, присутствуют единичные створки *Mya* и *Chlamys*, а также *Mytilus*. Остатки баланусов и брахиопод многочисленны, но малы по размерам и по весу слагают небольшую часть ракуши в осадке (табл.15).

Таблица 15

Состав ракуши, обр. 4а

| Фауны | Общий вес, г | Раковины | | Разъединенные створки | | Детрит - вес, г |
|------------|--------------|----------|--------|-----------------------|--------|-----------------|
| | | число | вес, г | число | вес, г | |
| Саксикавы | 40,05 | 2 | 4,70 | 18 | 20,30 | 15,05 |
| Астарты | 27,25 | 9 | 19,20 | 13 | 7,30 | 0,75 |
| Брахиоподы | 10,87 | - | - | 30 | 3,42 | 7,45 |
| Баланусы | 2,95 | - | - | - | 2,95 | - |
| Всего | 81,12 | 11 | 23,90 | 61 | 33,97 | 23,25 |

Здесь интересен факт совместного нахождения литоральных и sublиторальных, прикрепляющихся, зарывающихся и не зарывающихся форм. На этом материале хорошо прослеживаются различные стадии окатывания раковин до образования мелко перетертого детрита. В осадке раковины залегают без ориентировки, так как он перемешан и, видимо, представляет выброс во время особо сильного шторма. Ил серый, сильно глинистый, легко размокающий. Гранулометрический анализ показал (табл. 16), что в куске воздушно-сухого ила весом 306,89 г содержится 81,12 г раковин и определенного детрита.

Таблица 16

Результаты гранулометрического анализа ила, обр. 4а

| Фракция, мм | Вес, г | % к общему весу | Фракция, мм | Вес, г | % к общему весу |
|-------------|--------|-----------------|---------------------------|--------|-----------------|
| 10 | 1,17 | 0,40 | 1-0,5 | 2,35 | 0,80 |
| 10-7 | - | - | 0,5-0,25 | 2,27 | 0,70 |
| 7-5 | 1,16 | 0,40 | 0,25-0,1 | 12,57 | 4,10 |
| 5-3 | 3,36 | 1,10 | 0,1-0,01 | 88,97 | 29,00 |
| 3-2 | 3,35 | 1,10 | < 0,01 | 107,11 | 34,90 |
| 2-1 | 4,46 | 1,40 | Раковины и крупный детрит | 81,12 | 26,50 |
| | | | Всего | 306,89 | 100,40 |

Раковины и крупный детрит относятся к фракциям мелкой гальки и гравия. Во фракциях от мелкого гравия до крупного песка основную часть составляют обломочки створок брахиопод. В мелкопесчаной фракции большую роль играет кальцитовый

"луж", образовавшийся при перетирании раковин, а также многочисленные раковины фораминифер, присутствующие и в алевритовой фракции. Терригенный материал преобладает в алевритовой и пелитовой фракциях, по преимущественному содержанию которых осадок относится к группе алевритово-глинистых илов. Глинистый минерал пелитовой фракции является тонкодисперсной гидрослодой с плохо выраженными термическими эффектами на кривых нагревания.

Приведенные данные дают представление о характере скопления скелетных остатков организмов в сублиторальной западине, осадки которой не содержат заметного количества растительного детрита. Благодаря его отсутствию растворяющая способность иловых и придонных вод существенно понижена, а алевритово-глинистый ил обогащен раковинами и органогенным детритом различных организмов, одни из которых здесь обитали, другие же были сброшены сюда после смерти. Следует отметить, что хотя остатки двустворок по весу превосходят остатки других организмов, число последних (брахиоподы, баланусы, фораминиферы) не уступает и даже значительно больше числа экземпляров двустворок.

Совместное захоронение различных по образу жизни двустворчатых моллюсков и других животных показывает, что даже прикрепление, прирастание, зарывание в грунт, а иногда и всверливание в него не дают достаточных гарантий погребения погибшего организма на месте его обитания.

Очень интересное скопление раковин двустворчатых моллюсков встречено на Дальнем пляже Дальне-Зеленешкой губы, где в приустьевой части большого ручья находится небольшой террасовидный уступ высотой 5-8 м. Поверхность террасы представляет собою плоскую полого наклоненную в сторону моря площадку, участками развеваемую, но на большей части закрепленную травянистым покровом. Пески, слагающие террасу, развеваются на небольших площадках по 10-15 м². В ложбинках между миниатюрными барханчиками разбросаны многочисленные раковины моллюсков и раковинный детрит, частично засыпанный песком; особенно много обломков замочного края шиприн. Все раковины и обломки белые фарфоровидные, иногда покрыты тончайшим налетом порошкового кальцита. Возможно, занесенные сюда птицами или штормами (?), они были засыпаны песком и подвергались субфоссилизации. На высоких скальных берегах Дальне-Зеленешкой бухты можно видеть бесчисленные панцири морских ежей, крабов, реже - раковины крупных двустворчатых моллюсков, отбеленные и отпрепарированные солнцем и ветром, обычно поврежденные. На эти высокие, оглаженные льдами голые скалы их занесли чайки, которые в сизигий имеют возможность добывать пищу в нижней литорали и верхней сублиторали.

Приведенные примеры свидетельствуют о заносе скелетных частей морских организмов на сушу. Правда, в данном случае такой занос осуществляется в непосредственной близости от моря, но могут быть и случаи очень далекого переноса и последующего захоронения. В литературе были неоднократно описаны случаи захвата обитателей водной среды крупными смерчами, перенос на большие расстояния и сгруживание где-либо в неподходящей обстановке, где их настигала одновременная смерть. Вполне могли возникнуть условия для захоронения и консервации массы организмов при полном отсутствии следов переноса. Анализ такого случайного захоронения морской фауны для ископаемых среди континентальных осадков может повлечь за собою неправильные выводы. Конечно, такие случаи редки, но за геологическую историю их наверняка накопилось достаточное количество.

До сих пор речь шла о различных случаях временного захоронения или накопления более или менее значительно перемещенных остатков организмов, но их накопление происходит и непосредственно на местах обитания. Сначала отметим несколько случаев таких накоплений в северных морях. В условиях массового поселения двустворчатых моллюсков, например, на пологих отмелях, занятых мидиевыми банками, большое количество погибших организмов захороняется на месте обитания, иногда сохраняя прижизненное положение. Захоронению на месте обитания способствует как прикрепление мидий биссусными нитями друг к другу, так и быстрое накопление ила в результате биофильтрации. Осаждая громадное количество ила (до десятков сантиметров в год), мидии как бы погребают сами себя и вызывают заиливание участков, на которых без их участия могли бы удержаться лишь более грубозернистые осадки. На мидиевой банке Малого Еремеевского порога, несмотря на существующее здесь приливно-отливное течение, ил хорошо удерживается в мидие-

вом "войлоке", совершенно закрыв первичный гравийно-мелкогалечный грунт. Раковины погибших от различных причин (естественная смерть, нападение звезд и других хищников) мидий частично остаются на месте, немедленно начиная подвергаться разрушительному воздействию механических и химических агентов. Дружное воздействие обоих факторов приводит к тому, что на месте обитания накапливается раковинный детрит, наращивающий массу грунта, и неразобщенные раковины с забитой илом внутренней полостью. Сохраняя внешне облик неповрежденных раковин, они зачастую оказываются лишенными известковой основы скелета, и, как в случае захоронения в сублиторальных илистых западинах, переполненных растительным детритом, образуют зачатки будущих скульптурных ядер. Таким образом, на месте обитания могут оказаться захороненными ядра, отпечатки и раковинный детрит (обрывки перистракумов) местного происхождения, не испытавший переноса, а также находящиеся в прижизненном положении ядра двустворок и других организмов. Последние случаи должны быть весьма редкими, так как живые особи в колонии сохраняют подвижность и смещают пустые створки погибших индивидуумов.

Любопытно, что временно накапливаться раковины и раковинный детрит могут и на отвесных скалах в гуще мидиевого "войлока", который удерживает даже зерна крупного гравия и ил.

Для завершения изложения материала о случаях накопления и временного захоронения раковин двустворок на мелководье северных морей упомянем о выбросах на валуны верхней литорали и супралиторали ризоидов ламинарий со всеми организмами, связанными с ними. Между ризоидами ламинарий, прикрепленных к валунам, прирастают крупные сублиторальные баланусы, мидии, мускулы, мелкие саксиавы, мшанки, губки, гидроидные полипы и др. Все это сложное сообщество с определенными биоценотическими связями, оказывается одновременно выброшенным на берег и гибнет от одной и той же причины. Здесь интересен сам факт возможности перемещения всего биоценоза полностью в неподходящие для его жизни условия. Конечно, в данном случае о прочном захоронении говорить не приходится, налицо лишь случай бесспорного танатоценоза в современном понимании этого термина.

Таким образом, случаи временного накопления и захоронения остатков фауны могут быть весьма разнообразными, и, хотя не всегда возможен их переход в ископаемое состояние, следует при расшифровке условий обитания и захоронения окаменелостей иметь в виду сложность и многоэлементность условий, от которых зависит сохранность фауны, а также случайные факторы перемещения скелетных остатков без каких-либо следов переноса.

В южных морях условия сохранения раковин двустворок и других моллюсков существенно отличаются прежде всего меньшей агрессивностью теплых придонных вод по отношению к карбонатам (О.А.Бессонов, 1970, считает, что растворяется до 17% биогенного карбоната кальция). Даже в темных илах Азовского моря не обнаруживаются раковины с растворенной известковой основой. В захороненном состоянии встречаются также приросшие к раковинам колонии баланусов, чего не наблюдалось в северных морях. Кроме подвижности воды, важную роль играет расположение биотопов, их плотность и биомасса.

Значительная часть моллюсков Азовского моря захороняется на месте обитания, подвергаясь лишь частичному перемыву в его пределах. Особенно хорошо это прослеживается в зоне развития илов, где обычны захоронения ракуши в осадке. Приведем разрез (сверху вниз) осадка в восточной части водоема (станция 36):

1. Буроватая киселеобразная глинистая пленка - 2 см
2. Ил сильно глинистый - 4-5 см
3. Ракуша с небольшим количеством ила - 1,5-2 см
4. Ил серый глинистый с редкими журавчиками серого известкового алевролита

Основная масса ракуши слоя 3 представляет собой одновременно погибших на месте обитания кардиумов - нераскрытые, не потертые раковины, многие из которых сохраняют прижизненное положение. Принос раковин с других участков невелик: несколько створок абр, несколько окатанных створок кардиумов и единичные створки монодакн, возможно, сброшенных сюда в многоводный год из западной части залива.

Подобное трехслойное строение имеет осадок и в центральной части моря. Разница состоит в том, что слой захороненной ракуши очень тонок - 2-5 мм - и состо-

ит из раковин мелких абр, лежащих параллельно или косо к поверхности наслоения. Такое захоронение связано с периодическими заморами. На месте замора моллюски длительное время не селятся, а погибший биоценоз заносится илом. При переходе в ископаемое состояние такие осадки могут преобразоваться в глину или аргиллит со спорадическими скоплениями раковин на отдельных поверхностях наслоения. Толщина слойка захороненной ракушки зависит от длительности беззаморного периода. На участках, где заморы редки или отсутствуют, осадок имеет двуслойное строение: киселеобразная пленка, мягкий ил с рассредоточенной ракушкой и подстилающий плотный ил или илистый ракушняк. Накопление чистых или илистых ракушняков, слагаемых преимущественно местной ракушкой (неразобщенные створки раковин), связано с придонными спокойными течениями. На прибрежных участках мелководья северного побережья наблюдается значительный вынос ракушки к берегу (Шербаков, 1966). Ракушка слагает почти нацело такие аккумулятивные формы, как косы, и участвует в образовании пляжей. Раковины разьединены, часто носят следы окатывания (не все), присутствует раковинный детрит. Наблюдается сортировка по размерам и степени устойчивости к механическим воздействиям. Тонкие раковины абр отсутствуют. Ракушка почти нацело сложена кардиумом, массовые поселения которого тянутся вдоль берега. Отмечается примесь вымытых из древнечетвертичных отложений толстостенных двустворок, ныне не обитающих в Азовском море. Ракушкой преимущественно кардиумов слагается также пляж возле г. Жданова.

В более удаленных от берега участках, где сильные волнения наблюдаются редко, создаются захоронения типа "ракушечной мостовой", описанной С.В.Максимовой (1949). Разобщенные створки ориентируются выпуклой стороной вверх, создавая бронирующий слой, предохраняющий нижележащий осадок от размывания. Образования этого типа связаны переходами с ракушечниками.

Раковины пресноводных обитателей дельты и солонатоводных авандельты Дона остаются преимущественно на месте обитания или близости, перемещаясь к берегам проток. В Таганрогском заливе встречаются единичные створки и обломки раковин уний и беззубок. Основная масса ракушки представлена в восточной части залива обитающими там монодакнами и дрейссенами. В осадках собственно Азовского моря все эти формы практически отсутствуют. В восточной части встречаются единичные створки монодакн. Роль площадного разноса, в частности Доном, невелика.

Подводя итоги наблюдениям за современными захоронениями и временными скоплениями раковин погибших моллюсков, следует подчеркнуть прямую зависимость степени и формы сохранности раковин, надежности захоронений, возможности перехода их в ископаемое состояние от морфологических и физико-химических особенностей мест обитания и захоронения и тектонического режима соответствующих регионов. Непосредственно характер захоронений определяется: 1) плотностью и биомассой поселений, 2) интенсивностью газообмена в окружающей среде и ее гидрохимизмом, 3) близостью и конфигурацией берега, рельефом дна, 4) степенью и характером подвижности воды и 5) количеством, составом и скоростью поступления приносимого терригенного материала.

В обширных открытых водоемах с приглубыми берегами нет условий для захоронения ракушки в зоне прибрежного мелководья. Хотя во всех указанных районах существует больший или меньший вынос ракушки к берегу, крупные аккумулятивные биогенные образования известны только в мелководном, плоском, почти замкнутом и высокопродуктивном Азовском море. В Баренцевом, Белом и Черном морях литораль и супралитораль служат местом переработки ракушки. В прибрежной зоне максимально сказывается действие приливов и отливов, волнений и течений. С одной стороны, они влекют массу обломочного материала и раковины, сгужая их и захороняя, с другой — постоянно разрушают созданные захоронения, механически измельчают раковины, сортируют по форме и размерам, ориентируют определенным образом, вбивая друг в друга и т.д. Ракушка, частично превращенная в мелкий детрит, сбрасывается в более глубокие зоны (сублитораль), где смешивается со скелетными остатками других организмов, или в литоральные ванны. Условия для прочного накопления ракушки двустворок на литорали могут создаваться только в глубоко врезанных заливах и лагунах при прогибании дна бассейна. Пр этой же причине на открытом побережье холодноводных морей редко могут создаваться условия для накопления чистых пелелиподовых ракушняков, хотя двустворки являются на литорали массовой группой.

Гидродинамика среды является решающим фактором для образования определенных форм сохранности. В условиях повышенной подвижности преобладает механическое воздействие, в спокойной среде — химическое. В то же время оба процесса взаимно связаны и облегчают разрушительную деятельность друг друга. В сублиторальных западинах, куда сбрасывается ракуша, при застойности, малом щелочном резерве и низкой температуре придонных вод накапливается обогащенный разлагающимся органическим веществом полужидкий ил и создаются условия для образования и накопления скульптурных (внешних) ядер. Известковая составляющая быстро растворяется до захоронения раковин медленно накапливающимся тонким осадком. Забиваются илом и могут захорониться конхиолиновые периостракумы моллюсков. Образование этой формы сохранности возможно на литорали только при возникновении долговременных массовых поселений прикрепляющихся моллюсков-фильтраторов (мидиевые банки). Это случай, когда организмы, действуя в массе, как бы изменяют среду и ход осадконакопления, образуя прочный покров из скрепленных бицуссом собственных раковин. Под толщей живой брони (и в ней) создаются спокойные условия и накапливаются несвойственные данной зоне темные илы, в которых раковины погибших моллюсков интенсивно растворяются. При переходе в ископаемое состояние могло бы образоваться массовое захоронение скульптурных ядер с некоторым количеством детрита местного происхождения, или смешанное захоронение раковин, ядер и детрита.

В литоральных ваннах, где гидродинамика среды выше, образуются зачатки внутренних ядер, так как приносимый сюда терригенный материал забивает внутреннюю полость раковин до их растворения. Агрессивность среды здесь ниже, поскольку растительный детрит поступает в небольших количествах (массовое развитие водорослей связано с сублиторалью). При переходе в ископаемое состояние могло бы образоваться захоронение с равномерно распределенными в осадке раковинами, перемещенными в пределах зоны обитания. При постдиагенетических преобразованиях песчано-алевритовых пород возможно образование внутренних ядер.

Временные маломощные скопления ракуши и раковинного детрита могут образовываться у уреза воды в карманах и лотках-ловушках. Эти скопления отсортировываются водой так, что мелкие раковины и детрит располагаются внизу, а крупные раковины занимают верхнюю часть, подобно тому, что наблюдал Вайгельт (Weigelt, 1923) в Северном море.

Иной режим осадконакопления и захоронения раковин в полуизолированных тепловодных водоемах полуморского типа. Основными их обитателями, обладающими скелетом и могущими перейти в ископаемое состояние, являются двустворки, поэтому состав захоронений беден. Вследствие значительного щелочного разреза среды и высокой биомассы двустворок накапливаются и захороняются нерастворенные раковины, несмотря на большое количество органических веществ, поступающих в осадок.

Большое количество раковин аккумулируют прибрежные отмели, на которых в зависимости от количества приносимого терригенного материала создаются условия для образования ракушняков или известково-песчаных осадков с ракушей. При равновесии приносимого с берега и уносимого волнами осадка накапливается почти чистый ракушняк. То же наблюдается в случае ограниченного сноса с суши, но обильного выноса ракуши к берегу. При значительном количестве терригенного материала образуются линзовидные прослой ракушняка, или раковины беспорядочно рассредотачиваются в осадках. Характерно обилие разобщенных створок и раковинного детрита. Состав ракуши обедняется и усредняется по сравнению с составом биоценозов, составляющих ракушу. Повышается содержание крупных прочных раковин, сортируемых частично по размерам и форме.

На удаленных от берега участках перенос ограничен или отсутствует. Там захороняются раковины с неразобщенными створками, часто в прижизненном положении. В застойных зонах периодических заморов погребаются целые биоценозы. Образуются тонкие прослой ракуши, разделенные прослоями ила без фауны. В зонах достаточной аэрации раковины равномерно распределяются в осадке, ориентируясь субпараллельно наслоению. Такие захоронения образуются при постоянном поступлении в осадок органических остатков на фоне достаточно быстрого накопления ила. В наиболее благоприятных условиях обитания — в зонах, где сказываются слабые придонные движения воды, достаточные для обеспечения жизнедеятельности массовых поселений моллюсков и перемещения большей части взвешенных алевро-пелитовых частиц в

центральные части водоема, накапливаются на месте обитания илстые ракушечники.

Таким образом, захоронения, возникающие в полуизолированных водоемах, располагаются концентрическими поясами, грубо повторяющими их контуры. Вдоль береговой линии размещаются ракушечные косы, скопления ракуши и раковинного боя в песках пляжа. Глубже (вне волноприбойной зоны) образуются захоронения типа "ракушечной мостовой", затем дельнораковинные непорешенные ракушечники. Рассредоточенные и спорадические захоронения окаймляют наиболее застойную, относительно глубоководную зону, где раковины двустворок практически отсутствуют.

В эту схему существенные коррективы могут внести катастрофические возмущения атмосферы. Например, бури осенне-зимнего периода 1969-1970 гг. переместили огромные массы воды в северо-западную часть Азовского моря, вызвав там наводнение и частично осушив восточную. Это, несомненно, должно было отразиться на верхнем, неуплотненном слое осадков, повредить захоронения и частично истребить биоценозы.

Следует полагать, что формы сохранности и характер захоронений в позднепалеозойское время контролировались теми же основными факторами. Поэтому сравнение форм нахождения ископаемой фауны с современными образованиями и особенностями их распределения в осадках имеет существенное значение для понимания и восстановления условий захоронения ископаемых организмов. Отметим наиболее важные для наших задач моменты. В северных морях удалось проследить возникновение различных форм сохранности, в том числе свойственных двустворкам угленосных отложений, условия и стадии их возникновения, а также прижизненное окатывание раковин. Во всех водоемах наблюдается обеднение состава танато- и тафоценозов по сравнению с соответствующими биоценозами в прибрежном мелководье. Обеднение происходит не только за счет исчезновения бесскелетных или малочисленных организмов, но и за счет массовых форм. Например, усоногие раки имеют высокую плотность и биомассу, но в составе захороняющейся ракуши их чрезвычайно мало (см. табл. 15), а в темных илах сублиторальной западины их нет. Такая же участь постигает спирорбисов, особенно поселяющихся на бурых водорослях. Видимо, отсутствие защитного слоя и строение известковых трубок этих организмов делают их особенно уязвимыми к растворяющему воздействию среды. Непропорционально мало и количество раковин мидий, что связано с захоронением вне биотопа. В то же время происходит смещение литоральных и сублиторальных организмов (мии, мидии, массовое количество раковин саксикав, баланусы, фораминиферы, брахиоподы). При захоронении на месте обитания состав биоценоза сохраняется полнее (на мидиевой банке - сотни раковин погибших мидий и единичные макамы, что отражает истинный состав биоценоза двустворок).

Некоторые выводы можно сделать из наблюдений на Азовском море, которое по многим признакам (площадь, рельеф дна, характер осадков, отдаленная связь с полносоленым водоемом, опресняющее влияние крупных рек, закономерно и периодически изменяющаяся соленость, массовое развитие двустворчатых) сходно с водоемами позднего палеозоя изученных районов. В лагуннозаливных водоемах, испытывающих влияние пресных и морских (полуморских) вод, несмотря на четкие ареалы биоценозов эвригалинных морских и солоноватоводных двустворок, возможны местные захоронения их раковин. Они образуются в силу поочередного заселения пограничной территории при колебаниях солености. При этом компоненты обоих будут захоронены на месте обитания без переноса, не отграничиваясь даже тонким слоем осадка. С геологической точки зрения, изменение солености и смена биоценозов происходят мгновенно. Эти захоронения не отличаются массовостью. Примешивание эвригалинных компонентов морской фауны к многочисленным солоноватоводным двустворкам угнетенного облика возможно близ верхней границы солоноватых вод (8-9‰). Смешанные захоронения солоноватоводных и пресноводных двустворчатых моллюсков закономерны и образуются близ нижней границы солоноватой зоны (2‰ и ниже). Массовые захоронения солоноватоводных двустворок с фрагментами пресноводных форм плохой сохранности образуются в солоноватоводных зонах (несколько выше 2‰).

В мелководном, полузамкнутом водоеме (следовательно, и в замкнутых) значительная часть моллюсков, обитающих в удалении от берега, захороняется на месте обитания, подвергаясь лишь незначительному перемию или сохраняя прижизненное положение.

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И ЗАХОРОНЕНИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ
МОЛЛЮСКОВ; УСЛОВИЯ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ

Типы захоронений

В процессе переотложения и захоронения скелетные остатки ведут себя отлично от обломочного материала. Особенности их переноса и осаждения определяются гидравлическими характеристиками ракуши. На современном материале изучением этих характеристик занимались Волков (1963), Беэрэнс, Уотсон (Beherens, Watson, 1969) и др. Волковым установлено, что раздробленная ракуша кардиумов (мелкий детрит, утративший форму раковин) переносится и отлагается, как гравий и песок соответствующих размеров. Ракуша размером от 3 до 15 мм размывается и переносится легче, чем гравий меньшей размерности. Крупные (свыше 30 мм) раковины и обломки по гидравлическому критерию (неразмывающая скорость) уподобляются крупному гравию, т.е. неразмывающая скорость для них высока.

Многие двустворчатые моллюски угленосных толщ имеют размеры 10–15 мм и принадлежат к группе ракуши, переносимой без взмучивания осадка. Неразмывающая скорость, видимо, была очень низкой, тем более, что удельный вес ракуши был ниже, чем у раковин кардиумов. Поэтому чаще всего встречаются захоронения раковин двустворчатых моллюсков, в той или иной мере перемещенных в пределах мест обитания или вне их. Породы же, их заключающие, обычно имеют скрытую микрогоризонтальную слоистость, зачастую обнаруживаемую лишь по распределению органических остатков. Аргиллиты и глинистые алевролиты с фауной, как правило, не несут следов взмучивания и оползания. Видимо, глинистый ил достаточно быстро уплотнился, и слабые движения воды, достаточные для перемещения тонких, легких створок и образования раковинного детрита, не оказывали заметного размывающего влияния на осадок, не считая его самой верхней жидкой пленки. Исключением являются захоронения, связанные с песчаниками, алевролитами, известковыми алевролитами и известняками. В песчаниках мелкозернистых и алевролитах крупнозернистых отмечается волнистая слоистость типа волновой ряби с мощностью слоев в пределах первых сантиметров. Слоистость связана как с изменением гранулометрического состава, так и с расположением ракуши. К этим породам приурочены только толстостворчатые раковины. Известняки же характеризуются массивной или линзовидной текстурой, связанной с некоторой сортировкой скелетных остатков по размерам.

Анализируя фактический материал, результаты наблюдений над захоронениями современных организмов и литературные данные с точки зрения массовости скелетных остатков, их сохранности, взаиморасположения, ориентированности по разрезу слоя и на поверхностях наслоения, отсортированности по размерам и т.д., можно наметить основные типы захоронения (табл. 17, рис. 44) ископаемой фауны рассмотренных позднепалеозойских угленосных толщ.

Выделено шесть основных типов захоронения: "беспорядочный", "ракушечная мостовая", "пятнистый", "рассредоточенный", "спорадический" и "прижизненный". Типы захоронений связаны с условиями осадкообразования, главным образом, с подвижностью среды, запечатленной в структурах и текстурах пород, расположении скелетных остатков. Перечисленные типы захоронения располагаются в ряд по степени убывания подвижности среды. Крайними членами этого ряда являются "беспорядочный" (наиболее высокая подвижность в зоне формирования детрита) и "прижизненный" (наиболее низкая) типы захоронения. Остальные занимают между ними промежуточное положение. Конечно, абсолютной характеристики подвижности среды они не дают, поскольку для каждого водоема, типа осадков и захороняемых скелетных остатков неразмывающая скорость различна. Играет роль и массовость раковин. Но относительное распределение зон различной подвижности воды (на площади) и изме-

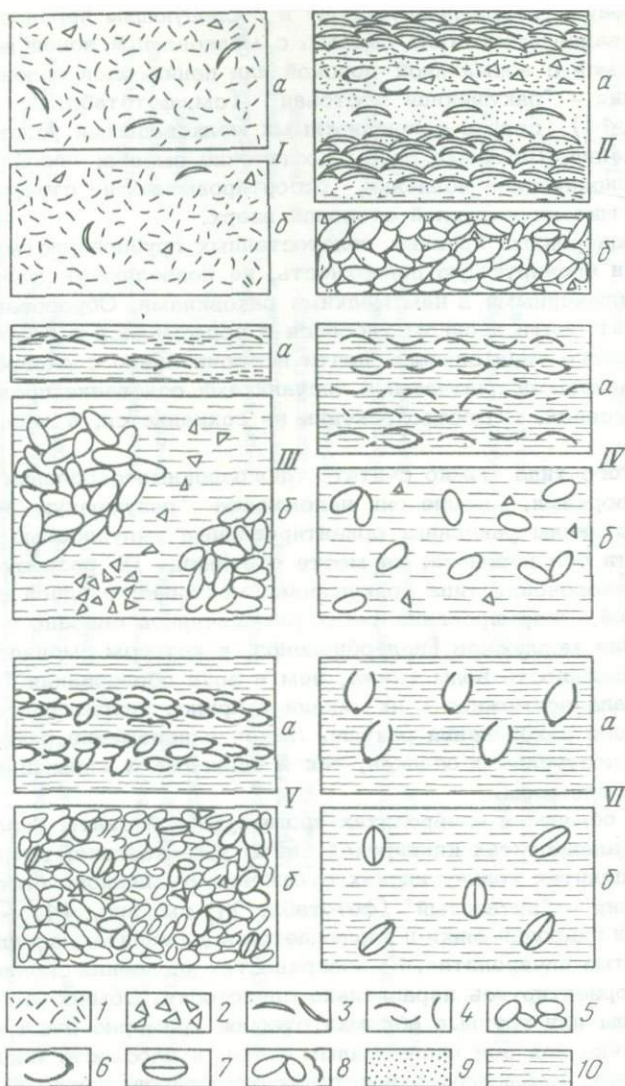


Рис. 44. Типы захоронений

I - беспорядочный, II - ракушечная мостовая, III - пятнистый, IV - рассредоточенный, V - спорадический, VI - прижизненный; а - в разрезе, б - в плане. 1 - мелкий детрит, 2 - крупный детрит, 3 - толстые створки, 4 - тонкие створки, 5 - поверхность створок и ядер, 6 - ядра, 7 - ядра в плане, 8 - неразобщенные створки в плане и разрезе, 9 - песчаник, алевролит, 10 - аргиллит, алевролит глинистый. Ориентировка в породе отражена положением знаков

нение гидродинамического режима водоемов, сменяющих друг друга во времени, они отражают с достаточной степенью вероятности.

I. Тип захоронения - "беспорядочный". Органогенный детрит, отсортированный в пределах соседних фракций, располагается в породе неориентированно и иногда является ее главной составляющей. Изредка встречаются более крупные обломки и определяемые раковины. Известковое вещество скелета сохранено. Возможно наличие линзовидных скоплений. Состав фауны разнообразен.

Такой тип захоронений обычен для мелководных органогенно-детритовых известняков и глинистых известняков нижнего морского карбона. Сильная раздробленность органических остатков и их смешение указывают на захоронение вне места обитания,

очевидно, с выносом фауны в прибрежную зону и последующим переносом на место захоронения. Формирование этого типа связано с мелководной зоной волнений и течений обширных водоемов с нормальной морской или пониженной соленостью.

II. Тип захоронения - "ракушечная мостовая" (см. фототабл. II, фиг. 11; фототабл. VII, см. рис. 44) связан с прибрежными мелководными условиями закрытого полуморского бассейна. Динамика среды достаточно высока; преобладающий тип движения среды - периодические волнения, отсортировывающие створки раковин по размеру и ориентирующие их выпуклой стороной вверх.

Несколько слоев однородных крупных толстостенных груборебристых или выпуклых раковин создавали бронирующую поверхность, не позволяющую размывать ниже лежащий осадок с заключенными в нем мелкими раковинами. Образовавшийся в этой зоне раковинный детрит почти целиком уносился и сбрасывался в более спокойные зоны. Захоронения такого типа связаны почти исключительно с алевролитами и мелкозернистыми алевролитовыми плитчатыми песчаниками основания промежуточной свиты Горловского бассейна. Вещество раковин не сохраняется, а ядра преимущественно внутренние.

Разновидностью этого типа можно считать многослойные скопления раковин (ядер) с неразобщенными створками. Внешне они напоминают "ракушечную мостовую" (на поверхности наслоения видны раковины, ориентированные выпуклостью вверх), но образовались они почти без переноса, на месте обитания. По разрезу и на площади могут переходить в захоронения типа "ракушечная мостовая: с одной стороны, и в "пятнистый" - с другой. Формирование таких ракушечников связано с длительным существованием колонии моллюсков (палеобиоценоз, в котором сменился ряд поколений). Умеренная подвижность воды (ниже, чем в зоне образования "ракушечной мостовой") обеспечивала возможность их жизни и принос терригенного материала для достаточно быстрого захоронения ракуши. Лежачее положение раковин объясняется как воздействием поступающих осадков, так и сдвиганием живыми моллюсками. Возможны небольшие перемывы.

Такие захоронения обычны в алевролитах промежуточной свиты Горловского бассейна, в известковых алевролитах кингирской свиты Джекказгана; встречаются они и в алевритистых аргиллитах кольчугинских отложений Кузнецкого бассейна.

III. Тип захоронения - "пятнистый" (фототабл. VI; см. рис. 44) - образуется при дальнейшем понижении гидродинамики и наблюдается в аргиллитах, аргиллитах алевролитовых и мелких глинистых алевролитах. На поверхностях наслоения скопления раковин располагаются пятнами, ориентируясь параллельно слоистости. Обычно в скоплениях группируются раковины или крупные обломки створок примерно равных размеров, располагаясь параллельно или под очень малым углом к плоскости наслоения, чаще - выпуклой стороной вверх. Наблюдается некоторая отсортированность и по вертикали. Сопутствует раковинный детрит, обычно концентрирующийся отдельными пятнами или полосками. Раковинный бой (детрит) может захороняться в различных условиях. Чаще места обитания организмов, образования детрита и его захоронения не совпадают. От I типа рассматриваемый тип захоронения отличается послойным расположением в породе. На поверхностях наслоения детрит часто располагается своеобразными "потоками". Расположенные пятнами скопления детрита могут быть местного происхождения, как и единичные обломки двустворок в захоронениях, не связанных с повышенной гидродинамикой.

Захоронения III типа связаны с очень мелководными слабопроточными солоноватоводными и пресноводными водоемами. Их образованию способствуют слабые непостоянные волнения и придонные течения, производящие небольшую сортировку и перенос раковин и детрита в пределах местообитания организмов (фототабл. VI).

IV. Тип захоронения - "расседоточенный" (см. рис. 44) - характеризуется тем, что разобщенные и неразобщенные створки расположены неориентированно на поверхностях наслоения, не образуя значительных скоплений, обычно не перекрывая друг друга. В пределах слоя распределены более или менее равномерно. Часто захоронения подобного типа представляют как бы слоеный пирог: на всех вскрываемых поверхностях наслоения (как правило, они проявляются только при ударе; порода кажется неслоистой, не содержащей фауны, при раскалывании дает раковистый излом) обнаруживаются остатки двустворок.

Типы захоронений фауны

| Тип | Состав | Сохраность | Сортировка | Распределение в породе | Порода | Обстановка | Динамика среды |
|---------------------|--|--|--------------------|---|------------------------------------|---|--------------------------------------|
| БЕСПОРЯДОЧНЫЙ | Брахиоподы, иглокожие, мшанки и др. | Детрит | Хорошая и средняя | Беспорядочное, линзовидное | Известняки, известковые алевролиты | Мелководье моря, открытой лагуны | Высокая; волнения, течения |
| РАКУШЕЧНАЯ МОСТОВАЯ | Двустворки с толстостенными раковинами | Ядра створок, створки | Хорошая - послойно | На поверхностях наложения выпуклостью вверх | Алевролиты, песчаники | Мелководье опресненного моря | Значительная; периодические волнения |
| ПЯТНИСТЫЙ | Двустворки тонкостенные | Створки, ядра створок, детрит | Неравномерная | Пятнами на поверхностях наложения | Аргиллиты, алевролиты | Мелкие слабо проточные пресные и солоноватые водоемы | Умеренная; слабые волнения и течения |
| РАССРЕДОТОЧЕННЫЙ | Двустворки | Ядра неразобщенных и разобщенных створок | Нет или слабая | Равномерное по слою | Аргиллиты скорлуповатые | Мелкие водоемы с хорошей аэрацией | Низкая, изменчивая |
| СПОРАДИЧЕСКИЙ | Двустворки мелкие однородные | Ядра, ядра с участками сохранившихся створок | Нет | Скопления на поверхностях наложения | Аргиллиты слоистые | Мелкие застойные водоемы и зоны | Низкая |
| ПРИЖИЗНЕННЫЙ | Двустворки, брюхоногие | Ядра | - | Под углом к наложению | Аргиллиты, сидериты, алевролиты | Спокойные зоны водоемов; реже - прибрежное мелководье | Очень низкая |

Захоронения связаны с неяснослоистыми и массивными аргиллитами коллоидального облика. "Рассредоточенный" тип свойствен спокойным участкам водоемов континентального типа с достаточной аэрацией.

V. Тип захоронения - "спорадический" (см. рис.44). Отличается от предыдущего сплошным распределением раковин на поверхности наслоения и разобшением в разрезе слоя. Раскрытые и нераскрытые раковины двустворок перекрывают друг друга, располагаясь параллельно плоскости напластования. Часто - это скопления раковин преимущественно одного рода и вида и равных размеров, от небольших до карликовых. Захоронения имеют мощность менее миллиметра и разобщены прослоями пород без фауны. Обычны в микрослоистых (скрытослоистых) почти черных аргиллитах. Такие захоронения, вероятно, связаны с мелководными застойными континентальными водоемами или застойными участками более крупных водоемов.

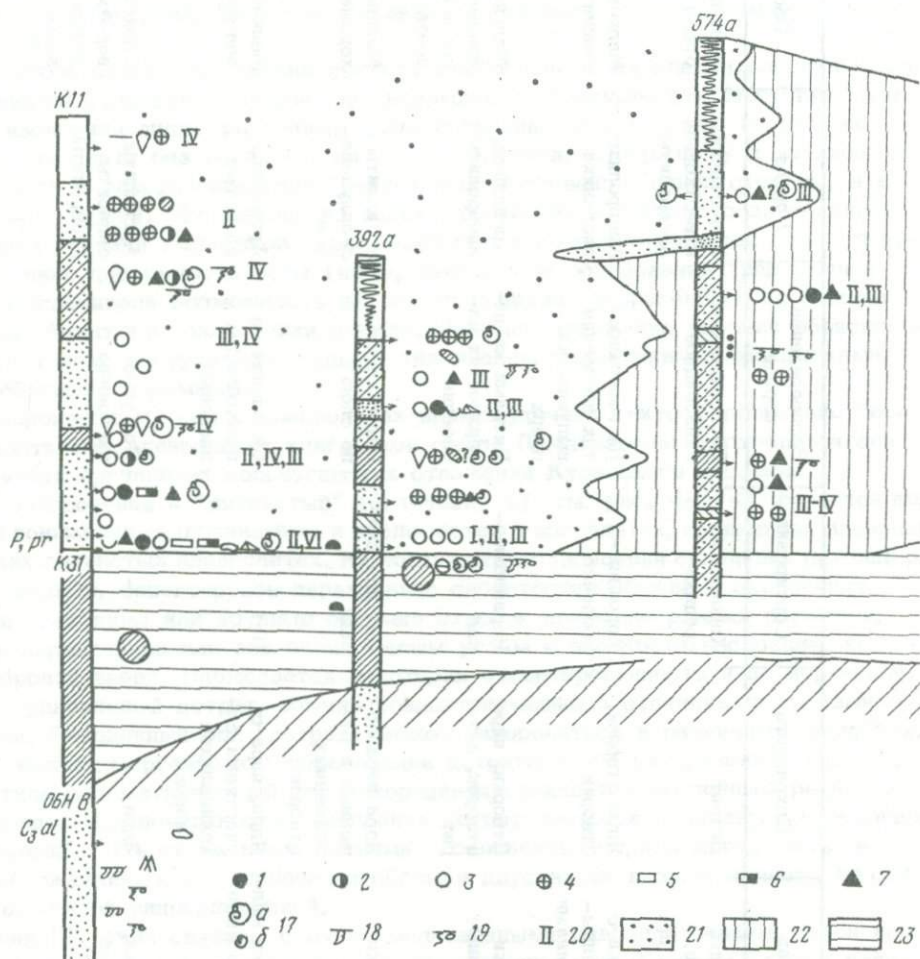
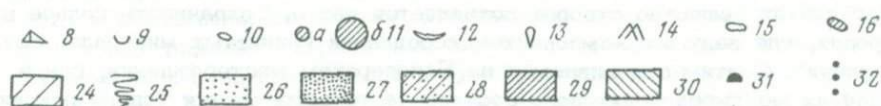
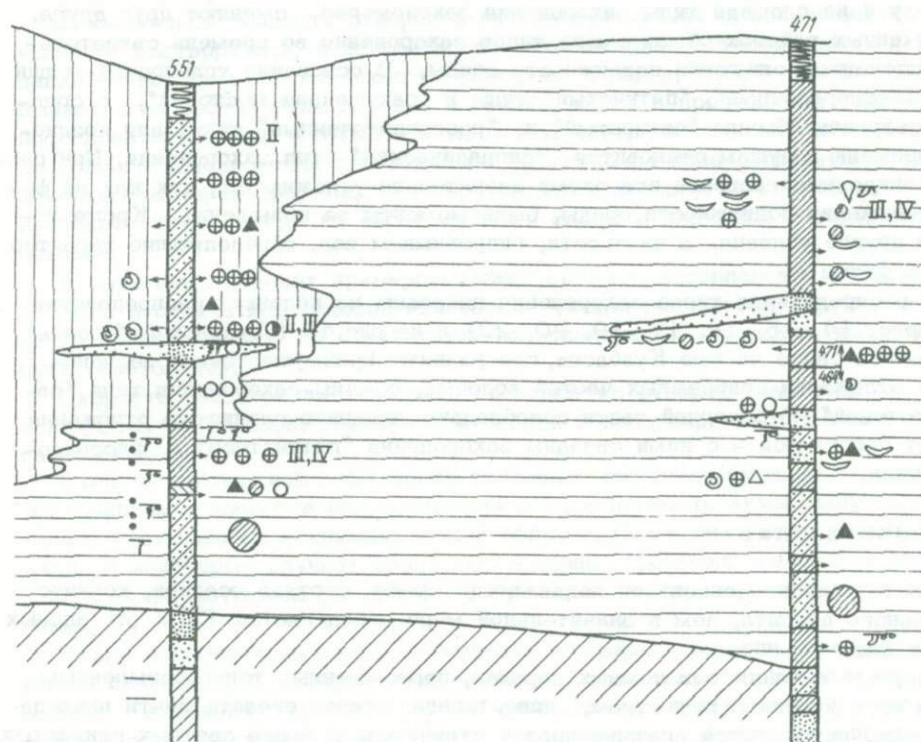


Рис.45. Литолого-палеоэкологический профиль северо

1 - *Aenigmosconcha* крупные, 2 - *Aenigmosconcha* мелкие, 3 - *Yavorskiana* груборебристые, 4 - *Yavorskiana* тонкоребристые, 5 - *Taimyria* крупные, 6 - *Taimyria* мелкие, 7 - *Pseudemondia*, 8 - *Goniophora* (?), 9 - *Modiolopsis* (?), 10 - *Lithophaga* (?), 11 - *Sanguinolites* (?): а - мало, б - много, 12 - удлиненные тонкостворчатые двустворки, 13 - неопределимые обломки гладкостворчатых крупных раковин, 14 - *Mrassiella*, 15 - *Amnigeniella*, 16 - *Anthraconauta* (?), 17 - *Spirorbis*: а - крупные, б - мелкие, 18 - норки и 19 - ходы илоедов,

VI. Тип захоронения - "прижизненный" (см. рис. 44) - обычно сочетается с захоронениями других типов, часто с "рассредоточенным" и "спорадическим". Раковины или их ядра расположены под значительным углом к плоскостям наложения, сохраняют ориентировку, свойственную им при жизни. Чаще встречается в аргиллитах массивных и неяснослоистых, в карбонатных конкрециях, но отмечен и в мелкообломочных породах. Гидродинамика среды низкая, возможны застойные явления, пересыхание водоема или резкие изменения гидрохимического режима. В условиях подвижной среды захоронения этого типа чрезвычайно редки и наблюдаются единично для зарывающихся моллюсков.

Все установленные типы захоронения свойственны мелководным водоемам различного характера: открытого мелкого моря (I тип), лагунам-заливам, озерам. Глубины водоемов - от первых десятков метров до первых метров. Порядок глубин может



- западной окраины Горловского бассейна. Промежуточная свита

20 - тип захоронения, 21 - алевро-песчаные отложения прибрежной части полуморского водоема, 22 - глинисто-алевритовые отложения мелководья полуморского водоема, 23 - преимущественно глинистые отложения удаленных от берега спокойных зон полуморского водоема, 24 - преимущественно алевритовые отложения мелководья солоноватого залива, 25 - кора выветривания, 26 - песчаник, 27 - алевролит, 28 - аргиллит алевролитовый, алевролит глинистый, 29 - аргиллит, 30 - известковые породы, 31 - сидерит, 32 - пирит

быть определен на основании расчета глубины воздействия волн на дно водоема. Известно, что глубина воздействия волн связана с их длиной, зависящей от величины бассейна. С.В.Максимова (1960), по данным В.П.Зенковича, Н.Е.Кондратьева и О.К.Леонтьева, определяет глубину зоны постоянного воздействия волн на дно океана в 40–55 м. Водоемы позднепалеозойского времени в изученных районах имели полузамкнутый и замкнутый характер, несоизмеримо меньшую площадь. Соответственно, длина волн не могла быть большой, а глубина их воздействия на дно водоемов ограничивалась первыми метрами, что определяло возможность застойных явлений в водоемах. С этим хорошо увязывается характер наблюдаемых текстур алевритово-глинистых пород и расположение в них органических остатков. Преобладают тонко- и микро-горизонтально-слоистые, а для песчано-алевритовых – горизонтально-волнистые, линзовидные и массивные со следами взмучивания текстуры, т.е. сочетаются признаки, говорящие об условиях накопления на подвижном прибрежном мелководье и застойном мелководье.

В зонах постоянного волнений захоронялись наиболее толстостенные для данного водоема двустворки, а тонкостенные связаны с зонами пониженной гидродинамики и более тонкозернистыми и глинистыми осадками.

По разрезу и на площади типы захоронения закономерно сменяют друг друга. Во всех изученных районах общая смена типов захоронения во времени свидетельствует о постепенном снижении подвижности среды. В основании угленосной толщи сочетаются "беспорядочный", "пятнистый" типы и "ракушечная мостовая"; в средних частях разрезов обычны "пятнистый" и "рассредоточенный" типы; для позднепермского времени ведущим становится "спорадический" тип захоронения. При рассмотрении конкретных разрезов эта схема значительно усложняется, так как на фоне общего понижения подвижности среды, были моменты ее повышения. Кроме того, важны и другие условия, в частности, гидрохимизм вод, определяющие характер и массовость фауны.

Примеры распределения типов захоронения показаны на колонках распределения фауны (см. рис. 14, 15, 16, 17, 19, 20, 22) и на рис.45 (Горловский бассейн). В промежуточной свите на юге Кузбасса, где развиты преимущественно песчано-алевритовые отложения прибрежных частей водоема, обычны захоронения типа "ракушечной мостовой". В северной части преобладают алеврито-глинистые отложения удаленных от берега зон – с ними связаны захоронения "пятнистого" и "рассредоточенного" типа.

Сохранность раковин

Сохранность раковин зависит от подвижности среды, состава осадков, количества растительного детрита, чем в значительной мере определяется Eh и pH иловых и наддонных вод.

Отмечено, что в глинистых темных породах, пересыщенных тонкораспыленным обугленным органическим веществом, известковая основа скелета почти никогда не сохраняется, встречаются внешние ядра и отпечатки. В более светлых глинистых породах можно видеть уцелевшие участки створок в виде тонкой бурой пленки, в светлых же аргиллитах вещество створок сохраняется часто. Сохранность полнее в глинистых породах, где ведущим компонентом ассоциации глинистых минералов служит монтмориллонит. С этим сталкиваемся на Белозерском месторождении, где в светлых аргиллитах монтмориллонитового состава часто встречаются тонкие раковины. Это может быть связано с преобладанием в составе терригенного материала обломков эффузивных пород, которые создавали в процессе диагенеза щелочную среду (возможно, с pH около 8) в иловых и наддонных солоноватых водах, что и обеспечивало более полную сохранность скелетных остатков.

Полнее сохраняются скелетные остатки и в случае обогащения пород карбонатами. Примером могут служить раковины брахиопод в известковых темных аргиллитах мазуровской свиты Горловского бассейна, в глинистой составляющей которых также присутствует монтмориллонит, что в совокупности свидетельствует о высоком pH, или сильно перекристаллизованные раковинки двустворок из известковых алевритов кингирской свиты Джекказгана. В случае массового захоронения тонкая известковая пленка раковин сохраняется и в темных неизвестковых или слабо известковых породах, что связано с быстрым захоронением скопления раковин. При этом

вещество створок до захоронения разложиться не успевает, а постдиагенетическое растворение предотвращается слабой фильтрационной способностью глин. Примером являются скопления абиелл и микродонтелл в темных микрослоистых углистых аргиллитах кольчугинской серии.

Захоронения в аргиллитах иногда сопровождаются пиритизацией – раковины полностью инкрустируются пиритом (кольчугинская серия Кузнецкого бассейна; промежуточная свита Горловского бассейна) или по ядрам и отпечаткам наблюдается пиритовая сыпь. При окислении пирит дает начало гидроокислам железа, которые окрашивают в ржаво-бурый цвет различной интенсивности ядра и отпечатки при выходе слоя на дневную поверхность.

Этим лишний раз доказывается существование участков с анаэробными застойными условиями в водоемах, где обитала соответствующая фауна. По наблюдениям О.А.Бессонова (1970), сульфидизация раковин двустворчатых моллюсков в застойной среде начинается сразу же после их гибели, еще до захоронения, благодаря деятельности сульфатредуцирующих бактерий. В первую очередь сульфиды железа замешают конхиолиновый периостракум, а затем по конхиолиновым волокнам проникают внутрь раковин.

Основной формой сохранности двустворок угленосных отложений являются внешние ядра. Благодаря тонкости створок и активности кислой среды, известковое вещество успевало раствориться, в основном, до захоронения. Захороняющийся периостракум давал слепок внешней поверхности раковины. Правда, В.В.Погоревич (1959) указывает и на растворение раковин в осадке, когда в процессе растворения на ядрах последовательно запечатлеваются элементы внутреннего и внешнего строения. После полного исчезновения известкового вещества на ядре отпечатывается внутренняя поверхность периостракума, чем уничтожаются все другие элементы. В.В.Погоревич приводит случаи, когда на ядрах имеются следы и внешнего и внутреннего строения раковин.

В изученных районах примером может служить несовпадение характера скульптуры ядер и отпечатков раковин кинеркелл. Четкая радиальная струйчатость фиксируется на крупных ядрах, но отсутствует на отпечатках. Очевидно, имел место и этот путь образования.

Скорость растворения известкового вещества створок зависела от их толщины, количества растительного детрита в осадке и продуцируемых при его разложении органических кислот.

Степень помертвой деформации связана с составом вмещающих пород. В глинистых породах в процессе обезвоживания осадка периостракумы выпуклых раковин сильно проминаются в примакущечной области. Слабо выпуклые равномерно уплощаются. В некоторых случаях возникают зияющие трещинки в наиболее выпуклой части створки (см. фототабл. IV, фиг. 7). При этом несколько искажаются очертания раковин.

Такие относительно слабые изменения наблюдаются, если раковины ориентированы по наслоению, а деформирующее усилие (сила тяжести накапливающегося выше осадка) направлено перпендикулярно плоскости их ориентации. Косолежащие раковинки сминаются и приобретают несвойственную им выпуклость или килеватость, сменяются неразобщенные створки раковин и т.д. Раковины, захоронившиеся в алевролитах и песчаниках, сохраняют естественную выпуклость. Это объясняется большей плотностью упаковки терригенных частиц – в стадию диагенеза объем заполняющего раковины вещества практически не уменьшается, и раковины (периостракумы) не деформируются. Сохранению естественных очертаний и выпуклости способствует и захоронение в карбонатных осадках и конкрециях благодаря быстрой литификации.

Во время механических деформаций пород органические остатки лучше сохраняются также в более жестких, крепких породах. При вовлечении региона в процессы складкообразования вещество породы играет для сохранения фауны первостепенную роль. Так, в мощных толщах глинистых пород ядра и отпечатки фауны сминаются и дробятся, практически не остается пригодных для описания и определения экземпляров крупных двустворок (аргиллиты промежуточной свиты Горловского бассейна). В случае переслаивания глинистых и обломочных пород последние составляют жесткий каркас. Глинистые породы текут, уплотняются и несколько рассланцевываются между более жесткими песчаниками и алевролитами. Остатки фауны при этом уплощаются и удлиняются или расширяются сообразно перегибной ориентировке в породе, на-

правлениям сминающих усилий и истечению глинистой породы. Слои алевролитов и песчаников расщепляются слабее. Они приобретают плитчатую отдельность и раскалываются на мелкие блоки. Фауна в них не деформируется (песчано-алевроитовые отложения промежуточной свиты Горловского бассейна).

Немаловажную роль для сохранения органических остатков имеет скорость осадконакопления. Для балахонской серии Кузбасса она составляет 37 м/млн лет, а для кольчугинской - 249 м/млн лет. Интенсивность осадконакопления в поздней перми более чем в шесть раз превышала таковую для средне-позднекаменноугольного и раннепермского времени (см. рис. 3). При сопоставлении этого факта с состоянием сохранности двустворок и частотой их нахождения оказывается, что в балахонской серии фауна встречается реже и сохраняется в виде ядер и отпечатков. В кольчугинской серии обычны массовые скопления двустворок, и часто сохраняется вещество створок. Несомненно, что большая полнота консервации раковин здесь связана с быстрым захоронением.

Поскольку сохранность раковин определяется рядом условий, можно полагать, что некоторые "немые" толщи на самом деле отложились в водоемах, заселенных донными организмами.

Н.М. Книпович (1932) по этому поводу пишет: "Водоемы, совершенно лишены жизни, - явление исключительное, обуславливаемое наличием совершенно особенных условий, не встречающихся в нормальных водоемах (что мы находим в горячих источниках с очень высокой температурой)".

Хотя значительные интервалы разрезов лишены фауны, надо полагать, что водоемы времени накопления собственно угленосных отложений, также были обитаемы. Исключения представляли зоны с длительным преимущественным преобладанием болотных обстановок. Пример - тайлуганская свита Ерунаковского района (эталонный разрез), с которой связаны очень мощные пласты угля. Во многих частях разрезов всех бассейнов встречаются более или менее обильные следы жизнедеятельности донных организмов. Очевидно, в ряде случаев создавалась обстановка сероводородного заражения только в осадке и иловых водах. Это ухудшало условия сохранности и захоронения, но не препятствовало существованию выносимых организмов, жизнедеятельность которых была связана с наддонными водами (подобно обитанию современных пескожилов и мий Белого моря, фауны центральных частей Азовского моря). Норки и ходы роющих организмов в изобилии встречаются в угленосных отложениях, преимущественно в аргиллитах и алевролитах. Одни из них принадлежали червям - тонкие длинные, извилистые, вертикальные и косые; иногда следы ползания на поверхности наслоения. Другие - короткие, толщиной до 10-12 мм, удлинненно-овальные, сужающиеся вниз, или клиновидные, - вполне могли принадлежать двустворкам. Когда подобные нарушения первичной текстуры приурочены к определенным более или менее широко прослеживаемым участкам, можно предполагать существование твердого грунта (алькаевская свита Горловского бассейна, см. рис. 7, 8). Донная фауна была, очевидно, многочисленна, но при медлительности накопления осадка раковины длительное время не изолировались от агрессивной среды и растворялись. Процессу растворения могло способствовать и измельчение раковин в прибрежных условиях.

В других случаях медленное захоронение приводило к тому, что пресноводная и солоноватоводная или полуморская фауна захоронялись в одном слое, несмотря на перемешанное положение. Это не связано с их совместным обитанием и может быть объяснено малой скоростью осадконакопления, благодаря чему палеобиоценозы, сменяющие друг друга при смене гидрохимических обстановок, проецировались один на другой.

Экологическая характеристика двустворчатых моллюсков

Характеризуя крупные стратиграфические подразделения мощных угленосных толщ, обычно оперируют понятием "комплекс фауны". Комплексы представляют собой совокупность ископаемых организмов, встреченных в различных ориктоценозах. Биостратиграфическая ценность их определяется наличием родов и видов, существование которых ограничивалось временем накопления отложений с соответствующими комплексами, или определенных форм, входящих в эти комплексы. Условия существования

(в частности, степень солоноватоводности среды) устанавливаются также преимущественно для всего комплекса в целом (например, солоноватоводный алыкаевский комплекс). Выделение комплексов позволило наметить крупные этапы в развитии фауны и геологической истории регионов и открыло возможности стратиграфических сопоставлений удаленных территорий. Но на каждом этапе развития, охватывающем миллионы лет, существовали одновременно или сменяли друг друга различные обстановки осадконакопления. Сложность, изменчивость условий накопления угленосных толщ известна в результате их литолого-фациального изучения. Детализация этих условий может быть произведена путем выявления и анализа узких сообществ организмов. Такими сообществами являются палеобиоценозы — совокупность организмов, обитавших одновременно в пределах единого палеобиотопа и связанных определенными экологическими взаимоотношениями.

Обычно встречаются захоронения, являющиеся ориктоценозами, т.е. остатками погребенных совместно, обитавших и не обитавших здесь, организмов. В ряде случаев сохранность и расположение скелетных остатков позволяют утверждать, что привнос был незначителен или отсутствовал и до нас дошла часть прижизненного сообщества. С бесспорными палеобиоценозами встречаемся при нахождении заметного количества двустворок в прижизненном положении, сопровождаемых неразобщенными, раскрытыми и нераскрытыми раковинами.

Анализируя частоту встречаемости в захоронениях, свидетельствующих о незначительном переносе, также можно частично восстановить палеобиоценозы. Определенную помощь оказывают некоторые особенности расселения современных бисценозов и закономерности захоронения их компонентов. Так, морфологические особенности большинства раковин двустворчатых и гидрохимические условия среды (преимущественно кислые воды) не позволяют предполагать возможность вымывания из осадка и перезахоронения совместно раковин моллюсков, отделенных сколько-нибудь значимым промежутком времени без существенных различий в степени сохранности. Напротив, при очень быстрой смене условий (соленость) возможно перекрытие неравнозначных биоценозов, но обычно обитающих на сопредельных участках дна.

Примерами палеобиоценозов могут служить: а) мелкие *Kinerkaella*, *Kinerkaellina*, *Angarodon*, сопровождаемые усонговыми раками и мелкими спирорбисами. Это устойчивое сообщество, многие компоненты которого (кинеркеллины) встречены в прижизненном положении, а таблички легко разрушаемых домиков усонгогих разобщены не полностью. Спирорбисы часты в виде "ложносвободного бентоса" (термин В.К.Халфиной, 1950, предложенный ею для спирорбисов, обитавших на водорослях и находящихся ныне лежащими в породе подобно свободножившим организмам). Этот палеобиоценоз отмечен в нарылковской свите Белозерского месторождения, в алыкаевской и нижней части промежуточной свиты Кузнецкого бассейна; б) *Naiadites* или *Myalinella* и спирорбисы. Этот палеобиоценоз отмечен в разных районах распространения алыкаевской свиты Кузнецкого бассейна и в нарылковской свите Белозерского месторождения; в) *Procopievskia*, *Dictys*, *Anthraconauta* и остракоды. Несмотря на обычную поврежденность крупных раковин *Procopievskia*, можно думать, что в данном случае встречаемся с прижизненным сообществом. Захоронения с этой фауной приурочены к очень тонким прослоям (0,1–0,2 м) аргиллитов, в которых крупные раковины разрушаются на месте обитания после захоронения; г) *Concinella*, *Abiella*, карликовые *Anthraconauta* сообщество, характерное для верхней части кольчугинской серии Кузнецкого бассейна. "Спорадический" тип захоронения совместно с прижизненным нахождением части раковин подтверждают общность их палеобиотопа; д) *Concinella* и филлоподы — сообщество, характерное для верхней части тайлуганской свиты и связанное с очень мелководными условиями обитания в пресных озерах; е) *Yavorskiana*, *Aenigmiconcha*, таймырия (крупные), *Modiolopsis* и *Goniophora* — обитатели подвижного прибрежного мелководья (гониофоры, возможно, селились в наиболее близких к берегу зонах), что характерно для нижней части промежуточной свиты юга Горловского бассейна; ж) *Pseudedmondia*, крупные тонкостворчатые *Yavorskiana* и крупные спирорбисы заселяли зоны прибрежного мелководья с умеренной и невысокой подвижностью среды.

Зачастую отмечаются массовые скопления представителей одного рода. Таковы *Mrassiella*, в сообществе с которыми найдены редкие *Anthraconauta* и некоторые другие формы, *Kinerkaella*, *Anthraconauta*, *Modiolopsis*, *Abiella* и др. В одних случаях

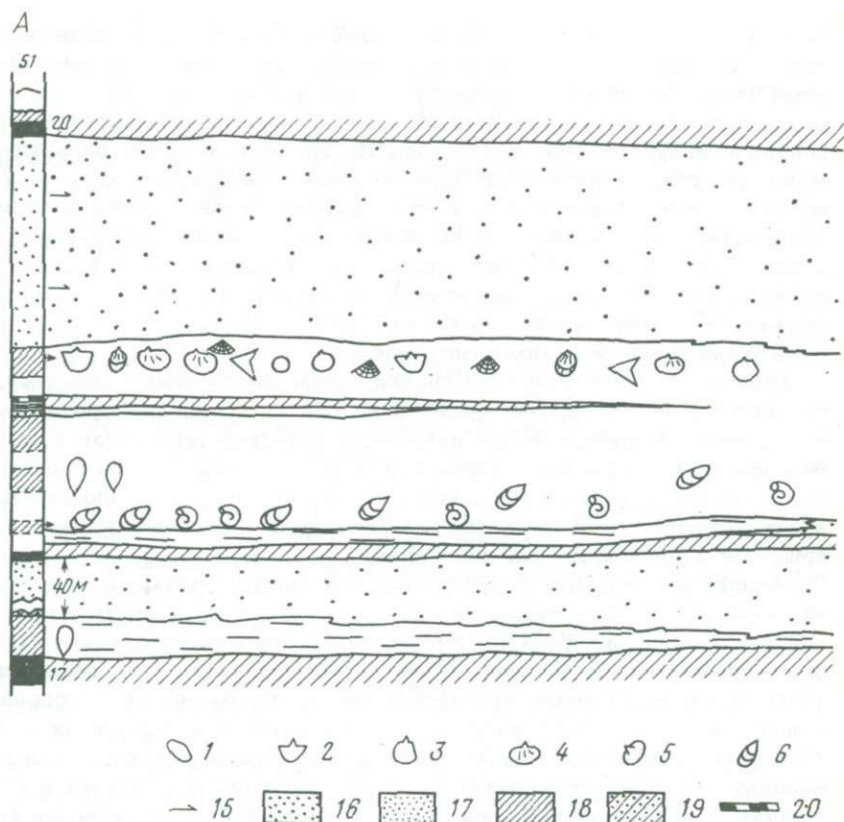


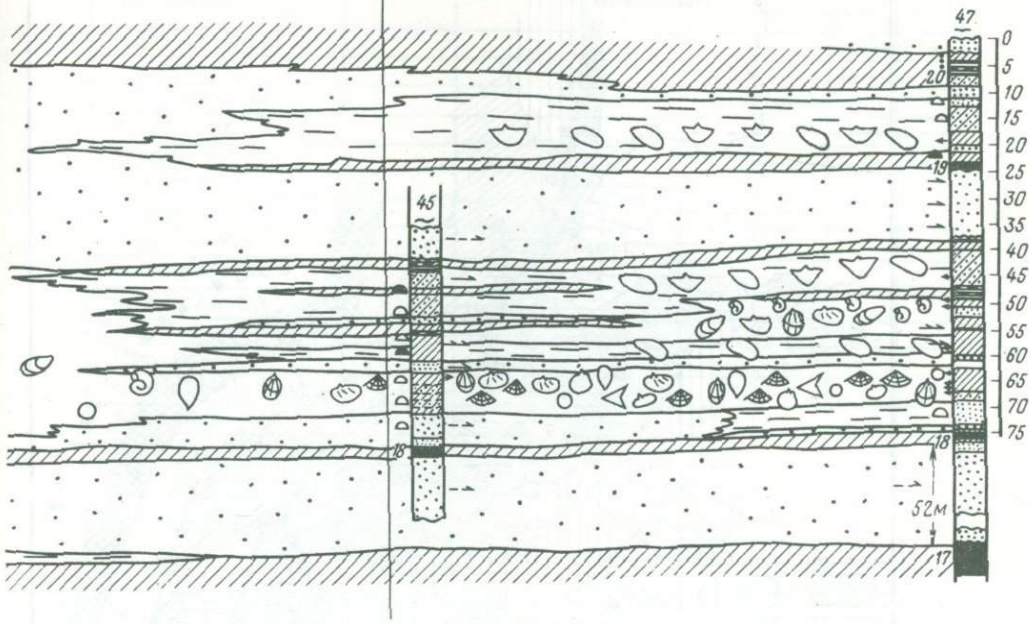
Рис. 46. Литолого-палеоэкологический профиль

1 - *Anthraconauta*, 2 - *Mrassiella*, 3 - "*Abiella*", 4 - *Kinerkaella*, 5 - *Edmondia*, 6 - 11 - остракоды, 12 - чешуя рыб, 13 - положение слоя с фауной, 14 - флора хорошей 19 - переслаивание аргиллита и алевролита, 20 - аргиллит углистый, 21 - угольный пласт чаные отложения солончатого озёрно-бассейнового мелководья, 26 - глинистые отложения алевроито-глинистые отложения пресных озер

это связано с особо благоприятными для рода обстановками (*Kinerkaella*, *Mrassiella*, и *Anthraconauta*), в других - с неблагоприятными в целом, но переносимыми для рода условиями (*Microdontella* и *Abiella*). В последнем случае развивается угнетенный комплекс мелких двустворок. Наконец, иногда избирательное захоронение объяснимо сортировкой раковин в подвижной водной среде. Так, вероятнее всего, *Microdontopsis* заселяли те же участки, что и *Aenigmosconcha*, но благодаря мелким размерам образовывали самостоятельный прослой, перекрываемый ракушечной мостовой из раковин энigmatоконх и яворскиан.

В послойных захоронениях и на площади палеобиоценозы обособляются друг от друга, указывая на изменение обстановок (рис.46, 47, см. рис.45). Наиболее полно распределение группировок фауны показано О.А.Бетехтиной (1966б).

Большое значение для восстановления условий обитания двустворок имеет анализ соотношения их с заведомо морскими компонентами. Наши наблюдения и литературные данные (Pruvost, 1930; Чернышев, 1931; Newell, 1942; Trueman a. Weir, 1946; Шульга, 1948; Халфин, 1950а; Погоревич, 1956; Парозин, 1964а; Бетехтина, 1966б; Calver, 1968 и др.) показывают, что настоящие морские организмы никогда не встречаются совместно с типичными двустворками угленосных толщ. Наиболее мористые компоненты, встречаемые непосредственно в тех же слоях, что и двустворки, - усонogie раки и спирорбисы, - являются эвригалинными организмами. Они обитали с определенными двустворчатыми моллюсками - наядитесами и миалинеллами, псевдоэдмондиями и яворскианами. Эти двустворки были наиболее солонолюбивы-



нарылковской свиты Белозерского месторождения

Myalinella, 7 - *Kinerkaellina*, 8 - неопределимые, 9 - спирорбисы, 10 - усонogie раки, сохранности, 15 - растительный детрит, 16 - песчаник, 17 - алевролит, 18 - аргиллит, и его номер; конкреции: 22 - известковые, 23 - сидеритовые, 24 - пиритовые, 25 - песчано-соленоватого водоема, 27 - углисто-алеврито-глинистые отложения озер и болот, 28 -

ми из неморских групп. Показательно, что кинеркеллы в совместных захоронениях с усоногими и спирорбисами имеют угнетенный облик - отличаются мелкими размерами, тонкостенностью и слабо выраженной скульптурой (раннепермские отложения Белозерского месторождения и Кемеровского района Кузбасса, позднекаменноугольные отложения Завьяловского района). Иногда отмечаются случаи нахождения в одном слое с наядитесами и спирорбисами других двустворок. Например, Л.А.Рагозин (1964а) в алыкаевской свите Кемеровского района в пятнадцатисантиметровом слое аргиллита отмечает на поверхностях наслоения массовые скопления наядитесов со спирорбисами на раковинах. В 10-15 мм выше им обнаружены мрассиеллы и ангародоны в прижизненном положении. Такое нахождение Л.А.Рагозин истолковывает как поселение *Mrassiella* на трупах погибших наядитесов при изменении солёности водоема. Смена условий была столь быстрой, что эти организмы захоронились практически совместно, подобно тому как в Таганрогском заливе совместно захороняются морские и солоноватоводные двустворки, входящие в состав различных биоценозов. Показательны в этом смысле и захоронения двустворок Белозерского месторождения. Здесь четко отграничиваются очень тонкие слои с амигениеллами; кинеркеллами и мрассиеллами; миаинеллами и спирорбисами; кинеркеллами, кинеркеллинами и усоногими раками, отделяясь иногда менее чем миллиметровым прослоем породы друг от друга. Правда, в последнем случае присутствует некрупная абиеллоподобная двустворка, описанная нами как *Abiella beloserskiensis* (Иванова, 1963). Видимо, эта форма нуждается в дальнейшем изучении, так как настоящие *Abiella* входят в состав палеобиоценозов, не содержащих компонентов морского происхождения.

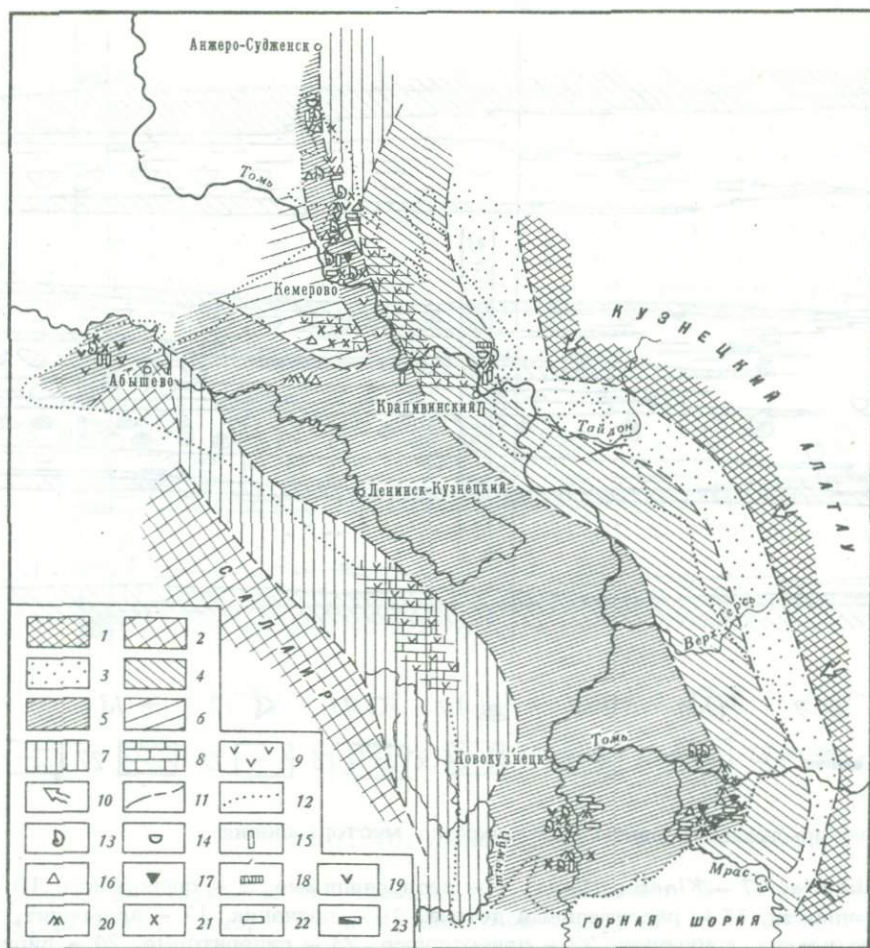


Рис. 47. Палеогеографическая схема Кузнецкого бассейна для алыкаевского времени (по А.Н.Волковой, 1963) и расположение комплексов фауны

1 - обстановка горной суши, 2 - обстановка низменной суши, 3 - чередование обстановки аллювиальных равнин и болот, 4 - чередование обстановок заливов, аллювиальных равнин и болот, 5 - чередование обстановок заливов и заболоченных равнин (преобладают песчано-алевритовые отложения залива), 6 - чередование обстановок залива, заболоченных равнин и болот (преобладают глинистые отложения залива), 7 - чередование обстановок заливов, заболоченных равнин и болот (преобладают глинистые болотные отложения), 8 - карбонатный материал, 9 - пепловый материал, 10 - направление сноса, 11 - границы обстановок, 12 - внешняя граница современного распространения нижнебалахонской подсерии, 13 - спиropyсы, 14 - брахиоподы, 15 - усоногие, 16 - *Naiadites*, 17 - *Aviculopecten*, 18 - *Edmondia* (?), 19 - *Angarodon*, 20 - *Mrassiella*, 21 - *Kinerkaella*, 22 - *Anthraconauta*, 23 - *Anthraconaia*

Экологическая группировка двустворчатых моллюсков угленосных отложений приведена на рис.48. Она отражает представления автора об отношении двустворок к степени солоноватоводности среды обитания. Выделены четыре основные группы: пресноводная фауна, обитавшая при солености менее 2‰; солоноватоводная, заселявшая водоемы и участки их с соленостью 2 - 9‰; полуморская, населявшая более тесно связанные с нормальным морем водоемы с соленостью 9 - 22‰, и состоящая из эвригалинных организмов морского происхождения; морская фауна, жившая при солености более 22‰. Двустворчатые моллюски перечислены по родам и, сообраз-

| Род | Водоёмы и солёность в ‰ | Морские | | Полумарские | | Солановатые | | Пресные < 2 | | |
|---------------------------------|-------------------------|---------|------|-------------|-----|-------------|-----------|-------------|--|--|
| | | > 22 | 22-9 | 9 | - 2 | Проточные | Застойные | Временные | | |
| <i>Anthraconauta Pruv.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Anthraconaia Tr. et Weir</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Microdontella Leb.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Concinella Pog.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Amnigeniella Bet.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Dictys Khalf.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Procopievskia Rag.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Kinerkaella Khalf.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Mrassiella Rag.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Angarodon Rag.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Naiadites Daws.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Yavorskiana Rag.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Aenigmocancha Ven.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Taimyria Lut.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Pseudaedmondia Fisch.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Aviculapecten M' Coy</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Polidevaia Tchern.</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Posidonia Bronn</i> | | | | | | | | | | |
| Сопутствующая фауна: — 1 — 2 | | | | | | | | | | |
| <i>Остракоды</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Филлопады</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Усоногие</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Спирорбисы</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Брахиоподы</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Мшанки</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Иглокожие</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Брюхоногие</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Рыбы (чешуя)</i> | | | | | | | | | | |
| <i>Насекомые</i> | | | | | | | | | | |

Рис. 48. Палеоэкологическая группировка двустворчатых моллюсков и сопутствующая фауна

1 — основной ареал обитания, 2 — возможный

но данным литолого-палеоэкологического анализа и характеру сопутствующей фауны, распределены по всем четырем группировкам. Остальные перечислены по типам, классам или отрядам, реже для них приводятся родовые названия. Последнее делается в случае массовой встречаемости того или иного организма в угленосных отложениях. Отдельно перечислены организмы, могущие обитать в разнообразных условиях или заносимые с берега. Сюда отнесены рыбы, чешую которых иногда находят в породах угленосных толщ, и насекомые.

В некоторых разъяснениях нуждается помещение гастропод среди морской фауны. Гастроподы, как известно, обитают в бассейнах различной солёности, но число родов и размеры раковин резко уменьшаются с уменьшением солёности среды. В современных водоёмах это прослеживается достаточно отчетливо (см. рис. 43). На ископаемом же материале из угленосных толщ приуроченность гастропод к средам с нормальной или слабо пониженной солёностью устанавливается еще более четко: ни в одном случае не отмечено присутствие гастропод совместно с двустворками из пресноводных или солановатоводных водоёмов: всегда находки гастропод сопровождаются находками брахиопод, морских лилий, двустворок морского происхождения. Поэтому в нашей таблице гастроподы помещены только среди морской фауны. Мшанки также помещены только среди морской фауны, хотя они являются эвригалинными организмами и могут обитать в водоёмах полуморского типа (см. Черное, Азовское моря). В угленосных толщах мшанки известны только из морских отложений. Спирорбисы и усоногие показаны как сопутствующие в солановатоводной и полуморской фаунах: это отвечает тому, что показывают угленосные отложения.

В настоящее время описано около 400 видов двустворчатых моллюсков из угленосных отложений позднего палеозоя юга Западной Сибири; в предлагаемой таблице перечислены только родовые названия наиболее широко распространенных форм, преимущественно тех, которые имеются в коллекциях автора. Экологическая характеристика видов на данной стадии их изученности затруднительна и представляется делом будущего.

Палеоэкологическая группировка двустворок угленосных толщ (преимущественно средне-верхнекаменноугольного возраста) производилась неоднократно различными авторами (см. гл. III). Все же в их характеристике полной ясности нет. Немалую роль в этом вопросе играет терминология. Так, зарубежные авторы называют эту фауну общим термином "неморская", приписывая некоторым родам существование в эстуарных условиях. В нашей литературе алькаевская фауна называлась "морской опресненной" (Федотов, 1937а), "солонатоводной" (Халфин, 1950а), "эстуарной" (Рагозин, 1964а), "полуморской" (Халфин, 1956 стр. 79; в этой же работе на стр. 81 та же фауна названа солонатоводной, а бассейн, где она обитала - морским или полуморским). Меньше разногласий вызывает характеристика кольчугинской фауны, пресноводный характер которой почти общепризнан. Только в одной из последних работ Ю.С. Папина (1969) выражается мнение о повышении солености водоемов к концу позднепермского времени.

Исключить терминологические неувязки можно, только придав конкретное содержание применяемым терминам. Для этого имеется реальная возможность путем сопоставления хода изменений фаунистических комплексов и палеобиоценозов во времени и на площади с направленностью изменений современных биоценозов и комплексов двустворчатых моллюсков при переходе в водоемы с различной соленостью.

Для устранения терминологических разночтений предлагаем распространить предложенное выше (см. гл. V) разделение вод по солености на древние водоемы. В этих границах комплексы двустворчатых моллюсков позднепалеозойских угленосных отложений получают вполне определенную характеристику и по своим свойствам соответствуют выделенным группировкам.

Обоснованием принятого нами разделения вод по солености служат наблюдения над современными двустворками, изложенные в главе V и анализ литературных данных. Коротко повторим, что граница пресных и солонатовых вод устанавливается по первому появлению пресноводных двустворок, которые при солености 2‰ примешиваются к солонатоводным формам, а при более низкой солености преобладают и отличаются крупными размерами. В интервале соленостей 2 - 9‰ обитают солонатоводные организмы, достигающие расцвета при солености 2 - 5‰, как это установлено при изучении современных биоценозов Азовского моря. В.И. Жадин (1952) для Каспийского моря отмечает оптимальные условия для солонатоводных двустворок при солености 2,3‰ - 6‰. Ф.Д. Мордухай-Болтовский (1937, 1939) также отмечает максимальную плотность солонатоводных двустворок близ нижней границы солености этой зоны. Зона соленостей 6-8‰ мало благоприятна как для морских, так и для солонатоводных организмов, и поочередно заселяется ими при колебаниях солености.

Выше 9‰ резко возрастает плотность и биомасса эвригалинных морских двустворок, сопровождаемых усоногими и спирорбисами. Первые стеногалинные организмы появляются при солености 22‰ (Черное море), которая и принята за границу солонатовых и морских вод.

Предложенные границы обусловлены биологическими критериями, а при распространении их на древние водоемы учитывались палеоэкологические, литологические, палеогеографические и геохимические (Ронов, 1964) данные. Они носят, в известной мере, условный характер, но, в основном, близки к границам, установленным другими исследователями (см. табл. 13, гл. V).

К группе морской фауны отнесены изученные О.А. Бетехтиной и В.А. Муромцевой двустворки острогской свиты Кузнецкого и Горловского бассейнов. Они сопровождаются стеногалинными организмами или соседствуют с ними и содержат в своем составе хорошие роды - индикаторы, одним из которых является *Leda*. Род этот подробно изучен Р.Л. Мерклиным (1950), который считал, что леды обитали при солености среды не ниже 28‰, в спокойных условиях на мягких грунтах и могли переносить кислородную недостаточность. Общегоеологические и литолого-фациальные

данные не противоречат такой характеристике среды осадконакопления, равно как и присутствие в некоторых частях разреза горизонтов со стеногалинной фауной.

В группу полуморской фауны помещены двустворки промежуточной свиты Горловского бассейна. Термин предложен Н.И. Андрусовым (1890) при описании Керченского известняка. Как пример современной полуморской фауны им приводится Черное море. Солоноватоводными же Н.И. Андрусов считал фауны, развивающиеся в полуизолированных бухтах и лагунах, распресняющихся реками. Впоследствии Л.А. Невеская (1965б) уточнила объем этих понятий, установив, что полуморские фауны состоят из эвригалинных морских организмов; солоноватоводные же — из специфических стеногалинных солоноватоводных организмов.

Фауна промежуточной свиты Горловского бассейна вполне соответствует такому пониманию полуморской фауны. В ее составе главную роль играют двустворчатые моллюски морского облика с ограниченным числом родов, но огромным количеством особей. Наиболее крупные и разнообразные двустворки приурочены к нижней части промежуточной свиты, отвечая наиболее мористым обстановкам. Они сопровождаются крупными спириорбисами. Никаких стеногалинных морских организмов в этой фауне нет.

Наиболее эвригалинным компонентом горловской фауны является ее ведущий род *Yavorskiana*, который распространен по всему разрезу промежуточной свиты. В верхних частях разреза яворскианы встречаются в непосредственной близости к слоям, содержащим антраконавтоподобные формы. Очевидно, со временем яворскианы могли преобразоваться в солоноватоводные формы. В последнее время О.А. Бетехтиной (Бетехтина, Сухов, 1968) установлена принадлежность *Yavorskiana* и *Aenigmoconcha* к семейству *Cardiidae*, что делает еще более вероятным полуморской характер горловской фауны. Менее эвригалинные компоненты этой фауны по мере установления все более континентального режима и уменьшения солености исчезают и в верхних частях разреза не встречаются.

Группа солоноватоводных двустворок включает в себя многих представителей алыкаевской фауны. Ее ведущие компоненты — *Kinerkaella*, *Kinerkaellina*, *Angarodon* и *Mrassiella* имеют ярко выраженные признаки солоноватоводных организмов. Эти двустворки стеногалинны — при повышении солености приобретают угнетенный облик и в дальнейшем погибают. Опреснение, как и на современных солоноватоводных двустворок, не действовало столь губительно. Некоторое время, пока сказывалось влияние солоноватоводного водоема, они могли сосуществовать вместе с пресноводными организмами, образуя самостоятельные поселения.

Наиболее стенобионтным компонентом являлся, очевидно, ангародон, имеющий узкий стратиграфический ареал распространения и связанный с наиболее солоноватыми обстановками. Мрассиеллы были также требовательны к определенным условиям обитания: видимо, они были более специализированными солоноватоводными организмами, не переносили заметного повышения солености и предпочитали распресненные участки. С этим связаны как обособленность массовых скоплений мрассиелл от других представителей солоноватоводных двустворок, так и присутствие среди них пресноводных компонентов и длительное существование рода. Л.Л. Халфин (1950а) предполагал, что последние представители мрассиелл дожили до позднекузнецкого времени. В экологии мрассиелл можно усмотреть некоторое сходство (по отношению к солености) с современными дрейссенами — они заселяли участки с соленостью несколько выше 2‰ и могли обитать в практически пресноводных зонах, испытывавших временное воздействие солоноватых вод.

Наиболее эвригалинным компонентом среди них были кинеркеллы, которые, как свойственно настоящим солоноватоводным двустворкам, приобретали при повышении солености до предельных уровней (порядка 9‰) угнетенный облик, но все же образовывали совместные поселения с эвригалинными компонентами полуморской фауны (усоногие, спириорбисы). В то же время наибольшего расцвета они достигали при очень низкой солености: иногда крупные кинеркеллы встречаются в захоронениях совместно с мрассиеллами и антраконавтами.

Группа пресноводных двустворчатых моллюсков состоит из двустворок кольчугинской серии Кузнецкого бассейна, а также *Anthraconauta*, *Amnigeniella*, *Anthraconaia* и *Proscopievskia*, встречающихся в других частях разреза угленосных отложений, образовавшихся при соответствующих обстановках.

О роли внешней среды (среда обитания) в жизни организмов существует обширная биологическая и палеоэкологическая литература, посвященная, в основном, морским организмам (Гримм, 1877; Дерюгин, 1913, 1928; Яковлев, 1924, 1960; Шмидт, 1925, 1941; Федотов, 1932а; Зернов, 1934; Воробьев, 1938, 1949; Герасимов, 1953; Савилов, 1953, 1957; Пузанов, 1954; Карпевич, 1955, 1964; Кузнецов, 1959; Репман, 1959; Жижченко, 1964; Марковский, 1966; Эйно, 1966; Dacque, 1921; Richter, 1928; Müller, 1962 и др.). Во многих работах рассматриваются проблемы условий выживания организмов при изменениях среды, длительности жизни и пр. Ряд исследователей ставит вопрос о характере приспособлений организма к среде и их внешнем выражении. П.Ю.Шмидт считал, что в процессе приспособления организмов к среде осуществляется принцип: "одна среда - одни задачи - одна форма". О развитии конвергентных признаков у далеко стоящих друг от друга организмов писали Яковлев (1959), Берингер (Beringer, 1939), Абель (Abel, 1929), Эренберг (Ehrenberg, 1952) и др. В последние годы сформулировано учение о жизненных формах. Это понятие "...объединяет организмы не по систематической принадлежности, а по общему типу приспособления к среде обитания, по единой экологической нише" (Мерклин, 1968, стр. 21). Р.Л.Мерклин указывает, что изучение соотношения жизненных форм делает возможным использование индикаторных свойств древних организмов без их точного видового определения.

Р.Ф.Геккер (1935, 1954, 1957) неоднократно подчеркивал необходимость изучения жизненных форм, поскольку даже организмы, занимающие различные экологические ниши в пределах биотопа, несут на себе "печать среды", отражая общие особенности биотопа. Этот автор (Геккер, 1968) считает необходимым создание палеоэкологической и экологической систематики "...на основе сходства, обусловленного приспособлением к близким (сходным) образу и (или) - условиям жизни" (стр.7). Он предлагает выделять естественные комплексы форм со сходным отношением к тому или иному важному фактору или группе факторов - грунт, соленость, подвижность воды и т.п.

Л.И.Хозацкий (1959) дал определение жизненных форм как "группы организмов, характеризующихся общностью экологических, физиологических и морфологических приспособлений к сходному образу жизни" (стр.146). Большое значение анализу жизненных форм придают Ремане (Remane, 1963) и другие советские и зарубежные авторы. В.П.Макридин и Ю.И.Кац (1965) указывают, что необходимо учитывать экологические морфы при определении палеогеографических обстановок.

Таким образом, возможно и необходимо рассматривать морфологические особенности как выражение приспособленности к определенной среде. В полной мере это относится и к двустворчатым моллюскам, реагирующим на изменение среды вариациями формы раковин. Но в таком случае допустима и обратная постановка вопроса - определение некоторых характеристик среды и образа жизни организма по форме его тела или, в рассматриваемом случае, - раковины.

В результате изучения условий и образа жизни некоторых современных двустворчатых моллюсков (см. гл. V) было установлено, что наибольшее внимание на форму раковин оказывает подвижность среды и образ жизни. Решающим является характер взаимного относительного движения среды и моллюска. Например, при воздействии течений раковины развиваются в длину.

К такому же результату приводит и зарывающийся образ жизни в случае, когда моллюск активно меняет положение в грунте. Механизм воздействия в обоих случаях сходен - вырабатывается форма раковины, оказывающая наименьшее сопротивление движущейся воде (обтекаемость) и способствующая быстрому проникновению в грунт (возможность развивать большое усилие на малой площади). При этом ряд частных признаков (степень выпуклости, толщина створок, характер скульптуры и др.) будут различными. Несомненно, что и позднепалеозойские и современные моллюски под влиянием сходных факторов среды и образа жизни вырабатывали сходные формы раковин.

Общими чертами раковин моллюсков угленосных толщ позднего палеозоя являются равностворчатость, преимущественная тонкостенность, слабо выраженная скульптура (исключением являются двустворки Горловского бассейна), связанные с обитанием в

спокойных водоемах. В то же время формы раковин этих двустворок разнообразны в зависимости от конкретных местообитаний и образа жизни.

Выделяются группы округлых и овальных раковин, удлинённых с различным характером заднего конца, клиновидных с терминальным и субтерминальным положением макушек, субромбоидальных со смещёнными вперед макушками и нукулоидных. Округлые изометричные, равносторонние овальные раковинки с выпуклым или прямым замочным краем, плавными сопряжениями краев и субцентральной макушкой развивались у двустворок, обитавших в очень спокойной среде (*Microdonta*, *Abiella*, *Concinella*, *Kinerkaellina*), или у форм, обитавших в зоне волнений (*Yavorskiana*, *Aenignotococha*). И в том и в другом случаях создавались равные возможности роста раковины в различных направлениях. В спокойной среде ничто не мешало развитию изометричной формы, а в зоне неориентированных постоянных движений воды волнения препятствовали росту раковины в каком-либо определенном направлении, что и приводило к выработке в целом округлой формы. Но раковины из обоих местообитаний имеют существенные различия. В первом случае характерна тонкостенность, малая выпуклость и слабо выраженная скульптура, в другом — относительная толсто-стенность и резкая радиальная ребристость, упрочнявшая створки и проявлявшаяся даже на внутренней поверхности створок. Макушки раковин в спокойных условиях выражались слабо, а при повышенной гидродинамике становились более заметными и в ряде случаев массивными.

Двустворки, обладавшие удлинённой раковиной с прямым замочным краем, субпараллельными брюшным и замочным краями и смещёнными вперед макушками, хорошо развитым передним краем, обитали в зонах течений (*Palaeodonta*, *Neamnigenia*) или зарывались в грунт (*Anthraconaia*, *Amnigeniella*). Зарывавшиеся удлинённые двустворки имеют уплощённую тонкостенную раковину со слабой скульптурой, у некоторых (*Amnigeniella*) развивался синус верхне-заднего края. Другие приобрели ланцетовидную, несколько изогнутую форму (мелкие *Taimyria*). Представители двух последних родов, возможно, активно меняли свое положение в грунте.

Клиновидные очертания раковин и приближенные к переднему краю макушки характерны для прикреплявшихся биссусом форм. В связи с прикрепленным образом жизни у некоторых двустворок передняя лопасть полностью редуцировалась (*Naiadites*) или очень слабо выражена (*Myalinella*). В зависимости от подвижности среды и характера грунта одни из них тонкостенны и слабо выпуклы, другие (*Goniophora*) приобретали резкий киль. По-видимому, биссусом прикреплялись многие позднепалеозойские двустворки угленосных отложений, что согласуется с мнением Н.Н. Яковлева (1960) о свойственности биссусного прикрепления древним по происхождению моллюскам. К этой группе, помимо перечисленных выше, относились типичные *Anthraconauta*, вероятность биссусного прикрепления которых предполагал еще Хинд (Hind, 1896-1904); возможно наличие слабого биссуса у *Kinerkaella* и *Mrassiella*. Наиболее явные признаки прикрепленного образа жизни несут наядитесы, миалинеллы и гонифоры. Возможно, что миалинеллы, по сравнению с наядитесами обитали в относительно более глубоководных и спокойных зонах водоемов.

Наибольшей выпуклостью отличались раковины гладкостворчатых моллюсков из зоны волнений (некоторые *Pseudedmondia* Горловского бассейна), но иногда выпуклая вздутая раковина наблюдается у двустворок, обитавших в спокойной среде. Таковы *Dictys*, у которых выпуклость раковинки, видимо, возникла как приспособление к обитанию на полужидких илах — это препятствовало чрезмерному погружению в грунт.

Нукулоидные очертания имеют *Angarodon* и, в меньшей мере, *Microdonta*. Возможно, они зарывались в верхнюю пленку осадка и были грунтоядами.

Приведенные выше соображения и сопоставление с современными двустворками позволяют в общих чертах восстановить образ жизни и условия обитания позднепалеозойских двустворчатых моллюсков изученных районов. Они относились к неподвижному и малоподвижному бентосу. Значительная часть их принадлежала к эпифауне, меньшая — к инфауне. Представления об условиях существования и образе жизни сведены в табл. 18. К эпифауне отнесены прикреплявшиеся биссусом организмы, перечисленные выше. Возможно, биссусное прикрепление было также у *Augea*, *Mochovia*, *Procopievskia*, крупные *Taimyria*. К свободно лежащим или слабо погружавшимся в грунт отнесены *Aenignotococha*, *Yavorskiana*, *Pseudedmondia*, *Neamnigenia*, *Palaeodonta*, *Anthraconaia*, *Dictys*.

Беспорным представителем инфауны является обитавшая в морском водоеме острогского времени *Polidevicia*. Из двустворок собственно угленосных отложений предполагается зарывающийся или полужарывающийся образ жизни для некоторых округлых форм, встречающихся в прижизненном положении в аргиллитах — *Kinerkaellina*, *Abiella*, *Microdontella*, *Lithophaga*(?). Возможно, что мелкие *Taimyria* и *Amnigeniella* были активно зарывавшимися формами. Во всяком случае, таймырии из района северо-западного Таймыра (коллекция Е.М.Люткевича, ВСЕГЕИ) имеют очертания, весьма сходные с некоторыми современными типичными активно зарывающимися моллюсками, и заключены в темных аргиллитах.

По способу питания подавляющее большинство современных двустворчатых моллюсков — фильтраторы. Нет оснований думать, что это было иначе в позднем палеозое. Можно только предположить, что сходные по общим очертаниям с современными *Abra* и *Mascoa* представители родов *Abiella* и *Microdontella* были детритоядами, собиравшими пищу с грунта при помощи длинных сифонов. К грунтоядам могли относиться *Angarodon* и *Microdonta*. Р.Л.Мерклин (1968) отмечал, что на мелководье открытых морей преобладает эпибиос — фильтраторы, растительоядные и хищники, а при увеличении глубин повышается удельный вес эндобiosa, грунтоядных, детритсобирающих и падалеядных форм. На первый взгляд это положение исключает возможность присутствия в изученной исключительно мелководной фауне грунтоядных и детритсобирающих форм. Но следует вспомнить, что по своему воздействию на фауну застойные части мелководных водоемов сравнимы с глубоководными зонами морей, где фауна также приобретает угнетенный облик. Зстойные условия континентальных водоемов имитируют условия глубоководных частей морей, поэтому и могли появиться в этих условиях грунтояды и детритояды.

В целом фауна позднепалеозойских угленосных отложений была эврибионтной, но содержала и стенобионтные компоненты. К последним относятся *Kinerkaella*, *Angarodon*, *Myalinella*, *Palaeonodonta*, *Neamnigenia* и большинство представителей горловского комплекса.

Характеристика водоемов, изменение комплексов фауны во времени, условия осадконакопления

Комплексы фауны вверх по разрезам изменяются постепенно и закономерно: сначала выбывают наиболее стеногалинные компоненты, далее возрастает значение двустворок при преобладании процветающих гастропод и местами брахиопод, затем двустворки составляют основную массу ориктоценозов, элементы морской фауны подавлены; выше морские элементы полностью исчезают, а двустворчатые моллюски немногих родов встречаются массами, пока не остается один род, сопровождаемый эстериями и остракодами (см. рис.14 — 17, 19, 20).

Общая картина соответствует тому, что наблюдается в современных полужарывающихся водоемах при переходе от солоноватых зон к более пресноводным. Особенно наглядно это прослеживается в Горловском бассейне, где в промежуточное время в фауне господствовали представители *Cardiidae*. Характер изменения комплексов фауны по разрезу, убывание организмов морского происхождения или их появление в сочетании с литологическими признаками (состав глинистых ассоциаций, карбонатность, фосфаты и др.) позволили распространить районирование вод по солености на позднепалеозойские водоемы и наметить палеоэкологические группировки (см. рис.48).

Процесс изменения условий от морских к континентальным не был непрерывным. Полуморские и солоноватые воды неоднократно возвращались на территории изученных районов. Раньше других континентальный режим установился на территории Минусинского бассейна и Белозерского месторождения, где в отложениях острогского и мазуровского возраста присутствуют крупные двустворки рода *Anthraconaia*. Временами сходные условия устанавливались на обширных территориях — в острогское время для Кузнецкого, Горловского бассейнов и района Томска; в мазуровское — для Белозерского месторождения и большей части территории Кузнецкого бассейна; промежуточное время (ранняя пермь) для всех изученных районов характеризовалось усилением влияния моря.

Полученные нами результаты позволяют дополнить сложившееся ранее представление о характере водоемов позднего палеозоя. В позднеострогское время близкие об-

становки мелкого моря или морского опресняющегося залива существовали на территориях Кузнецкого, Горловского бассейнов и к северу от них. Соленость преимущественно поддерживалась не ниже 28‰, о чем говорит присутствие двустворчатых моллюсков родов, не переносящих более значительного опреснения, а также разнообразных крупных гастропод, брахиопод и морских лилий. Водоем интенсивно мелел, все более теряя связь с открытым морем, и распался к концу острогского времени на ряд остаточных лагун. На территории Кузнецкого бассейна произошло опреснение, достигшее к началу среднекаменноугольного времени максимума. Изменившиеся условия дали толчок развитию наиболее эвригалинных двустворок, которые и приспособились к обитанию в опресненных и пресных водах. В нижней части мазуровской свиты обнаруживаются крупные пресноводные двустворки (камешковский комплекс О.А.Бетехтиной). Западнее (Горловский бассейн) продолжала существовать соленость, достаточная для обитания морских организмов. Накапливались темные алевроитовые илы с прослоями монтмориллонитовых и известковых илов с раковинами мелких брахиопод и члениками стеблей морских лилий.

На территории Карагандинского бассейна (Самарское месторождение) была изменчивая обстановка прибрежного морского мелководья, превращавшегося иногда в заболоченную равнину с мелководными пресными озерами. К концу среднекаменноугольного времени установился режим пресноводного водоема, где во множестве обитали антраконавты и антраконайи.

К началу позднекаменноугольного времени обстановки, в целом, выравниваются в связи с усилением влияния моря. По-видимому, какое-то время существовал единый водоем лагунного типа на территории Кузнецкого и Горловского бассейнов. Отсутствие настоящей алыкаевской фауны в Горловском бассейне мы объясняем тем, что на его площади располагалась прибрежная отмель, где накапливался алевроитово-песчаный материал и во множестве обитали различные пескожилы, а соленость поддерживалась более высокая, чем в пределах Кузбасса. Но и в Кузнецкой впадине выделялись зоны с большей и меньшей соленостью. Наиболее осолоненные участки (около 9‰) заселяли миалинеллы, наядитесы и сопутствующие им усонogie и спирорбисы, местами кратковременно создавались условия для существования эвригалинных брахиопод и морских двустворок. Мелкие угнетенные кинеркеллы, кинеркеллины, ангародоны также обитали в подобных условиях солености. Настоящая алыкаевская фауна — крупные кинеркеллы, мрассиеллы и другие занимали менее солоноватоводные зоны (около 2‰), где к ним иногда примешивались антраконавты и антраконайи (см. рис.47). Сходный комплекс фауны обнаружен в соответствующих алыкаевскому времени отложениях Белозерского месторождения. Этим доказывается, что лагунные обстановки распространялись на восток в пределы платформы.

К концу позднекаменноугольного времени на территории Горловского бассейна и значительной части Кузнецкого наступило сильное опреснение. Ведущую роль в составе фауны играли амнигениеллы и мрассиеллы.

В раннепермское время — время накопления промежуточной свиты и ее стратиграфических аналогов, снова наступил этап усиления влияния моря. Наиболее сильным оно было на территории Горловского бассейна, где в это время располагался обширный полуморской водоем (лагуна), являвшийся частью обширного моря Западной Сибири. Комплекс фауны обновился полностью — водоем заселили преимущественно крупные двустворчатые моллюски морского облика. Среди них имеются иммигранты севера, европейские и восточно-казахстанские компоненты (Бетехтина, 1966б), но основной фон составляют криптогенные роды *Yavorskiana* и *Aenigmoconcha*. На юге, в Кузнецком бассейне влияние северного морского водоема сказалось в его северной части (Кемеровский район), где продолжала существовать солоноватоводная фауна: мелкие мрассиеллы и кинеркеллы, сопровождаемые усоногими. Проникновение солоноватых вод в пределы Белозерского месторождения проявилось в том, что в составе фауны нарылковской свиты появились, как и в промежуточной свите Кемеровского района, многочисленные мелкие кинеркеллы, мрассиеллы, кинеркеллины, миалинеллы, а также усонogie и спирорбисы. Сходство фаций обоих районов позволяет предполагать, что их бассейны были связаны. Возможно, в раннепермское время осуществлялась прямая связь между этими территориями через Северокузнецкий желоб, существование которого В.Ф.Заузолков (1967) предполагал на основании анализа мощностей. На рис. 46 показано, что во время накопления нарылковской свиты

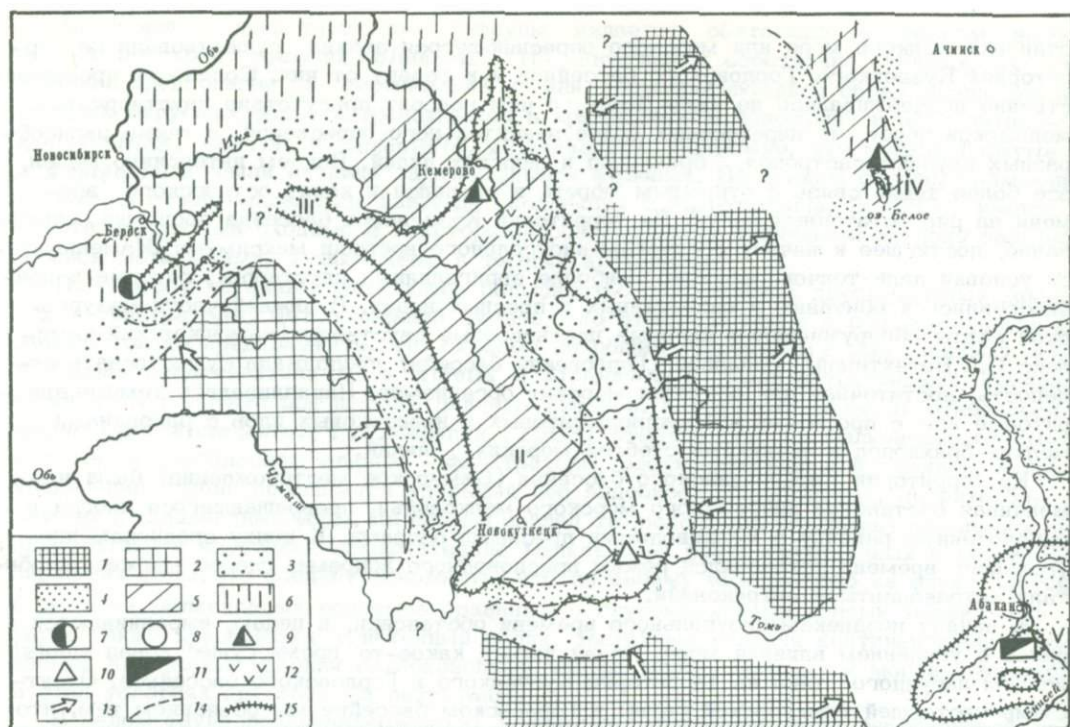


Рис. 49. Палеогеографическая схема юга Западной Сибири для раннепермского времени (с использованием материалов А.Н.Волковой, 1963 и О.А.Бетехтиной, 1966б)

1 - обстановка горной суши, 2 - обстановка низменной суши, 3 - чередование обстановок аллювиальных равнин, болот и отмелей прибрежного мелководья, 4 - чередование обстановок прибрежных частей бассейна (озера-лагуны), аллювиальных и заболочивающихся равнин, 5 - чередование обстановок бассейна, заболочивающихся и аллювиальных равнин, 6 - обстановка полуморского бассейна (опресняющийся морской залив, лагуна) и области его периодического распространения, 7 - полуморская фауна прибрежно-мелководных зон с соленостью выше 9‰, 8 - полуморская фауна удаленных от берега зон с соленостью выше 9‰, 9 - солонатоводная фауна с элементами морской (зона с соленостью около 9‰), 10 - солонатоводная фауна (группа "М") зон с соленостью около 2‰, 11 - пресноводная фауна зон соленостью ниже 2‰, 12 - области распространения пеплового материала, 13 - направление сноса, 14 - предполагаемые границы обстановок, 15 - контуры угольных бассейнов и месторождений: I - Горловский бассейн, II - Кузнецкий бассейн, III - Завьяловский район, IV - Белозёрское месторождение, V - Изыкское месторождение Минусинского бассейна

обстановки солонатоводной лагуны на территории Белозёрского месторождения были наиболее устойчивы на юге. Это не исключает возможность непосредственного влияния северного водоема, но легче объяснимо с точки зрения существования непосредственной связи с Кузнецкой впадиной. Возможное соотношение водоемов для раннепермского времени показано на палеогеографической схеме (рис.49). В начале раннепермского времени территории Горловского и Кузнецкого бассейнов, представлявшие собой окраины обширного северного моря, не соединялись между собой. Видимо, существовала отмель или островная суша, протягивавшаяся от северной окраины нынешнего Салаира через территорию Завьяловского района на северо-восток и служившая барьером между водоемами. В Завьяловском районе для этого этапа А.Н.Волкова (1963) отмечает распространение отложений прибрежного мелководья (косы, пересыпи, бары) обширного водоема. Видимо, здесь располагалось северо-восточное побережье лагуны Горловского бассейна. Замедлившееся прогибание дна горловской лагуны (в связи с восходящими движениями в осевой части Томь-Колы-

манской зоны) вызвало ее обмеление, изоляцию от северного моря и постепенное опреснение. Это прослеживается по изменению состава фауны — в верхней части промежуточной свиты появляются и затем начинают господствовать пресноводные двустворчатые моллюски. Возможно, что на юге Горловского бассейна уже к концу промежуточного времени обстановки мелководной лагуны сменились обстановками прибрежной заболачивающейся равнины и торфяных болот. Заболачивание постепенно смешалось на север и в ишановское время охватило всю территорию. Опреснившиеся воды горловской лагуны частично проникали в Кузнецкую впадину, а с ними и наиболее эвригалинный род горловской фауны — *Yavorskiana*.

Таким образом, в течение средне-позднекаменноугольного и раннепермского этапа осадконакопления наиболее длительно влияние морских и полуморских вод сказывалось в Горловском бассейне и на северной окраине Кузнецкого бассейна.

В раннепермское время усилились поднятия в области сноса и возрос приток обломочного материала. Это привело к обмелению, расчленению и опреснению лагун, превратившихся в озера. К концу ранней перми широко распространились обстановки аллювиальных равнин, озер и болот. Многие участки стали областями угленакпления.

Пресноводные водоемы этого времени были неглубокими, хорошо прогревались и изобиловали питательными веществами (Рагозин, 1964а). В них обитала специфическая фауна, состоящая из очень крупных (прокопиевская, моховия, антраконавта) и очень мелких (диктис, абиелла) двустворчатых моллюсков, сопровождаемых остракодами. Разными авторами гигантизм части фауны объяснялся оптимальными климатическими условиями (присутствует широколиственная флора), избытком пищи или нарушением цикла развития особей в условиях временных водоемов.

Все эти объяснения вполне обоснованы. Теплый климат и обилие пищи способствовали развитию двустворок. Крайнее обмеление и пересыхание водоемов могло нарушить течение жизненного цикла и вызвать усиленный рост за счет нарушения других функций. Однако в слоях с усятской фауной нет трещин усыхания. Кроме того, в современных пересыхающих водоемах резко преобладают легочные гастроподы. Из двустворчатых присутствует только *Pisidium* — очень мелкорослая форма (Старобогатов, 1965).

Возможно, что мелкие формы оттеснялись в наиболее застойные, неблагоприятные для обитания участки дна, и совместным было не обитание, а только захоронение, тем более, что в тонких прослоях аргиллита крупные раковины часто концентрируются сверху. Это можно истолковать как некоторую сортировку по размерам. Но есть захоронения, где крупные и мелкие раковины лежат на одной поверхности наложения.

Наиболее вероятным кажется появление смешанной гигантской и мелкорослой фауны двустворок в моменты максимального опреснения обширных мелководных водоемов, когда пресноводные формы находились в наиболее благоприятных условиях (режим питания, аэрация, прогревание, отсутствие угнетающей солености). Реликты каких-то солоноватоводных форм могли выжить в новых условиях, но приобрели угнетенный облик (диктис). Подобное явление наблюдается в дельтах современных рек, впадающих в морские заливы (р.Дон), — смешиваются раковины очень крупных пресноводных уний и анадонт с во много раз меньшими монодакнами и дрейссенами.

Узкое вертикальное распространение таких комплексов может быть связано с коротким временем существования подобных водоемов (расчленение на более мелкие, заболачивание и т.д.), с возникновением застойных условий и с изменением гидрохимического режима (повышение жесткости воды). Осолонение также действовало губительно на столь специализированную фауну — с наступлением раннекузнецкой солоноватоводной ингрессии она вымерла. Климат во время накопления балахонских отложений, по мнению большинства исследователей, был теплым, без резких сезонных колебаний. Е.Э.Беккер-Мигдисова (Беккер-Мигдисова, Мартынова, Родендорф, 1956) на основании присутствия таракановых и крупных древнекрылых считает его теплым до тропического (особенно для времени накопления алыкаевской свиты). Данные по фауне не противоречат заключению о ровности климата, так как раковины мелководных двустворок не имеют ярко выраженных следов годичных остановок роста. Размеры и толстостенность раковин горловской фауны также подтверждает тепловодность заселенного ею водоема.

Начало поздней перми (раннекузнецкое время) ознаменовалось для Кузнецкого бассейна ингрессией солоноватых вод, распространившихся по всей его территории, вселением солоноватоводной фауны (*Mrassilla*, *Augea*) и аридизацией климата (Коперина, 1960). Водоем раннекузнецкого времени быстро сократился в размерах, а его кратковременные расширения зафиксированы в разрезе слоями с наядитесами.

К концу времени накопления кузнецкой свиты наступило опреснение и начался новый этап осадконакопления — кольчугинский.

С казанково-маркинским временем совпадают отмеченная О.А.Бетехтиной (1966б) смена фаун и проникновение в Кузнецкий бассейн европейских иммигрантов *Palaeonodonta* и *Palaeonutela*. К этому же времени относится и появление рода *Neamnigenia*. Водоем этого времени был обширен, распреснен, а заселявшая его фауна достигала крупных размеров. О.А.Бетехтина считает *Neamnigenia* и *Palaeonodonta* обитателями устьев рек, так как эти формы связаны с прибрежными частями водоемов и аллювиальными фациями. Отметим, что и обнаруженные в кингирской свите Джезказганской впадины палеондонты связаны с прибрежными алевритовыми известняками, образовавшимися, видимо, в зоне медленных течений вдоль берега. Раковины их часто ориентированы параллельно друг другу.

В позднепермское время скорость осадконакопления сильно возросла. Значительную роль стала играть северная область сноса, благодаря чему водоем ильинского времени был оттеснен на юг, на севере же широко распространились аллювиально-дельтовые отложения. Из известных в алыкаевской фауне родов сохранились только антраконавты и антраконайи. Ведущими стали типичные кольчугинские роды *Abiella*, *Microdontella*, *Microdonta*, а позже — *Concinella*. В это время, очевидно, не существовало единого водоема на территории Кузбасса, а имелись мелководные проточные, полупроточные и застойные озера, расположенные на временах заболачивающейся равнине. В водоемах преобладали спокойные обстановки, поэтому так распространились мелкие тонкостворчатые двустворки с округлой и овальной раковинами. В отложениях кольчугинской серии нередко встречается спорадический тип захоронения, сочетающийся с прижизненным, что свидетельствует о часто возникавших застойных условиях. Среди кольчугинских двустворок выделены ассоциации процветающей, нормальной и угнетенной фауны (Халфин, 1950а; Бетехтина, 1966б и др.). Особи угнетенной фауны имеют очень маленькие размеры (первые миллиметры) и встречаются в разных частях разреза, сочетаясь то с крупнолиственной флорой, то с мелкими листовыми остатками, мхами и водорослями.

Очевидно, эти ассоциации связаны с конкретными "микроусловиями" водоемов. При общем сходстве (мелководные, спокойные, перенасыщенные растительным детритом, пресные) они могли отличаться в деталях — колебания глубин, степень застойности, явления заморозов, периодическое пересыхание, количество и состав терригенного материала, проточность или полная изолированность, степень заболоченности и т.д. Эти различия настолько тонки (глубины, например, колебались в пределах первого десятка метров), что внешний облик пород с угнетенной и процветающей фауной одинаков. Только изменение облика двустворчатых моллюсков дает указания на неодинаковые палеогеографические условия формирования отложений во времени и пространстве.

Сочетание угнетенной фауны и мелкой обедненной флоры могло соответствовать застойным участкам центральных частей водоемов. В прибрежных условиях мелко-рослая фауна, обитавшая на заболачивающихся участках, захоронялась совместно с крупнолиственной флорой.

Вверх по разрезу отмечается обеднение родового состава двустворок, и в верхней части тайлуганской свиты остаются практически только конциеллы, сопровождаемые филлоподами. Это дает основание считать водоемы тайлуганского времени (конец поздней перми) крайне мелководными, недоступными для обитания обычных кольчугинских форм. Встречаемые местами антраконавты и микродонтеллы очень мелки и имеют угнетенный облик.

На площади также отмечаются некоторые различия. Грамотеинская и тайлуганская свиты в береговом разрезе по р.Томь не содержат фауны, а в Терсинском районе фауна обильна. Очевидно, в Ерунаковском районе в это время располагалась заболоченная прибрежная часть водоема (озера и болота), а в Терсинском существовало крупное озеро (Чандра, 1965).

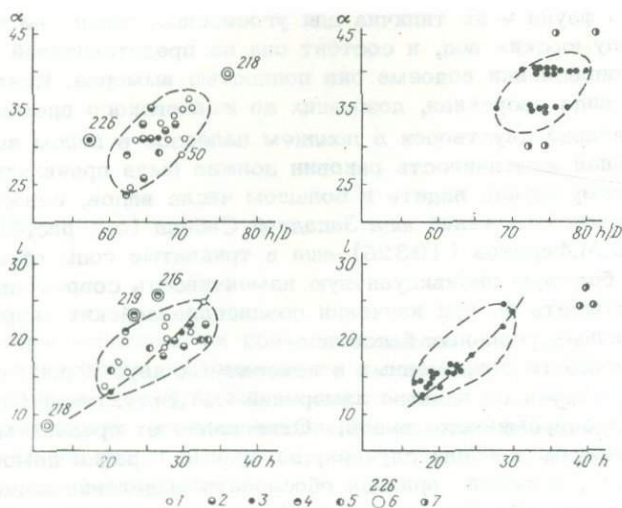


Рис. 50. Индивидуальная изменчивость ископаемых (по О.А.Бетехтиной, 1966б) и современных двустворчатых моллюсков

A_1, A_2 - *Brussiella curta*: 1 - разновидность I, 2 - разновидность II, 3 - разновидность III, 4 - разновидность IV, 5 - разновидность V, 6 - разновидности, выделенные как вид *Brussiella procliva* Bet. B_1, B_2 - *Mytilus edulis*: 7 - уклоняющиеся по метрическим соотношениям

Никаких признаков существования где-либо поблизости в позднепермское время водоемов с солоноватой (выше 2‰) водой нет.

Этот краткий обзор позволяет заключить, что в целом условия обитания фауны в эпоху угленакопления были для нее неблагоприятны. Даже наиболее разнообразная по составу алыкаевская фауна не отличается крупным размером своих компонентов.

Угнетающие факторы, видимо, были различны. Во время накопления нижебалахонской подсерии, когда длительное время сохранялись условия, названные А.Н.Волковой (1963) "бассейновыми", таким фактором могла быть соленость и преобладание кислых вод. Возможно, часто возникали условия, при которых не выживали ни выходцы из морской среды, ни настоящая солоноватоводная и пресноводная фауна. В кольчугинский этап осадконакопления, как справедливо отмечает О.А.Бетехтина (1966б), основными неблагоприятными факторами были обилие гумусовых кислот, что вызвало снижение pH, и повышенное количество взвесей в воде в связи с возросшей скоростью поступления осадков. Климат, вероятно, особого влияния не оказывал, так как в средне-позднекаменноугольное время он был теплым, а позже - умеренным.

На общем фоне определенной угнетенности фауны выделяются несколько моментов, когда двустворчатые моллюски достигали очень больших размеров. В Кузнецком бассейне это было раннемазуровское, усятское и казанково-маркинское время, в Горловском - позднеалыкаевское, позднепромежуточное и раннеишановское. Эти моменты характеризовались существованием обширных озер с нормальной аэрацией, обилием питательных веществ. Всеми исследователями отмечено отсутствие каких-либо элементов морской фауны среди, например, усятских двустворок (Халфин, 1950а; Рагозин, 1964а; Бетехтина, 1966б) и признан их пресноводный характер. Гидрохимический режим этих мелководных водоемов был благоприятен для развития пресноводных двустворок, достигавших гигантских размеров - длина раковин около 100 мм. Интересно, что такие же размеры характерны для современных анодонт и уний - типичных обитателей пресных текущих и мало застойных вод.

В истории Горловского бассейна наибольший расцвет двустворчатых моллюсков приходится на раннепермское время, когда двустворки продуцировали огромную био-

массу и представители нескольких родов достигали таких же (100 мм), если не больших размеров. Но эта фауна — не типична для угленосных толщ: ее появление связано с вторжением полуморских вод, и состоит она из представителей эвригалинных морских родов. При опреснении водоема она полностью вымерла. Исключения представляют один — два вида яворскиан, доживших до ишановского времени.

Поскольку условия обитания двустворок в позднем палеозое в целом не были благоприятными, индивидуальная изменчивость раковин должна была проявляться очень сильно. Подтверждение этому можно видеть в большом числе видов, известных в настоящее время из угленосных отложений юга Западной Сибири (см. рис.13). Здесь уместно вспомнить, что Д.М.Федотов (1932б) еще в тридцатые годы обращал внимание исследователей на большую индивидуальную изменчивость современных двустворок и рекомендовал учитывать ее при изучении позднепалеозойских моллюсков угленосных отложений различных угольных бассейнов.

Сопоставимость изменчивости современных и ископаемых двустворок показана на рис.50. Этот график построен по данным измерений О.А.Бетехтиной (1966б) для древних и автора для современных видов. Отклонения от средних метрических соотношений вполне соизмеримы в обеих случаях, но правый график демонстрирует внутривидовую изменчивость, а левый призван обосновать выделение нового вида. Из сопоставления видно, что даже биометрический метод не является абсолютно надежным средством против "наводнения новыми видами", от чего Л.А.Рагозин (1956) уже давно предостерегал исследователей. Необходимы новые критерии, максимально исключающие субъективность подхода в оценке тех или иных признаков строения раковины двустворчатых моллюсков, особенно при той форме сохранности, какая им свойственна в угленосных отложениях. Важные шаги в этом направлении предприняты О.А.Бетехтиной (1966б), обратившей внимание исследователей на характер начальной раковины и типы сопряжения краев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволяют сделать некоторые выводы:

1. Сочетания литолого-фашиального и палеоэкологического методов изучения осадочных отложений с изучением условий обитания современных организмов открывает большие возможности для восстановления условий обитания и образа жизни древних организмов (в частности - двустворок) и условий осадкообразования, нежели каждый из этих методов в отдельности.

2. При восстановлении условий обитания на основе актуалистических данных отсутствие общих родов в современной и древних фаунах не является препятствием, так как главную роль при таком анализе будет играть изменение комплексов фауны и анализ жизненных форм.

3. К позднепалеозойским водоемам применимо разделение вод на морские, полуморские, солоноватые и пресные с возможными границами, соответственно, выше 22‰, 22-9, 9 -2 и менее 2. Согласно данной классификации вод предложена экологическая шкала двустворчатых моллюсков (см. рис.48), позволяющая по преобладанию тех или иных родов двустворок детализировать распределение соленостей древних водоемов.

4. Местом обитания основных родов двустворок изученных районов служили опресняющиеся лагуны-заливы, озера, реже временные водоемы и приустьевые части рек. Все эти виды водоемов отличались мелководностью, низменными берегами и время от времени заболачивались, меняли размеры и конфигурацию. Гидрохимический состав обширных водоемов мазуровского, алыкаевского и усятского времени в различных частях водоемов был неодинаков, чем и объясняется неодинаковый состав одновременно существовавших палеобиоценозов.

5. Двустворчатые моллюски входили в состав малоподвижного бентоса, обитали на небольших глубинах и преимущественно мягких грунтах. Среди них были прикрепляющиеся, свободно лежащие и зарывающиеся формы (см. табл.18). Некоторые компоненты этой фауны были стенобионты. К ним относятся представители солоноватоводной алыкаевской фауны *Kinerkaella*, *Angarodon* и некоторые другие двустворки. Еще большей требовательностью к условиям обитания характеризуются пресноводные двустворки усятской фауны Кузнецкого бассейна.

6. Условия обитания двустворок во время накопления угленосных толщ в целом были мало благоприятны, чем и объясняются преимущественно небольшие размеры и тонкостенность их раковин. Проявления гигантизма в одних случаях связаны с моментами опреснения водоемов при теплом гумидном климате (пресноводные роды), в других - с вторжением полуморских вод со свойственной им фауной. Комплексы карликовой фауны обусловлены застойностью центральных и заболачиванием прибрежных участков водоемов озерного типа, очень мелководных и менее обширных, чем существовавшие им солоноватоводные и полуморские.

7. Важнейшим фактором, определяющим морфологические изменения раковин, является степень и характер подвижности водной среды. Она воздействует как прямо, так и опосредствованно - через осадки, свойственные зонам с разной степенью подвижности среды (см. рис. 34-40). Характером осадка (субстрата) определяются состав биоценозов, вырабатываемые жизненные формы и образ жизни организмов.

8. Выделенные типы захоронений двустворчатых моллюсков и других организмов в угленосных отложениях свойственны определенным гидродинамическим условиям. Они могут использоваться как показатель степени подвижности водной среды во время осадконакопления, являющейся решающим фактором при захоронении раковин и образовании тех или иных форм сохрненности.

Условия существования некоторых родов позднепалеозойских двусторчатых моллюсков из угленосных отложений юга Западной Сибири

| Род | Условия существования | | | | | | |
|---|---|---|--|---|--|-----------------|--------------------------------|
| | Образ жизни | Грунт | Глубина | Степень подвижности воды | Условия газообмена | Соленость, ‰ | Температура |
| <i>Anthraconaia</i> Tr. et Weir | Зарывающиеся? Полу-погруженные? Фильтраторы | Глинистый ил | Первые метры до первых десятков метров | Слабая, до застойных вод | Переносили недостаток кислорода и избыток сероводорода | Ниже 2 | Эвритермны |
| <i>Anthraconauta</i> Pruv. | Прикреплялись бисусом; образовывали массовые поселения. Фильтраторы | Глинистый ил, ракуша, водоросли | То же | Небольшая - слабые волнения | Предпочитали хорошо аэрированные зоны | Ниже 2 | То же |
| <i>Procopievskia</i> Rag. | Свободно лежащие или слабо прикрепляющиеся. Фильтраторы | Глинистый ил | Очень мелко-водны | Небольшая - нерегулярные волнения и течения | Стенооксибионты | Ниже 2 | Теплолюбивы? |
| <i>Palaeonodonta</i> Amal. Neamni- genia Khalf. | Свободно лежащие, полупогруженные. Фильтраторы | Алеврито-глинистые, известково-алевроитовые илы | Первые метры | Умеренная - слабые постоянные течения | Стенооксибионты | Ниже 2 | Предпочитательнее теплые воды? |
| <i>Abiella</i> Rag. | Зарывающиеся. Массовые поселения. Детритояды? | Глинистый ил | Очень мелко-водны, до первых метров | Слабая, до застойных вод | Эвриоксибионты | Ниже 2 | Эвритермны |
| <i>Concinella</i> Pog. | Полузарывающиеся, Массовые поселения. Фильтраторы? | То же | То же | То же | Эвриоксибионты | Ниже 2 | Теплолюбивы? |
| <i>Microdontella</i> Leb. | Слабо зарывающиеся. Детритояды? | То же | То же | То же | Предпочитали хорошо аэрированные зоны | Ниже 2 | Эвритермны? |
| <i>Angarodon</i> Rag. | Зарывающиеся. Грунто-яды? | Глинистые, алеврито-глинистые | До первого десятка метров | Умеренная и слабая | Могли существовать в условиях затрудненного газообмена | Около 9 и выше? | Теплолюбивы? |

Продолжение табл. 18

| Род | Условия существования | | | | | | |
|---|--|---------------------------------------|---|--|---|-------------------------------------|--------------------------|
| | Образ жизни | Грунт | Глубина | Степень подвижности воды | Условия газообмена | Соленость, ‰ | Температура |
| <i>Kinkerkaella</i> Khalf. | Слабо прикрепляющиеся. Фильтраторы | Глинистый ил | То же | То же | То же | 2-9, ближе к верхнему пределу | То же |
| <i>Mrassiella</i> Rag. | Слабо прикрепляющиеся? Полуогруженные? Массовые поселения. Фильтраторы | Глинистый ил, ил с ракушей | То же | То же | Переносили дефицит кислорода | 2-9, ближе к нижнему пределу и ниже | То же |
| <i>Naiadites</i> Daw. <i>Myalinella</i> New. | Хорошо развитое бисусное прикрепление. Колониальные и одиночные. Фильтраторы | Глинистый ил с ракушей. Водоросли. | Эврибатны | Умеренные волнения и течения | Предпочтительно хорошо аэрированные зоны | 2-9 и выше? | Эвритермны |
| <i>Yavorskiana</i> Rag. | Слабо погруженные? Прикрепляющиеся? Зарывающиеся? Фильтраторы | Песок, алеврит, алеврито-глинистый ил | Прибрежное мелководье. До десятков метров | Обитали в зонах постоянных волнений и течений и в спокойных условиях | Нуждались в хорошей аэрации; могли переносить дефицит кислорода | 9-22, некоторые виды - ниже 9 | Теплолюбивы |
| <i>Aenigmoconcha</i> Ben. | То же | Песок, алеврит песчаный | То же | Предпочитали зону повышенной подвижности воды | Стенооксибионты | 9-22, ближе к верхнему пределу | Теплолюбивы |
| <i>Pseudedmondia</i> Fisch. | Свободно лежащие или полупогруженные. Фильтраторы | Песчано-алевроитовый ил, глинистый ил | Эврибатны | От значительной до низкой | Стенооксибионты, но, возможно, переносили дефицит кислорода | 9-22, некоторые виды - около 9 | Теплолюбивы |
| <i>Taimyria</i> Lutk. | Активно зарывающиеся и прикрепляющиеся. Фильтраторы | То же | То же | Значительные течения и волнения; есть виды застойных зон | Стенооксибионты, но есть виды, переносившие дефицит кислорода | 9-22 и выше? | Теплолюбивы и эвритермны |
| <i>Amnigeniella</i> Bet. | Активно зарывающиеся в верхнюю пленку осадка. Фильтраторы | Глинистый ил | Мелководны | Слабые нерегулярные волнения и течения до застойных вод | Эвриоксибионты | 2 и ниже | Эвритермны |

9. Индивидуальная изменчивость двустворчатых моллюсков чрезвычайно велика. Поэтому разнообразие видового (а для позднепермских двустворок и родового) состава, какое приписывается двустворкам угленосных толщ юга Западной Сибири, вызывает сомнение. Значительная часть видов является, очевидно, экологическими разновидностями и при дальнейшем изучении может быть использована для детальных реконструкций осадкообразования.

10. Литолого-палеоэкологические исследования позволяют уточнить и дополнить палеогеографические представления. В частности, ими подтверждается длительное существование морского водоема к северу от современной территории Кузнецкого бассейна. Влияние этого морского, а позднее — полуморского водоема периодически сказывалось на территориях Кузнецкого бассейна и прилегающих районов во все время формирования угленосных отложений. Оно ослабло или полностью прекратилось только в позднепермский этап осадконакопления. Связь морских, постепенно опреснявшихся водоемов, располагавшихся на площадях современных Кузнецкого и Горловского бассейнов, в острогское время была свободной. Возможно, они представляли единый морской бассейн. Но уже в мазуровское время водоемы обособились, благодаря росту частных поднятий по северо-западной окраине Кузнецкого бассейна, в осевой части Томь-Кольванской зоны. Ортографически эти поднятия выражались не резко, однако они повлияли на режим водоемов. В мазуровское время водоем Горловского бассейна сохранял морской характер, а обширный водоем Кузнецкого бассейна был солоновато-водным на севере и пресноводным на юге. Полуморской водоем с соленостью 22-9‰ существовал на территории Горловского бассейна в начале ранней перми (время накопления промежуточной свиты). В Кузнецком же бассейне в это время влияние полуморского водоема сказывалось слабо, хотя имеются свидетельства кратковременных связей с полуморским водоемом Горловского бассейна. Осуществлялись также связи с территориями, расположенными восточнее Кузнецкого бассейна. Особенно рельефно это выступает для солоноватоводных водоемов алыкаевского времени (поздний карбон). В раннепермское время солоноватоводный водоем северной части Кузнецкой впадины соединялся через Северо-Кузнецкий желоб с таким же водоемом северной части Минусинского бассейна (территория Белозерского месторождения).

Заканчивая, автор отдает себе отчет, что настоящая работа не исчерпывает вопросы, связанные с изучением остатков моллюсков в угленосных толщах. Основным итогом проделанной работы автор считает составленную впервые экологическую характеристику (табл. 18) некоторых двустворок угленосных толщ по схеме, предложенной Р.Л. Мерклиным (1950). Если эта характеристика, метод, примененный при выполнении исследования, и некоторые выявленные закономерности будут полезны при дальнейших исследованиях, автор сочтет основную свою задачу выполненной.

Автор также надеется, что настоящая работа еще раз привлечет внимание к устойчивой потребности шире применять и популяризировать литолого-палеоэкологический метод, возможности которого используются пока недостаточно, особенно при изучении неморских отложений.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров-Садова Т.А. 1954. Фауна пелеципод угленосных отложений Караганды и ее стратиграфическое значение. - Труды Лаборатории угля АН СССР, вып. II. М.-Л.
- Александров А.Н. 1965. Особенности современного осадконакопления в Азовском море. Автореф. канд. дисс. Изд. Ростовского ун-та.
- Андрусов Н.И. 1890. Керченский известняк и его фауна. - Зап. СПб. минералогического об-ва, В кн.: акад. Н.И.Андрусов. Избр. труды, т. I. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Беккер-Мигдисова Е.С., Мартынова О.М., Родендорф Б.Б. 1956. О биостратиграфии угленосной толщи Кузнецкого бассейна на основе изучения ископаемых насекомых. В кн.: Вопросы Кузбасса, вып. 1. М., Углетехиздат.
- Беленко Н.Г. 1962. Результаты применения конкреционного анализа в Ерунаковском районе Кузбасса. Материалы II совещания Сибирской тематической комиссии. Вып. 2, Новосибирск. Изд-во АН СССР. Сиб. Отд.
- Белова А.В. 1956. К фауне Кузнецкой свиты Кузбасса. Вопр. геол. Кузбасса, Вып. 1. Материалы II угольн. совещ. по стратигр. угленосн. отлож. М., Углетехиздат.
- Белоусов В.В. 1942. Роль времени в геологических процессах. - Природа, № 1-2.
- Бельская Т.Н. 1960. Позднедевонское море Кузнецкой котловины, история его развития, население и осадки. - Труды ПИН АН СССР, т.82.
- Бельская Т.Н. 1963. Мелководно-морские отложения межгорных впадин Саяно-Алтайской области. В сб.: Дельтовые и мелководно-морские отложения, М., Изд-во АН СССР.
- Болянин Н.М., Бочковский Ф.А. 1962. Карты угленосности нижнебалахонской и верхнебалахонской свит Кузнецкого бассейна. Материалы Сибирской тематической комиссии. Вып. 2, Новосибирск. Изд-во АН СССР. Сиб. Отд.
- Бенедиктова Р.Н. 1950. Пластинчатожаберные моллюски Горловского каменноугольного бассейна, - Труды Горно-геол. ин-та Зап. Сиб. филиала АН СССР. Вып. 10. Новосибирск.
- Бенедиктова Р.Н. 1954. Первая находка алыкаевской фауны пелеципод за пределами Кузбасса, - Труды Томск. гос. ун-та, т. 132.
- Бенедиктова Р.Н. 1959а. Фаунистическая характеристика разреза балахонской серии Кузбасса в районе Крапивинского купола (бассейн рч.Змеинки). - Вопр. геол. Кузбасса, вып.2; изв. ТПИ, т. 99, Томск, изд. Томск. гос. ун-та.
- Бенедиктова Р.Н. 1959б. Пластинчатожаберные моллюски промежуточной подсвиты Кемеровского р-на Кузбасса. - Вопр. геол. Кузбасса, вып. 2; изв. ТПИ, т. 99, Томск. Изд. Томск. гос. ун-та.
- Бенедиктова Р.Н. 1959в. Несколько слов по поводу возраста острогской свиты Кузбасса, - Вопр. геол. Кузбасса, вып. 2; изв. ТПИ, т.99, Томск, изд. Томского гос. ун-та.
- Бенедиктова Р.Н., Халфий Л.Л. 1967. Современное строение стратиграфической изученности каменноугольных и пермских отложений Средней Сибири. Новосибирск. Изд-во "Наука", Сиб. Отд.
- Бессонов О.А. 1970. Геохимические исследования некоторых современных и ископаемых моллюсков бассейна Азовского моря. Автореф. канд.дисс. Изд. Ростовского гос. ун-та, Ростов-на-Дону.
- Бетехтина О.А. 1954. О стратиграфическом значении пелеципод ильинской и ерунаковской свит Кузбасса. - Труды Томского гос. ун-та, т. 132.
- Бетехтина О.А. 1956б. О границе ильинской и ерунаковской свит Кузбасса и о расчленении последней. - Вопр. геол. Кузбасса, вып. 1, М., Углетехиздат.
- Бетехтина О.А. 1959. Палеонтологическая характеристика угленосных отложений Никитского месторождения (Кузбасс). - Вопр. геол. Кузбасса, вып. 2; изв. ТПИ, т.99, Томск. Изд. Томского гос. ун-та.
- Бетехтина О.А. 1960. Описание новых видов *Neamnigenia* Khacfin из Кузнецкой свиты Кузбасса. - Вопр. палеогеогр. и стратигр. Зап. Сиб. Труды ИГ и Г, вып. 1. Новосибирск.
- Бетехтина О.А. 1961. Опыт построения палеофаунистических карт Кузбасса. - Докл. АН СССР, т. 141, № 2.
- Бетехтина О.А. 1962. Пермские отложения Саяно-Алтайской горной области. В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. III. Верхний палеозой. - Труды СНИИГТИМС, вып. 21, Новосибирск.
- Бетехтина О.А. 1965. Некоторые верхнепалеозойские пелециподы Тунгусского бассейна.

- В сб.: Стратиграфия и палеонтология Азиатской части СССР. М., изд-во "Наука".
- Бетехтина О.А. 1966а. Изменения пермских пелелипод Кузнецкого бассейна в зависимости от фашиальной обстановки. Труды VIII сессии ВПО. Палеонтологические критерии объема и ранга стратиграфических подразделений М., изд-во "Недра".
- Бетехтина О.А. 1966б. Верхнепалеозойские неморские пелелиподы Сибири и Восточного Казахстана. М., изд-во "Наука".
- Бетехтина О.А. 1967а. Ассоциация лагунных и пресноводных пелелипод из верхнепалеозойских угленосных отложений Сибири. В кн.: "Стратиграфия палеозоя Средней Сибири". Новосибирск, изд-во "Наука". Сиб. Отд.
- Бетехтина О.А. 1967б. О родах *Microdontella* Lebedev и *Abiella* Ragozin из угленосных отложений Кузбасса. В кн.: "Новые данные по биостратиграфии девона и верхнего палеозоя Сибири". М., изд-во "Наука".
- Бетехтина О.А., Богущ О.И., Юферев О.В. 1967. Сопоставление карбона и перми Верхоянья, Таймыра и Кузбасса. В кн.: "Стратиграфия палеозоя Средней Сибири". Новосибирск, изд-во "Наука". Сиб. отд.
- Бетехтина О.А., Горелова С.Г. 1965. Палеоэкологическое районирование Кузнецкого бассейна для позднего палеозоя. - Палеонтол. журн., № 1.
- Бетехтина О.А., Казанский Ю.П. 1959. О границе перми и триаса в западной части Ерунанского района Кузбасса. - Вопр. геол. Кузбасса, вып. 2; изв. ТПИ, т. 99, Томск. Изд. Томск. гос. ун-та.
- Бетехтина О.А., Сухов С.В. 1968. Фауна и флора верхнепалеозойских отложений Горловского бассейна. М., изд-во "Наука".
- Бетехтина О.А., Халфин Л.Л. 1959. Об использовании органических остатков для увязки разрезов по скважинам и разведочным линиям в условиях геолого-разведочных партий (на примере месторождений угля ерунановской свиты). - Вопр. геол. Кузбасса, вып. 2; изв. ТПИ, т. 99, Томск. Изд. Томского гос. ун-та.
- Биология Белого моря. 1962. Редактор чл.-корр. АН СССР, проф. Л.А.Зенкевич - Труды Беломорской биол. станции МГУ, т. I М. изд-во МГУ.
- Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области, т. III. 1962 - Труды СНИИГГиМС, вып. 21.
- Богданов А.А. 1955. Некоторые замечания о краевых прогибах. - Вестник МГУ, № 8, серия физ.-мат., вып. 5.
- Богданов А.А. 1968. Тектоническая история территории СССР и сопредельных стран. - Вестник МГУ, геология, № 1.
- Борсук М.И. 1954. Новые данные по стратиграфии Карагандинского каменноугольного бассейна на основании ископаемой флоры. - Труды лаборатории угля АН СССР. Вып. II, М.-Л.
- Ботвинкина Л.Н. 1952. О принципах выделения и типизации циклов осадконакопления в угленосных толщах. - Изв. АН СССР, серия геол., № 1.
- Ботвинкина Л.Н. 1953. Условия накопления угленосной толщи в Ленинском районе Кузнецкого бассейна. - Труды Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 139, угленая серия, № 4.
- Ботвинкина Л.Н. 1954. Изучение тектур и условий залегания новейших аллювиальных и некоторых других отложений в низовьях реки Дона и на побережье Азовского моря. - Труды Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 151, серия угольная, № 5.
- Ботвинкина Л.Н. 1960. Слоистость как генетический признак осадочных пород. В кн.: Вопросы седиментологии. М., Госгеолтехиздат.
- Ботвинкина Л.Н. 1965. Тектурный анализ и перспективы его развития. - Литология и полезные ископаемые, № 2.
- Бронфман А.М. 1966. Седиментационные процессы на взморье и динамика морского края дельты р.Дон. Автореф. канд.дисс. Ростовский гос. ун-т, Ростов-на-Дону.
- Брунс Е.П. 1940. О литологических исследованиях кольчугинской свиты Кузбасса. - Советская геология, № 4.
- Будников В.И. 1959. Новые данные по геологии Заломненского и Верхнетерсинского районов Кузбасса. - Вопр. геол. Кузбасса, вып. 2; изв. ТПИ, т. 99. Изд. Томского гос. ун-та.
- Будников В.И., Казанский Ю.П., Лежнин А.Н., Ядренкин В.М. 1962. Кузбасские бентониты. - Труды СНИИГГиМС, вып. 25. Новосибирск.
- Войновский-Кригер К. 1936-1939. О значении проблематических окаменелостей и о необходимости их сбора и изучения. - Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва, т. XII.
- Волков П.А. 1963. Гидравлические характеристики ракуши. - Океанология, т. III, вып. 4.
- Волкова А.Н. 1957. Глинистые породы балахонской серии Кузнецкого бассейна. Материалы совещания по исследованию и использованию глин. Львов, изд. Львовского гос. ун-та.
- Волкова А.Н. 1959. Сравнительная литологическая характеристика балахонской серии юга и севера Кузнецкого бассейна. - Вопр. геол. Кузбасса, вып. 2; изв. ТПИ, т.99. Томск. Изд. Томского гос. ун-та.
- Волкова А.Н. 1962. Условия накопления алыкаевской подсвиты Кузнецкого бассейна. Материалы Сибирской тематической комиссии, вып. 2. Новосибирск, изд. СО АН СССР.

- Волкова А.Н. 1963. Условия накопления балахонских свит Кузнецкого бассейна. - Литология и полезные ископаемые, № 3.
- Волкова А.Н. 1964. Фациальная и палеогеографическая характеристика угленосных формаций Сибири. Труды 5-го Всесоюзного литологического совещания, т. II.
- Воробьев В.П. 1938. Мидии Черного моря. - Труды АзЧерНИРО, вып.11. Керчь.
- Воробьев В.П. 1949. Бентос Азовского моря. - Труды АзЧерНИРО, вып.13. Симферополь. Крымиздат.
- Второе угольное геологическое совещание при Лаборатории угля АН СССР. 1955. Тезисы докладов, М.-Л.
- Вялов О.С. 1966. Следы жизнедеятельности организмов и их палеонтологическое значение. Киев, изд-во "Наукова думка".
- Габай Н.Л. 1970. Пермские отложения северной части Джезказганской впадины. Автореф. канд.дисс. М., Изд-во МГУ.
- Геккер Р.Ф. 1933. Положения и инструкция для исследований по палеоэкологии. Л. Изд. Сев.-зап. геологоразведочного треста.
- Геккер Р.Ф. 1935. Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры Главного поля. - Труды Палеозоологического института АН СССР, т. IV.
- Геккер Р.Ф. 1940а. Работы карбоновой палеоэкологической экспедиции 1934-1936 гг. - Труды ПИН 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. ПИН АН СССР.
- Геккер Р.Ф. 1941б. Задачи палеоэкологии в разработке проблемы эволюции органического мира. - Изв. АН СССР, серия биол., № 1.
- Геккер Р.Ф. 1948а. Примеры палеоэкологического изучения осадочных толщ. Литологический сб. I. Изд. ВНИГРИ. Л.
- Геккер Р.Ф. 1948б. Очередные проблемы палеоэкологии. - Бюлл. МОИП, нов.серия, т. LIII, отд. геол., т. XXIII, вып. 1.
- Геккер Р.Ф. 1953. Стратиграфия и фауна верхнего девона Главного девонского поля Русской платформы и его фациальные изменения. В сб.: Девон Русской платформы. Изд. ВНИГРИ. Л.
- Геккер Р.Ф. 1954а. Сопоставление разрезов восточной и западной половин Главного девонского поля и основные черты экологии его фауны и флоры. - Изв. АН СССР, серия геол., № 4.
- Геккер Р.Ф. 1954б. Наставление для исследований по палеоэкологии. Изд. ПИН АН СССР. М.
- Геккер Р.Ф. 1956а. К вопросу о методах биостратиграфии. Геол. сб. № 2-3 Львовского геол. об-ва, Львов.
- Геккер Р.Ф. 1956б. О некоторых вопросах палеоэкологии и организации палеоэкологических исследований (ответ критикам). Геол. сб. № 2-3 Львовского геол. об-ва, Львов.
- Геккер Р.Ф. 1956в. Экологический анализ десятиногих ракообразных Ферганского залива палеогенового моря Средней Азии - Бюлл. МОИП, нов. серия, т. LXI, отд. геол., т. XXXI, вып. 1.
- Геккер Р.Ф. 1957. Введение в палеоэкологию. М., Госнаучтехиздат.
- Геккер Р.Ф. 1968. Геологический аспект в палеонтологии и экологической систематика. Международный. геол. конгресс, XXIII сессия, доклады советских геологов. Проблемы палеонтологии. М., Изд-во "Наука".
- Геккер Р.Ф., Мерклин Р.Л. 1948. Об особенностях захоронения рыб в майкопских глинистых сланцах Северной Осетии. - Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 6.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И. 1957. Наблюдения над органическими остатками. В сб.: Методы изучения осадочных пород. М., Госгеолтехиздат.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н. 1952. Ферганский залив палеогенового моря, история его развития, осадки, фауна и флора и условия их обитания. Экологическая характеристика населения Ферганского залива палеогенового моря. - Бюлл. МОИП, нов. серия, т. LVII, отд. геол., т. XXVII, вып. 4.
- Герасимов Н.П. 1963. О некоторых факторах видообразования и о значении их для стратиграфии. Материалы палеонтологического совещания по палеозою 14-17 мая 1951 г. Изд. ПИН АН СССР.
- Горбунова Э.Н. 1963. Минералы группы монтмориллонита в осадках Тихого океана. - Океанология, т. III, вып. 5.
- Горелова С.Г. 1962. Материалы к картам распределения растительности на территории Кузбасса в верхнем палеозое. Изд-во СО АН СССР. Материалы II совещания Сибирской комиссии, вып. 2, Новосибирск.
- Горский И.И. 1959. О биостратиграфии континентальных отложений. В кн.: "Вопросы биостратиграфии континентальных толщ". Труды III сессии ВПО. М.
- Гримм О.А. 1877. Каспийское море и его фауна. Труды Арало-Каспийской экспедиции (Приложение к трудам С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей), тт. I-II, СПб.

- Гурьянова Е.Ф. 1962. Зоогеографическое районирование моря. Тезисы докладов на конференции по совместному исследованию фауны и флоры. Зоологический ин-т АН СССР, Л.
- Гусев А.К. 1951. Фауна антракозид пермских пестроцветов востока Русской платформы. - Уч. зап. Казанского ун-та, т. III, кн. 10. Сб. студенческих работ, Казань.
- Гусев А.К. 1954. Особенности размещения и характер фауны пелелипод в татарских отложениях верховьев р.Вятки. - Уч. зап. Казанского ун-та, т. 114, кн. 3. Казань.
- Давиташвили Л.Ш. 1958. Краткий курс палеонтологии, М., Госнаучтехиздат литературы по геологии и охране недр.
- Давыдова Т.Н., Гольдштейн Ц.Л. 1947. Выделение генетических типов отложений как основа литогенетических исследований угленосных толщ. - Труды ИГН АН СССР, вып. 90.
- Давыдова Т.Н., Гольдштейн Ц.Л. 1949. Литологические исследования в Буреинском бассейне. М.-Л., Госгеоллиздат.
- Дерюгин К.М. 1913. Фауна Кольского залива и условия ее существования. - Зап. АН СССР, VIII серия, т. XXXIV, № 1.
- Дерюгин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования - в кн. "Исследования морей СССР", № 7-8, Изд. Гос.гидрологич. ин-та.
- Друшиц В.В., Обручева О.П. 1971. Палеонтология, М., Изд-во МГУ.
- Думлер Л.Ф. 1955. Новые данные о стратиграфии и угленосности карбона некоторых месторождений Северо-Восточной части Центрального Казахстана. - Сов. геол., № 46. М.
- Ефремов И.А. 1950. Тафономия и геологическая летопись. Кн. I. - Труды ПИН АН СССР, т. XXIV.
- Жадин В.И. 1950. Изучение донной фауны водоемов. М.-Л., Изд-во АН СССР.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.-Л., Изд-во АН СССР.
- Жемчужников Ю.А. 1947. Цикличность строения угленосных толщ, периодичность осадконакопления и методы их изучения. - Труды ИГН АН СССР, вып. 9, Угольная серия, № 2.
- Жижченко Б.П. 1964. Типы морских фаун. - Сов. геология, № 7.
- Зайцев Ю.А., Габай Н.Л., Голубовский В.А., Потапочкин В.М., Мартынова М.В. 1961. Геологическое строение Джезказганского района. В кн.: Большой Джезказган. Алма-Ата. Изд. АН Каз.ССР.
- Залесский М.Д. 1916. О возрасте угленосной толщи Кузнецкого бассейна. Материалы по общей и прикладной геологии. Вып. 39.
- Залесский М.Д. 1940. О климатических поясах Земного шара в карбоне и перми. Труды XVII сессии Международного геол. конгресса, т.6.
- Заспелова В.С., Монахова Л.П., Бушмина Л.С. 1959. Биостратиграфия угленосной толщи Карагадинского бассейна. - Труды Лаборатории геологии угля АН СССР, вып. IX. М.-Л.
- Заузолков В.Ф. 1967. Об истории развития Кузнецкой впадины. - Изв. ВУЗ, геология и разведка, № 9. М.
- Заузолков В.Ф. 1968. Некоторые особенности строения осадочных толщ и история развития Кузнецкой впадины. Автореф. канд. дисс. М., Изд. МГРИ.
- Звоначев И.Н. 1964. Схема корреляции разрезов верхнепалеозойских отложений Саяно-Алтайской области. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР.
- Зенкевич Л.А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. 2. Изд-во "Советская наука", М.
- Зенкевич Л.А. 1956. Моря СССР, их фауна и флора. Изд-во 2-е, М., Учпедгиз.
- Зенкевич Л.А. 1957. Биологическое исследование морей (бентос). - Труды ИО АН СССР, т. 23.
- Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР. М. Изд-во АН СССР.
- Зенкович В.П. 1936. Дно и грунты Баренцева моря. М.-Л. Пищепромиздат.
- Зенкович В.П. 1958. Берега Черного и Азовского морей. М. Географиздат.
- Зернов С.А. 1913. К вопросу об изучении жизни в Черном море. Записки Академии Наук, т. XXXII, № 1.
- Зернов С.А. 1934. Общая гидробиология. Медгиз.
- Иванова Е.А. 1957. История развития фауны средне- и верхнекаменноугольного моря западной части Московской синеклизы в связи с условиями существования. - Труды ПИН АН СССР, т. LXIX.
- Иванова Е.А., Бельская Т.Н., Чудинова И.И. 1964. Условия обитания морской фауны силура и девона Кузнецкого, Минусинского, Тувинского бассейнов. - Труды ПИН АН СССР, т. 102.
- Иванова Н.В. 1963. О фауне палеозойских угленосных отложений Белозерского месторождения Красноярского края. - Бюлл. МОИП, отд. геол., т.38, вып. 2.
- Иванова Н.В. 1965. Некоторые палеоэкологические наблюдения фауны алыкаевской подсвиты Завьяловского района Кузнецкого бассейна. - Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 40, вып. 1.
- Иванова Н.В. 1966. Условия обитания и захоронения двусторчатых моллюсков и палеогеографическое значение таких наблюдений. - Бюлл. МОИП, отд. геол., т.41, вып. 4.

- Иванова Н.В. 1969. К методике восстановления условий обитания двустворчатых моллюсков (позднепалеозойские угленосные отложения юга Западной Сибири). - Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 44, вып. 4.
- Иванова И.Н.В. 1969. Условия обитания двустворчатых моллюсков из верхнепалеозойских угленосных отложений юга Западной Сибири и сопредельных районов. Автореф. канд.дисс. М., Изд-во МГУ.
- Иванова Н.В. 1972. Сохранность и захоронение раковин двустворчатых моллюсков на мелководье современных водоемов. В кн.: Комплексные исследования океана, вып. 3. Изд-во МГУ.
- Ископаемые и современные двустворчатые и брюхоногие моллюски как показатели среды обитания. 1965. Тезисы докл. на координационном коллоквиуме, М., ПИН АН СССР.
- Ишина Т.А. 1954. Фашии и условия углеобразования нижней половины карагандинской свиты Карагандинского бассейна. Труды Лаборатории угля АН СССР, вып. II. М.-Л.
- Калашников Н.В. 1967. Экология и биологическое районирование каменноугольного моря Сев. Урала. М., Изд-во "Наука".
- Карпевич А.Ф. 1955. Отношение беспозвоночных Азовского моря к изменению солености. - Труды ВНИРО, т. 31.
- Карпевич А.Ф. 1964. Особенности размножения и роста двустворчатых моллюсков солоноватоводных морей СССР. Экология беспозвоночных южных морей СССР. М., Изд-во АН СССР.
- Книпович Н.М. 1932. Гидрогеологические исследования в Азовском море. Труды Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции, вып. 5.
- Книпович Н.М. 1938. Гидрология морей и солоноватых вод. ВНИРО, М.-Л., Пищепромиздат.
- Ковалевский С.А. 1967. Вопросы палеогеографического районирования в свете данных палеонтологии. - Труды X сессии ВПО. М. Изд-во "Недра".
- Коперина В.В. 1960. Фашии сухих равнин в кузнецкой свите Кузбасса. - Докл. АН СССР, т.135, № 4.
- Коперина В.В. 1962. Фашиальный состав пород и условия осадконакопления балахонской серии Кузбасса. Материалы Сибирской тематической комиссии, вып. 2. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР.
- Коробков И.А. 1947. Анализ моллюсков нефтеносной майкопской свиты. - Вестн. Ленингр. ун-та, № 5. Л.
- Коробков И.А. 1950. Введение в изучение ископаемых моллюсков. Изд. Ин-та земной коры. Ленингр. гос. ун-т.
- Королук И.К. 1952. Подольские толтры и условия их образования. - Труды Геол.ком., нов. серия, 179.
- Королук И.К. 1958. Влияние некоторых беспозвоночных на слоистость илов. - Труды Мурманской биологической станции, т. IV.
- Коссовская А.Г., Шутов В.Д., Александрова В.А. 1964. Зависимость минерального состава глин угленосных формаций от условий осадкообразования. - Литология и полезные ископаемые, № 2.
- Крашенинников Г.Ф. 1956. Генетические связи угленосных формаций. - Труды Лаборатории геологии угля АН СССР, вып. V. Материалы второго угольного геологического совещания. М.-Л., Изд-во АН СССР.
- Крашенинников Г.Ф. 1957. Условия накопления угленосных формаций СССР. М., Изд. МГУ.
- Крашенинников Г.Ф. 1959. Некоторые закономерности размещения и состава балахонской серии на юге Западной Сибири. - Вопр. геол. Кузбасса, вып.2. Изв. ТПИ, т.99, Томск, Изд-во Томского гос. ун-та.
- Крашенинников Г.Ф. 1962а. Некоторые вопросы современной методики палеогеографических исследований. - Изв. АН СССР, серия геол., № 6.
- Крашенинников Г.Ф. 1962б. Фашии, генетические типы и формации. - Изв. АН СССР, серия геол., № 8.
- Кузнецов В.В. 1959. О возможности реконструкции физико-географических условий в древних морских водоемах на основании изучения скорости роста и продолжительности жизни беспозвоночных. Вопр. палеобиол. и биостратигр. - Труды II сессии ВПО. М., Госгеолтехиздат.
- Кузнецов В.В., Матвеева Т.А. 1948. Биозоологическая характеристика морских беспозвоночных. - Труды Мурманской биостанции, № 1.
- Лапшина В.А. 1956. К вопросу о фауне двустворчатых моллюсков из алевроитовой толщи острогской свиты Ермаковской площади Кузбасса. - Труды Томского гос. ун-та, т.135. Томск.
- Лапшина В.А. 1958. Фауна пластинчатожаберных моллюсков из верхов острогской свиты юго-восточной части Кузбасса (район д.Камешок на Тами). - Уч. зап. Томского гос. ун-та, № 34.
- Лапшина В.А. 1959. Результаты изучения пластинчатожаберных из острогской свиты Кузбасса. Вопр. геол. Кузбасса, вып. 2. - Изв. ТПИ, т. 99, Томск. Изд. Томского гос. ун-та.

- Лебедев И.В. 1944. О некоторых пластинчатожаберных из кольчугинской свиты Кузбасса. - Изв. АН СССР, сер. биол., № 2.
- Ливеровская Е.В. 1953. Материалы к восстановлению условий осадконакопления в палеогене Ферганы по фауне моллюсков. - Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 66.
- Литвинович Н.В. 1954. Каменноугольные и пермские отложения северо-восточного Казахстана. - Труды Лаборатории геологии угля АН СССР, вып. II
- Литвинович Н.В. 1962. Каменноугольные и пермские отложения западной части Центрального Казахстана. Изд. МГУ.
- Лобанова О.В. 1965. Пермские представители рода *Naiadites* Dawson. - Ежегодник ВПО, т. XVII. Изд-во "Недра".
- Лобанова О.В. 1966. Новые виды двусторчатых моллюсков из пермских отложений Норильского района. - Уч. зап. НИИГА, Палеонтол. и биостратигр. Вып. 16, Л.
- Лобова Н.А., Шербаков Н.И. 1959. Верхи ерунаковской свиты и ее граница с триасом по северо-талинской разведочной линии в Ерунаковском районе Кузбасса. Вопр. геол. Кузбасса, вып. 2. - Изв. ТПИ, т. 99. Томск, изд. Томского гос. ун-та.
- Логвиненко Н.В., Ремизов И.Н. 1963. Современное осадконакопление (осадки пляжа) на северном берегу Азовского моря. В сб.: Дельтавые и мелководно-морские отложения. М., Изд-во АН СССР.
- Люткевич Е.М. 1941. Нахождение пелещипод верхней перми на Западном Таймыре. - Докл. АН СССР, т. 31, № 4.
- Люткевич Е.М. 1951а. Пелещиподы пермских отложений Западного Таймыра. - Труды НИИГА, т.33. Л.
- Люткевич Е.М. 1951б. Стратиграфия верхнепалеозойских отложений Камского Приуралья. - Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 39.
- Люткевич Е.М. 1956. Род *Taimyria*. В кн.: "Новые семейства и роды. Материалы по палеонтологии" Изд. ВСЕГЕИ, нов. серия, вып. 12, Л.
- Люткевич Е.М. 1957. Значение пелещипод для разграничения нижнего и верхнего отделов пермской системы. В кн. "Вопр. палеобиогеогр. и биостратигр." Труды I сессии ВПО. Госгеолтехиздат, М.
- Люткевич Е.М., Лобанова О.В. О раннепермском возрасте алыкаевской фауны Кузнецкого бассейна. В кн.: "Вопросы биостратиграфии континентальных толщ", Труды III сессии ВПО.
- Люткевич Е.М., Лобанова О.В. 1960а. Пелещиподы перми Советского сектора Арктики. - Труды ВНИГРИ, вып. 149.
- Люткевич Е.М., Лобанов О.В. 1960б. Пелещиподы майтубинской свиты. - Труды ВНИГРИ, вып. 154.
- Македонов А.В. 1956. Парагенезис углей, вмещающих пород и конкреций воркутской свиты и методы прогноза угленосности. - Труды Лаборатории геологии угля АН СССР, вып. IV. М.-Л.
- Макридин В.П., Кац Ю.И. 1965. Значение обобщающих палеонтологических исследований для стратиграфии и палеогеографии. - Палеонтол. журн., № 3.
- Максимова С.В. 1949. О некоторых особенностях залегания и сохранности раковин моллюсков. - Труды Института океанологии, т. IV. М.
- Максимова С.В. 1960. Фациально-экологическая характеристика нижнедевонских отложений района Гурьевска. В кн.: "Материалы по геологии и нефтеносности Кузнецкого бассейна". М., Изд-во АН СССР.
- Маркевич В.П. 1960. Некоторые черты тектоники Кузнецкого бассейна. В кн.: "Материалы по геологии и нефтеносности Кузнецкого бассейна". М. Изд-во АН СССР.
- Марковский Б.П. 1966. Методы биофациального анализа. М., Изд-во "Недра".
- Матвеева И.А. 1950. Влияние опреснения на размножение мидий Восточного Мурмана. - Докл. АН СССР, т. 75, № 1.
- Матвеевская А.Л., Иванова Е.Ф. 1960. Геологическое строение южной части Западно-Сибирской низменности в связи с вопросами нефтегазосности. М., Изд-во АН СССР.
- Мерклин Р.Л. 1949. К познанию палеоэкологии моллюсковой фауны верхнетарханских (спирялисовых) глин Керченского полуострова. - Изв. АН СССР, серия геол., № 6.
- Мерклин Р.Л. 1950. Пластинчатожаберные спирялисовых глин, их среда и жизнь. - Труды ПИН АН СССР, т. 28.
- Мерклин Р.Л. 1968. Жизненные формы и их значение для палеоэкологического анализа. Международный геологический конгресс, XXIII сессия, доклады советских геологов. Проблемы палеонтологии. М., Изд-во "Наука".
- Методы изучения осадочных пород. 1957. Т. I - II. Госгеолтехиздат, М.
- Милашкевич К.О. 1916. Моллюски Черного и Азовского морей. Фауна России и сопредельных стран, т. I. Петроград.
- Мирошниченко Б.Е. 1953. Каменноугольные пластинчатожаберные моллюски Карагандинского бассейна, Алма-Ата, Изд. АН Каз.ССР.
- Мирошниченко Б.Е. 1954. Палеонтологическая охарактеризованность надкарагандинской и долинской свит Карагандинского бассейна. - Труды Лаборатории угля АН СССР, вып. II. М.-Л., Изд-во АН СССР.

- Мирошниченко Б.Е. 1959. Значение листоногих ракообразных для биостратиграфии каменноугольных отложений Карагандинского бассейна. В кн.: Вопросы биостратиграфии континентальных толщ. Труды III сессии ВПО, М.
- Монахова Л.П., Александри-Садова Т.А., Бушмина Л.С. 1956. К вопросу о применении палеонтологического метода при изучении угленосных толщ. - Труды Лаборатории геологии угля АН СССР, вып. V, материалы II угольного совещания, М.-Л.
- Мордухай-Болтовский Ф.Д. 1937. Состав и распределение бентоса в Таганрогском заливе. Работы Доно-Кубанской научной рыбохозяйственной станции, вып. 5. Ростов-на-Дону, Азово-Черноморское краевое издательство.
- Мордухай-Болтовский Ф.Д. 1939. О реликтовой фауне низовьев Дона. Труды Ростовского областного биологического общества, вып. III. Ростов-на-Дону, Азово-Черноморское краевое изд-во.
- Мордухай-Болтовский Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.-Л., Изд-во АН СССР.
- Муромцева В.А. (Лапшина). 1960. Двустворчатые моллюски острогской свиты Кузбасса и ее возрастных аналогов на территории Западной Сибири и Казахстана. Автореф. канд. дисс. Л. Изд. Ленингр. гос. ун-та.
- Муромцева В.А. 1962. Некоторые пелелиподы из острогской свиты Кузнецкого бассейна (р-н с.Ермаки). - Геология и разведка, № 10. М.
- Наливкин Д.В. 1953. Условия образования угленосной толщи Кузнецкого бассейна. Вопросы стратиграфии и минералогии, Изд-во АН СССР.
- Невеская Л.А. 1963. Определитель двустворчатых моллюсков морских четвертичных отложений Черноморского бассейна. - Труды ПИН АН СССР, М.
- Невеская Л.А. 1965а. Некоторые особенности развития позднемиоценовых и четвертичных двустворчатых моллюсков в полузамкнутых бассейнах юга СССР. АН СССР, ПИН, тезисы докладов на координационном коллоквиуме, М.
- Невеская Л.А. 1965б. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. - Труды ПИН АН СССР, вып. 105.
- Нейбург М.Ф. 1956. Фитостратиграфические горизонты Кузнецкого бассейна и их аналоги в смежных областях. - Вопр. геол. Кузбасса, вып. 1. М. Углетехиздат.
- Некрасова М.Я. 1970. Зообентос Таганрогского залива после зарегулирования стока реки Дон. Автореф. канд. дисс. Изд. ВНИРО, М.
- Новожилов Н.И. 1956. Ископаемые двустворчатые листоногие ракообразные Кузнецкого бассейна. Вопр. геол. Кузбасса, вып. 1. М., Углетехиздат.
- Осадочные формации Сибири, 1964. Труды 5-го Всесоюзного литологического совещания, т. II. Новосибирск. Изд-во АН СССР. Сиб. Отд.
- Осипова А.И. 1955. Палеоэколого-литологический анализ осадочных толщ как основа детальной стратиграфии. В кн.: Вопросы геологии Азии, т. 2. Изд-во АН СССР.
- Осипова А.И., Бельская Т.Н. 1967. Опыт литолого-палеоэкологического изучения визе-намюрских отложений Московской синеклизы. - Литология и полезные ископаемые, № 5.
- Основы палеонтологии. 1960. Моллюски панцирные, двустворчатые, лопатоногие. М., Изд-во АН СССР.
- Остроумов А.О. 1893. О драгировках лейтенанта А.М.Бухтеева в Азовском море. Зап. имп. Акад. Наук.
- Паленичко З.Г. 1948. Особенности биологии беломорских мидий. - Зоологический журнал, т. 27, № 5.
- Панов Д.Г., Спичак М.К. 1961. Скорость осадконакопления в Азовском море. - Докл. АН СССР, т. 137, № 5.
- Папин Ю.С. 1966. О новом роде *Tailugania* из тайлуганской подсвиты ерунаковской свиты Кузбасса. - Геология и геофизика, № 3. Новосибирск.
- Папин Ю.С. 1968. Фауна пластинчатожаберных моллюсков и биостратиграфия ерунаковской свиты Терсинского района Кузбасса. Автореф. канд. дисс. Тюменский индустриальный институт, Тюмень.
- Папин Ю.С. 1969. Использование пресноводных двустворок в палеогеографических реконструкциях (Терсинский район Кузбасса). - Изв. Высшей школы, № 8, изд. МГРИ, М.
- Перцова Н.М. 1961. Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма Белого моря. - Труды ББС МГУ, т. 1. Биология Белого моря. Изд-во МГУ.
- Плохинский Н.А. 1961. Биометрия. Новосибирск. Изд-во АН СССР. Сиб. Отд.
- Плотников М.А. 1945. Новый вид пластинчатожаберных из отложений Татарского яруса низовий р.Сухоны. - Ежегодник ВПО, т. XII.
- Погоревич В.В. 1956. Опыт биофауналистического изучения воркутинской свиты северо-восточной части Печорского бассейна. - Труды Лаборатории геологии угля АН СССР, вып. V, материалы II угольного совещания, М.-Л.
- Погоревич В.В. 1959. Сохранность раковин пелелипод в воркутинской свите Печорского бассейна и факторы диагенеза. В кн.: Вопросы палеобиологические и биостратиграфические. Труды II сессии ВПО, М., Госгеолтехиздат.

- Прозвешалова Т.Н. 1960. Острогская свита Кузнецкого бассейна и условия ее осадконакопления. В кн.: Материалы по геологии и нефтеносности Кузнецкого бассейна, М., Изд-во АН СССР.
- Пузанов И.И. 1954. О некоторых изменениях морских организмов, попавших в соленые лиманы. - Бюлл. МОИП, отд. биол., т.49 (14).
- Рагозин Л.А. 1931. Пластинчатожаберные из угленосных отложений южной части Кузнецкого бассейна. - Труды научно-исследовательского института Востокуголь, серия Г, вып. 1.
- Рагозин Л.А. 1933. Пластинчатожаберные прокопьевской свиты Кузбасса. Сборник по геологии Сибири. Томск. Изд. Зап.-Сиб. Геол. треста.
- Рагозин Л.А. 1934. Геологическое распространение пелелипод в продуктивной толще Кузбасса. - Материалы по геологии Западно-Сибирского края, № 13.
- Рагозин Л.А. 1935. Пелелиподы балахонской свиты Кузбасса. - Труды Томского гос. ун-та, т. 88.
- Рагозин Л.А. 1936. К вопросу об угленосной толще Кузбасса. - Пробл. сов. геол., № 4.
- Рагозин Л.А. 1937а. Пелелиподы угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Тезисы докладов VIII сессии Международного Геологического конгресса.
- Рагозин Л.А. 1937б. О некоторых пелелиподах из угленосной толщи Тунгусского бассейна. - Труды Томского гос. ун-та, т.93.
- Рагозин Л.А. 1939а. Новые местонахождения пелелипод в Кузнецком бассейне. - Труды Томского гос. ун-та, т. 96.
- Рагозин Л.А. 1939б. Пелелиподы из угленосных отложений Горловского бассейна Западно-Сибирского края. - Труды Томского гос. ун-та, т. 96. Томск, Изд-во "Красное знамя".
- Рагозин Л.А. 1939в. Пелелиподы угленосных отложений Кузбасса. Труды XVI сессии Международ. геол. конгр., т. I.
- Рагозин Л.А. 1939 г. Некоторые пелелиподы Прокопьевского рудника. - Труды Томского гос. ун-та, т. 96.
- Рагозин Л.А. 1940. Значение пелелипод для стратиграфии угленосных отложений Кузбасса. Труды научной конференции по изучению и освоению производительных сил Сибири, т. II.
- Рагозин Л.А. 1953. Ископаемые раковины нового вида пелелипод со следами посторонних организмов. Заметки по фауне и флоре Сибири. Труды Томского гос. ун-та, вып. 17.
- Рагозин Л.А. 1954а. Представители рода *Naiadites Dawson* в угленосных отложениях Кузнецкого бассейна. Вопр. геол. Азии, т. I. Сб., посвящ. 90-летию акад.В.А.Обручева, М., Изд-во АН СССР.
- Рагозин Л.А. 1954б. Пластинчатожаберные моллюски из юрских угленосных отложений Кузбасса. - Труды Томского гос. ун-та, т. 132.
- Рагозин Л.А. 1954в. Новые данные о двустворчатых моллюсках из угленосных отложений Кузбасса. - Труды Томского гос. ун-та, т. 132.
- Рагозин Л.А. 1954 г. Пластинчатожаберные моллюски из угленосных отложений Кузнецкого бассейна. - Бюлл. МОИП, отд. геол., № 2.
- Рагозин Л.А. 1955а. Пластинчатожаберные Кузнецкого бассейна. Атлас руководящих форм Западной Сибири, т. II. М., Гостеолтехиздат.
- Рагозин Л.А. 1955б. Представители рода *Orthonaiadites*, Khalfin в угленосной толще Кузбасса. Заметки по фауне и флоре Сибири. Вып. 13. Томск. Изд. Томск. гос. ун-та.
- Рагозин Л.А. 1956а. О биостратиграфическом значении пелелипод из угленосных отложений Кузбасса. Вопр. геол. Кузбасса, вып. 1. Материалы II совещания по стратиграфии угленосных отложений, М. Углетехиздат.
- Рагозин Л.А. 1956б. О распространении рода *Naiadites Dawson* в угленосных отложениях Ангарского материка. - Труды Томского гос. ун-та, т. 135.
- Рагозин Л.А. 1956в. Основные руководящие комплексы пелелипод из угленосных отложений Сибири. Тезисы докладов на междуведомственном совещании по разработке унифицированных стратиграфических схем Сибири. Секция стратиграфии средне- и верхнепалеозойских отложений. Л.
- Рагозин Л.А. 1958. Двустворчатые моллюски -мрассиеллы в угленосных отложениях Кузбасса. - Acta Palaeontologica sinica, vol. 6, N 1.
- Рагозин Л.А. 1959. Новые пелелиподы рода *Procopievskia* Ragozin из угленосных отложений Кузбасса и Кайнаминского района. - Вестн. МГУ, № 3.
- Рагозин Л.А. 1960а. Нижнебалахонские пелелиподы Минусинского бассейна. Сб. по геологии Красноярского края. М., Гостеолтехиздат.
- Рагозин Л.А. 1960б. Новые виды антраконавт из балахонской свиты Кузбасса. - Труды Томского гос. ун-та, т. 146.
- Рагозин Л.А. 1960в. Находки мрассиелл в промежуточной толще балахонской свиты Кузбасса. Заметки по фауне и флоре Сибири, вып. 21. Изд. Томск. гос. ун-та.
- Рагозин Л.А. 1960 г. О принципе историзма в геологии. Философские вопросы естествознания. Т. III. Изд. МГУ.
- Рагозин Л.А. 1961а. Стратиграфическое значение пелелипод для стратиграфии угленосных отложений Сибири. - Вестн. МГУ, № 6.

- Рагозин Л.А. 1961б. Стратиграфическое значение пелеципод угленосных отложений Сибири. Автореф. докт. дисс. М., Изд. МГУ.
- Рагозин Л.А. 1962а. Двустворчатые моллюски угленосных отложений Сибири. - Докл. АН СССР, т. 142, № 6.
- Рагозин Л.А. 1962б. Значение пелеципод для стратиграфии угленосных отложений Тунгусского бассейна. Материалы по геологии Красноярского края, вып. 3, М., Изд. МГУ.
- Рагозин Л.А. 1964а. Материалы к палеоэкологии пелеципод угленосных отложений Сибири. Вопросы геологии Красноярского края. М., Изд. МГУ.
- Рагозин Л.А. 1964б. Пелециподы нового рода *Kasancoviella* gen. nov. угленосных отложений Кузбасса и Тунгусского бассейна. В кн.: Вопросы геологии Красноярского края, М., Изд. МГУ.
- Радченко Г.П. 1933. Береговые обнажения по р.Томи от устья р.Кукши до Поляковского камня и по р.В.Терси в Кузнецком бассейне. - Труды Всесоюз. геол.-разв. объедин., вып. 347. Л.
- Радченко Г.П. 1935. Северо-восточная окраина Ленинского района Кузнецкого бассейна. - Материалы по геологии Западно-Сибирского края, Вып. 21, Томск. Изд. Томск. гос. ун-та.
- Радченко Г.П. 1955. Новые данные по стратиграфии угленосных отложений Минусинского бассейна. - Сов. геол., № 46.
- Радченко Г.П. 1956. Палеоботанические обоснования дробного стратиграфического расчленения угленосных отложений Кузнецкого бассейна и некоторые данные к определению их возраста. Вopr. геол. Кузбасса, вып. 1, М., Углетехиздат.
- Раузер-Черноусова Д.М. 1928. Геологическое обследование Соленого озера в Круглой бухте близ Севастополя. - Изв. АН СССР, отд. физ.-мат. наук.
- Раузер-Черноусова Д.М. 1929. Об одном ряде мутаций *Cardium edule*. - Изв. ассоц. научн.-исслед. ин-том при физ.-мат. ф-те 1 МГУ, т. II. № 1. М.
- Ренгартен Н.В. 1954. Литология и фаши верхней половины карагандинской свиты. - Труды Лаборатории угля АН СССР, вып. II. М.-Л., Изд-во АН СССР.
- Репман Е.А. 1959. Об изменении морфологии раковины некоторых юрских пелиципод в зависимости от экологических условий. В кн.: Вопросы биостратиграфии континентальных толщ. Труды III сессии ВПО, М., Госгеолтехиздат.
- Розонова Е.Д. 1960. Литология и условия образования отложений мозжухинского и верхо-томского горизонтов визейского яруса Кузнецкого бассейна. В сб.: Материалы по геологии и нефтеносности Кузнецкого бассейна. М., Изд-во АН СССР.
- Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г. 1961. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. - Труды ПИН АН СССР, т.35, М.
- Родионова М.К., Певзнер М.Н. 1968. Задача обоснования нового вида в палеонтологии. Междунар. геол. конгр., XXIII сессия, докл. сов. геол., проблема 13-б. Изд-во "Наука".
- Ронов А.Б. 1964. Общие тенденции в эволюции состава земной коры, океана и атмосферы. - Геохимия, № 8.
- Рухин Л.Б. 1959. Основы общей палеогеографии. Л., Гостоптехиздат.
- Савилов А.И. 1953, 1957. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря. *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*, *Balanus balanoides*. Части 1,2. - Труды Ин-та океанологии АН СССР, вып. 7 и 23.
- Савилов А.И. 1961. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря. - Труды Ин-та океанологии АН СССР, 46.
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Безносова Г.А., Максимова С.В. 1963. Брахиоподы и палеогеография карбона Кузнецкой котловины. - Труды ПИН АН СССР, т. 95.
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Максимова С.В., Безносова Г.А. 1962. Фашиальная зональность брахиопод в каменноугольных морях Кузнецкой котловины. - Палеонтол. журн. № 4.
- Сендерзон Э.М. 1962. Некоторые закономерности верхнепермского угленакопления в Кузнецком бассейне. Материалы Сибирской тематической комиссии, вып. 2. Новосибирск, Изд-во АН СССР. Сиб. Отд.
- Сендерзон Э.М., Козлов Н.В. 1962. Карты угленосности ильинской и ерунаковской свит Кузнецкого бассейна. Материалы Сибирской тематической комиссии, вып. 2. Новосибирск. Изд-во АН СССР. Сиб. Отд.
- Сергеев В.В. 1959. Пресноводные пластинчатожаберные моллюски Самарского каменноугольного месторождения. - Труды Лаборатории геологии угля АН СССР, вып. IX. М.-Л., Изд-во АН СССР.
- Слатвинская Е.А. 1954. Фашии и условия угленакопления ашлярикской свиты Карагандинского бассейна. - Труды Лаборатории угля АН СССР, вып. II. М.-Л.,
- Спасская И.С. 1962. Каменноугольные пластинчатожаберные из угленосной толщи Кокуйского месторождения в Тунгусском бассейне. - Геол. и геофиз., № 8.
- Спасская И.С. 1964. Новые находки алыкаевских пелеципод в Норильском районе. Вopr. геол. Красноярского края. Изд-во МГУ.

- Спасская И.С. 1966. О комплексах двустворчатых моллюсков Изыхского месторождения Минусинского угольного бассейна. В кн.: *Континентальный верхний палеозой Сибири и Центрального Казахстана (Биостратиграфия и палеонтология)*. М.-Л., изд-во "Наука".
- Справочник по экологии морских двустворок. 1966. М. Изд-во "Наука".
- Стадников Г.Л. 1957. Глинистые породы. М., Изд-во АН СССР.
- Старк И.Н. 1956. Влияние измененного стока рек на кормовую базу бентоядных рыб Азовского моря и прогноз будущего его состояния. Изд. АзЧерНИРО. Керчь.
- Старобогатов Я.И. 1965. Моллюски временных водоемов, как обособленный экологический комплекс. Тезисы координационного коллоквиума АН СССР. М., Изд-во ПИН.
- Степанов В.В. 1959. Моллюски речных и лиманно-морских отложений одесских лиманов. В кн.: *Вопросы биостратиграфии континентальных толщ*. - Труды III сессии ВПО, М.
- Степанов Д.Л. 1966. Роль биотических факторов среды в формировании и развитии фаун. В кн.: *Палеонтологические критерии объема и ранга стратиграфических подразделений*. - Труды VIII сессии ВПО. М. Изд-во "Недра".
- Страхов Н.М. 1962. Основы теории литогенеза. М., Изд-во АН СССР.
- Сухов С.В., Марус А.И., Бетехтина О.В. 1967. Стратиграфия верхнепалеозойских угленосных отложений Горловского бассейна. В кн.: *Новые данные по биостратиграфии девона и верхнего палеозоя Сибири*. М. Изд-во "Недра".
- Теодорович Г.И. 1962. Новые данные о минерало-геохимических фациях. Минералогия и фации битуминозных свит ряда областей СССР. М., Изд-во АН СССР.
- Толмачев А.И. 1959. Значение биоценологических условий, как фактора эволюции. В кн.: *Вопросы биостратиграфии континентальных толщ*. - Труды III сессии ВПО, М. Изд-во "Недра".
- Толмачев А.И. 1966. Пределы распространения вида в пространстве и времени. Труды сессии ВПО. М., Изд-во Госгеолтехиздат.
- Турпаева Е.И. 1953. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. - Труды Ин-та океанологии АН СССР, вып. 7.
- Угольные бассейны Великобритании. 1960. Ред. А.Э.Трумэн. М., ИЛ.
- Федотов Д.М. 1932а. Каменноугольные пластинчатожаберные моллюски Донецкого бассейна. - Труды Всес. геол.-разв. объедин. НКТП СССР, вып. 103. М.-Л.
- Федотов Д.М. 1932б. Об изменчивости современных пелеципод в связи с изучением ископаемых форм. - Труды Палеозоологич. ин-та АН СССР, т. II. М.
- Федотов Д.М. 1937а. Пластинчатожаберные моллюски из угленосных отложений Кузнецкого бассейна и их стратиграфическое значение. Тезисы докл. XVII Междунар. геол. конгр.
- Федотов Д.М. 1937б. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна. - Труды ЦНИГРИ, вып. 97. М.
- Федотов Д.М. 1938. Пелециподы из угленосных отложений преимущественно промышленных районов Кузнецкого бассейна. - Изв. АН СССР, серия биол., № 1.
- Федотов Д.М. 1940. О проблеме вида в палеонтологии и зоологии. Палеонтологическое обозрение, вып. 2. Изд-во АН СССР.
- Феофилова А.П. 1953. О месте аллювия в циклах осадконакопления разного порядка и время его образования. - Труды ИГН АН СССР, вып. 131, серия угольная, № 5.
- Фомичев В.Д. 1935. Стратиграфия и тектоника Инского и Плотниковского районов Кузнецкого бассейна. - Труды Всес. геол.-разв. объедин. Вып. 333.
- Фролов В.Т. 1965. Опыт комплексных стратиграфических и палеогеографических исследований (на примере юрских отложений Дагестана). Изд-во МГУ.
- Халфин Л.Л. 1938. К вопросу о возрасте кольчугинской свиты Кузнецкого каменноугольного бассейна. - Пробл. сов. геол., № 4.
- Халфин Л.Л. 1939. Материалы для изучения пелеципод кольчугинской свиты Кузнецкого каменноугольного бассейна. - Изв. Томск. индустр. ин-та им. С.М.Кирова, вып. 1, т. 60.
- Халфин Л.Л. 1950а. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузбасса. - Труды Горно-геол. ин-та АН СССР. Зап.-Сиб. филиал. Новосибирск.
- Халфин Л.Л. 1950б. Пластинчатожаберные моллюски Байдаевского месторождения (Кузбасс). - Изв. ТПИ, т. 65, вып. 2. Томск.
- Халфин Л.Л. 1950в. О фауне красноярских песчаников Кузнецкого бассейна. - Изв. ТПИ, т. 65, вып. 2. Томск.
- Халфин Л.Д. 1954. О биостратиграфической границе между балаховской и кузнецкой свитами Кузбасса. - Труды Томск. гос. ун-та, т. 132.
- Халфин Л.Л. 1956а. *Citipedia* из угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Атлас руководящих форм ископаемых флоры и фауны пермских отложений Кузнецкого бассейна. ВСЕГЕИ, Госгеолтехиздат.
- Халфин Л.Л. 1956б. *Spirorbis* из угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Атлас руководящих форм ископаемых флоры и фауны пермских отложений Кузнецкого бассейна. Там же.

- Халфин Л.Л. 1956в. Пластинчатожаберные моллюски угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Там же.
- Халфин Л.Л. 1956г. Введение в биостратиграфию угленосных отложений Кузбасса. Вопросы геологии Кузбасса, вып. 1. Материалы II совещания по стратиграфии угленосных отложений. М., Углетехиздат.
- Халфин Л.Л. 1959а. Позднепалеозойские пресноводные и солоноватоводные пелециподы Кузнецкого бассейна. В кн.: Вопросы палеобиологии и биостратиграфии. Труды II сессии ВПО. М., Госгеолтехиздат.
- Халфин Л.Л. 1959б. *Cirravus novojilovi* sp. nov. из усятской подбиты Кузнецкого бассейна. Вопросы геологии Кузбасса, вып. 2. - Изв. ТПИ, т.99. Томск.
- Халфин Л.Л. 1959в. К дискуссии о стратиграфии угленосных отложений Кузнецкого бассейна. Там же.
- Халфин Л.Л. 1959г. Об опорных палеонтологических горизонтах и границах на примере стратиграфии Кузбасса. Там же.
- Халфин Л.Л. 1960. Принцип биостратиграфической параллелизации. - Труды СНИИГИМС, серия нефт. и геол., вып. 8. Л., Гостоптехиздат.
- Халфина В.К. 1950. О находках спирорбисов в угленосной толще Кузнецкого бассейна. - Труды Горно-геол. ин-та, вып. 10. Новосибирск.
- Хозацкий Л.И. 1959. Учение о жизненных формах вымерших и современных организмов. В кн.: Вопросы палеобиологии и биостратиграфии. Труды II сессии ВПО, М., Госгеолтехиздат.
- Хрусталева Ю.П. 1966. Позднечетвертичные осадки Азовского моря и условия их накопления. Автореф. канд.дисс. Ростовский гос. ун-т. Ростов-на-Дону.
- Хрусталева Ю.П., Шербаков Ф.А. 1968. О балансе седиментационного материала в Азовском море. - Океанология, т. VIII, вып. 3.
- Чандра С.К. 1965. Литология ерунаковской свиты Терсинского района Кузнецкого каменноугольного бассейна. Автореф. канд. дисс. М., Изд-во МГУ.
- Чернышев Б.И. 1930. О новых антракомах из угленосной толщи Минусинского бассейна. - Изв. Главного геол.-разв. упр., вып.10.
- Чернышев Б.И. 1931. *Carbonicola*, *Anthracomya*, *Naiadites* Донецкого бассейна. - Труды Главн. геол.-разв. упр., вып. 72. М.-Л.
- Чернышев Б.И. 1931-1933. *Cirripedia aus den Donez und Kusnetsk becken*. - Ежегодн. Всероссийск. палеонтол. об-ва т. X.
- Чернышев Б.И. 1937. *Anthracomya* из Тунгусского бассейна. Материалы СНИГРИ, Палеонтология и стратиграфия. Сб. № 3.
- Шаповалова Г.А. 1960. К литологии балахонских свит Кузнецкого бассейна. Материалы по геологии и нефтегазоносности Кузбасса, М. Изд-во АН СССР.
- Шмидт П.Ю. 1925. Организм и среда. Библиографическое издание. Л. Госиздат.
- Шмидт П.Ю. 1941. Организм среди организмов. М.-Л. Изд-во АН СССР.
- Шульга П.Л. 1948. Пресноводные пелециподы каменноугольных отложений Западной части Донбасса. - Труды ИГН АН УССР. Киев.
- Шербаков Ф.А. 1966. Особенности литологии и строения прибрежных отложений северной части Азовского моря. - Литол. и полезн. ископ., № 2.
- Шербаков Ф.А., Павлидис Ю.А. 1964. Характер слоистых пляжевых отложений. - Литол. и полезн. ископ., № 4.
- Эберзин А.Г. 1951. Солоноватоводные кардииды плиоцена СССР. - Труды ПИН АН СССР, т. 31.
- Эйноор О.Л. 1957. Основные черты палеогеографии Сибири в каменноугольном и пермском периодах. Вопросы палеогеографии и биостратиграфии. В сб.: Организмы и среда в геологическом прошлом. М. Изд-во "Наука".
- Эйноор О.Л. 1966. Содержание и связи палеоэкологии и палеобиогеографии. В сб.: Организм и среда в геологическом прошлом. М. изд-во "Наука".
- Эйноор О.Л. 1968. Проблема вида в палеонтологии. Докл. сов. геол. XXIII сессии Междунар. геол. конгр. Проблемы палеонтологии. М. Изд-во "Наука".
- Яворский В.И. 1940. Некоторые данные по геологии западной окраины Кузнецкого бассейна. - Вестн. ЗСГУ, № 2.
- Яворский В.И. 1957. Условия формирования угленосных отложений Кузнецкого бассейна и их тектоника. - Труды ВСЕГЕИ, нов. серия, т.19.
- Яворский В.И., Радченко Г.П. 1934. Геолого-промышленный очерк района Кольчугинского месторождения угля Кузнецкого бассейна. Некоторые результаты геологических исследований в Кузнецком бассейне летом 1932 г. М.-Л. Труды СНИГРИ, вып. 26.
- Яковлев Н.Н. 1922-1924. Явления паразитизма, комменсализма и симбиоза у палеозойских беспозвоночных. - Ежегодник русск. палеонтол. об-ва, т. IV.
- Яковлев Н.Н. 1959. О параллелизме в эволюции организмов и его значение для систематики. В кн.: Вопросы палеобиологии и биостратиграфии. Труды II сессии ВПО, М., Госгеолтехиздат.
- Яковлев Н.Н. 1960. Организм и среда. М.-Л. Изд-во АН СССР.

- Янишевский М.Э. 1927. О некоторых *Pelecypoda* и *Ostracoda* из основания угленосной толщи Кузнецкого бассейна. - Изв. Геол. ком., т. XVI, № 9.
- Янишевский М.Э. 1935. Описание фауны из основания угленосной толщи Кузнецкого бассейна. - Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, т. I. вып. 1.
- Abel O. 1921. Die Methoden der paläobiologischen Forschung. Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. X, H. 2.
- Abel O. 1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Iena.
- Amalitzky V.P. 1892. Über die Anthracosien der Permformation Russlands. - Palaeontographica, Bd. XXXIX.
- Amalitzky V.P. 1895. Comparison of the Permian freshwater Lamellibranchiata from Russia with those from the Karroo system of South Africa. - Quarterly Journ. Soc., v.1.
- Behrens E.W., Watson R.L. 1969. Differential sorting of pelecypod valves in the swash zone. - J.Sediment. Petrol., N 1.
- Beringer C. 1939. Paläobiologie (Bewegung, Umwelt und Gestalt fossiler Tiere). Stuttgart.
- Calver M.A. 1968. Coal-measures Invertebrate faunes. "Coal and coal-bearing strata", edited by D.G. Murchison and T.S. Westoll. Oliver and Boyd. Edinburgh and London.
- Chandra S.K. 1970. Mussel bands in the Damodar Valley Permian. - Science and Cultura, vol. 36, N 9. Calcutta.
- Dacqué E. 1921. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin.
- Eagar R.M.C. 1953. Relative growth in shells of the fossil family Anthracosidae in Upper Carboniferous times. - Proc. Linnean Soc. London, 164, pt. 2.
- Ehrenberg K. 1952. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Ein Leitfaden. Wien.
- Hind W.A. 1894-1896. Monograph of Carbonicola, Anthracomya and Naiadites. - Palaeontogr. Soc., pt 50.
- Hind W.A. 1896-1904. Monograph of the British Carboniferous Lamellibranchiata. - Palaeontogr. Soc. I, pt 51.
- Jenkins T.B.H. The sequence and correlation of the Coal Measures of Pembro Keshire. - Quart. J. Geol. Soc. London, v. 118, N 1.
- Jones T.R. 1901. On some Carboniferous shales from Siberia. - Geol. Mag., new s., 38, v.8, N 10.
- Loppens K. 1923. La variabilité chez Cardium edule. - Ann. de la Soc. Royale Zoolog. de Belgique. T. LIV.
- McAlester A., Rhoads D. 1967. Bivalves as bathymetric indicators. Marine Geology, v. 5, 5/6. Amsterdam.
- Müller A.H. 1962. Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere. Freiburger Forschungshefte, C. 151.
- Newell N.D. 1942. Late Paleozoic Pelecypods: Mytilacea. Public. Univers. Kansas, 10, pt 2.
- Oertli H.I. 1963. Fossile Ostracoden als Milieuindikatoren. Fortschr. Geol. Rheinld u. Westf., B.10. Krefeld.
- Papp A. 1963. Das Verhalten neogener Molluskenfaunen bei verschiedenen Salzgehalten. Fortschr. Geol. Rheinld u. Westf., Bd. 10. Krefeld.
- Pruvost P. 1930. La faune continentale du terrain huillier de la Belgique. Mém. Mus. Hist. Belg., 44.
- Remane A. 1963. Biologische Kriterien zur Unterscheidung von Süß- und Salzwassersedimente. Fortschr. Geol. Rheinld u. Westf., Bd. 10. Krefeld.
- Richter R. 1928. Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. - Senckenbergiana. Bd. 10, H.6.
- Seilacher A. 1954. Die geologische Bedeutung fossiler Lebensspuren. - Zeitschr. d. Deutsch. Geolog. Gesellsch., Bd. 105, N 2.
- Seilacher A. 1963. Lebensspuren und Salinitätsfazies. Fortschr. Geol. Rheinld u. Westf., Bd. 10. Krefeld.
- Stengel E. 1924. Die Entstehung von Schalenreaktionsformen von Unio crassus und Anodonta cygnea im Flussgebiet der Weissen Elster. Jena Zeitschr., 60³.
- Trueman A.E., Weir J. 1946. A monograph of British Carboniferous non-marine Lamellibranchia. - Palaeontogr. Soc., 99. London.
- Välikangas I. 1933. Über die Biologie der Ostsee als Brackwassergebiet. - Verhandl. Internat. Verein. Limnol., 6.

- Walther J 1893-1894. Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Bd. I-III. Jena.
- Wasmund E. 1926. Biocoenose und Thanatocoenose. Biosoziologische Studie über Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften. - Archiv für Hydrobiologie, Bd. XVII. Stuttgart.
- Weigelt J. 1923. Angewandte Geologie und Paläontologie der Flachseegesteine und das Erzlager von Salzgitter. Fortschritte der Geologie und Paläontologie, H.4. Berlin.
- Weir J. 1945. A Review of Recent Work on the Permian nonmarine Lamellibranchia and its Bearing of the Affinities of certain non-marine Genera of the Upper Palaeozoic. - Trans. Soc. Glasgow, 20, pt III.
- Weir J. 1960. Monograph of British Carboniferous non-marine Lamellibranchia. - Palaeontogr. Soc., pt X, London.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Таблица I

Компоненты фауны Азовского моря и восточной части Таганрогского залива

- Фиг. 1. Обитатели плотных грунтов хорошо аэрируемых зон с солёностью выше 9‰:
а - мидии, прикрепившиеся к створкам кардиумов и друг к другу. На раковинах мидий многочисленные баланусы и мшанки, х1,2. Ст.24; б,в - створки мидий, обросшие с обеих сторон баланусами и мшанками, х0,9. Ст.26; г - створки кардиумов (ракуша), х0,9. Ст.15
- Фиг.2. Биоценоз илисто-песчаных грунтов пресных вод (ниже 2‰) у впадения Дона в Таганрогский залив:
а - дрейссены на раковине анодонты, х0,75; б - дрейссены на раковине унии, х0,75; в - щетка дрейссен на камне, Нат. вел.

Таблица II

Фауна полуморского водоема раннепермского времени (P_{1р}). Вмещающая порода - песчаник мелкозернистый, Горловский бассейн, с.Шадрино

- Фиг. 1. *Yavorskiana analoga* f. *grandis* (Bet.). х0,8.
Фиг. 2. *Taimyria* sp. Ядро левой створки, х0,75
- Фиг. 3. Ядра створок энигмоконх (а) и яворскиан (б) на поверхности наслоения песчаника, Нат. вел.
- Фиг. 4. *Yavorskiana magna* (Ben.). х0,75
- Фиг. 5. Внутреннее ядро *Lithophaga* (?), расположенное перпендикулярно поверхности наслоения, Нат. вел.
- Фиг. 6. Ядро *Modiolopsis* (?). Нат. вел.
- Фиг. 7. *Yavorskiana luxmiosa* (Bet.). Нат. вел.
- Фиг. 8. *Yavorskiana* sp. х 0,9
- Фиг. 9. *Aenigmosconcha rotundata* Ben. Ядро правой створки, Нат. вел.
- Фиг. 10. *Aenigmosconcha elongata* Ben. Ядро левой створки, х0,9
- Фиг. 11. Участок ракушечной мостовой из створок энигмоконх, Нат. вел.

Таблица III

Фауна полуморского водоема раннепермского времени (P_{1р}). Фиг. 1 - из рассланцеванных аргиллитов нижней части промежуточной свиты, фиг. 8 - 10 из плитчатых алевролитов средней части промежуточной свиты, Горловский бассейн

- Фиг. 1. Отпечаток крупной гладкостворчатой раковины со следами прикрепления спирирбисов. Нат. вел.
- Фиг.2,3. Расплющенные обломки ядер гладкостворчатых двустворок; на фиг. 3 - след прикрепления спирирбиса. Нат. вел.

- Фиг. 4. Следы прикрепления спирорбисов на обломках тонкоробристой яворскианы.
Нат. вел.
- Фиг. 5. Юная *Yavorskiana analoga* (Ben.). х3
- Фиг. 6. Юная *Aenigmoconcha* (?) Нат. вел.
- Фиг. 7. *Yavorskiana analoga* (Ben) в аргиллите алевритистом. х0,9
- Фиг. 8. Ядро створки *Sanguinolites* (?) sp. Нат. вел.
- Фиг. 9, 10. Ядра тонкоробристых яворскиан, преимущественно
Yavorskiana subcordata (Ben.). х 0,9

Таблица IV

Фауна слабо солоноватого, почти пресного водоема (около 2‰) позднекарбонического времени (С₂), Белоярская свита Белозёрского месторождения, Вмещающая порода - аргиллит

- Фиг. 1. *Amnigeniella longa* (Rag.). Внешнее ядро левой створки. х3.
- Фиг. 2. *Anthraconauta hastata* Rag. Внешнее ядро левой створки. х 3
- Фиг. 3. *Amnigeniella cumsassiana* (Rag.). Внешнее ядро правой створки с участками сохранившейся известковой раковины. х 3
- Фиг. 4. Левая створка раковины амнигениеллы, разбитая трещинами. х3
- Фиг. 5. Левая створка *Anthraconauta conjuctiana* Rag. Известковое вещество сохранилось участками. х2,5
- Фиг. 6. Скопление расплюснутых гранулированных створок мрассиел. Нат. вел.
- Фиг. 7. Раздавленное ядро правой створки *Kinerkaella balakhonskiensis* Rag. с сохранившейся радиальной струйчатостью. х3,5
- Фиг. 8. Ядро *Kinerkaellina imitabilis* Khalf., х 3
- Фиг. 9. Ядро правой створки *Angarodon* (?) sp., х 3

Таблица V

Фауна солоноватоводного водоема (9‰), имевшего отдаленное сообщение с морем. Раннепермское время (Р₁), Нарылжовская свита Белозерского месторождения, Вмещающая порода - аргиллит

- Фиг. 1. Скопление расплюснутых створок миалинелл со следами прирастания спирорбисов на нижнезаднем конце. х3.
- Фиг. 2. *Myalinella spirorbigera* Khalf. со следами прирастания спирорбисов на нижнезаднем конце. х3,5.
- Фиг. 3. *Anthraconauta* sp. Правая створка. х3.
- Фиг. 4. *Augea* sp. Внешнее ядро правой створки. х3.
- Фиг. 5. *Abiella* (?) *beloserskiensis* N. Ivan. х 3, 5.
- Фиг. 6. *Mrassiella magniforma* Rag. Левая створка с частично сохранившимся веществом раковины. х3,3.
- Фиг. 7. *Edmondia* (?) *lebedevskiensis* (Rag.) х 3.
- Фиг. 8, 9. Мелкие кинеркеллы: 8 - деформированная раковина, х4; 9а - отпечаток, 9б - внешнее ядро. х3,3.
- Фиг. 10. Пятнистое скопление раковин мрассиел на поверхности наложения светлого аргиллита. х2,5.
- Фиг. 11. *Cirravus javorskii* Tchern. Левая брюшная пластинка. х16.

Таблица VI

Пятнистый тип захоронения

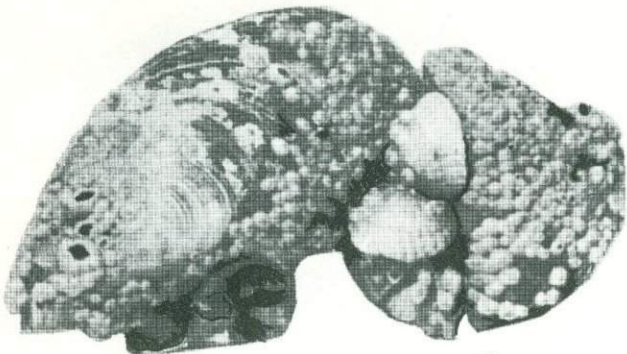
Фиг. 1. Скопление мрассиелл и антраконой. На ядрах сохранились участки известковых створок, х4,5. Белярская свита Белозёрского месторождения.

Фиг. 2. Расплющенные отпечатки крупных антраконой (?) в аргиллитах белярской свиты Белярского месторождения Минусинского бассейна, х1,1.

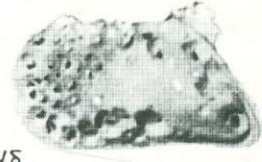
Таблица VII

Захоронение типа ракушечной мостовой

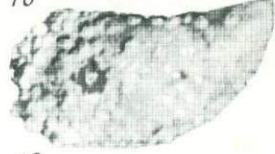
Yavorskiana, *Aenigmosoncha* и *Pseudemondia* в алевролите песчаном, Промежуточная свита Горловского бассейна, х0,9.



1a



1b



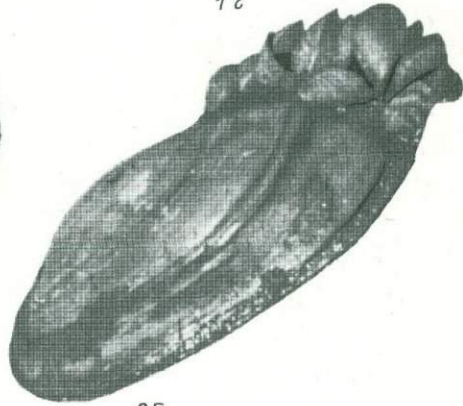
1b



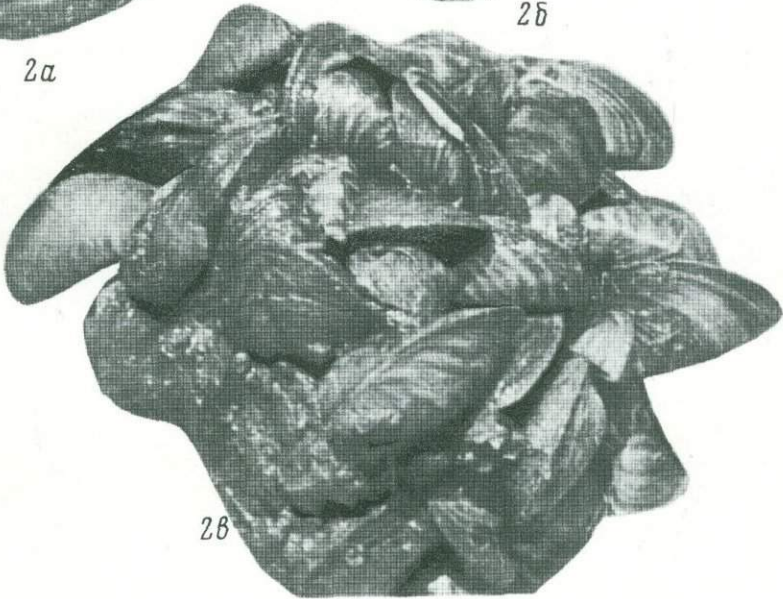
1c



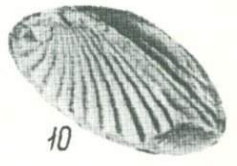
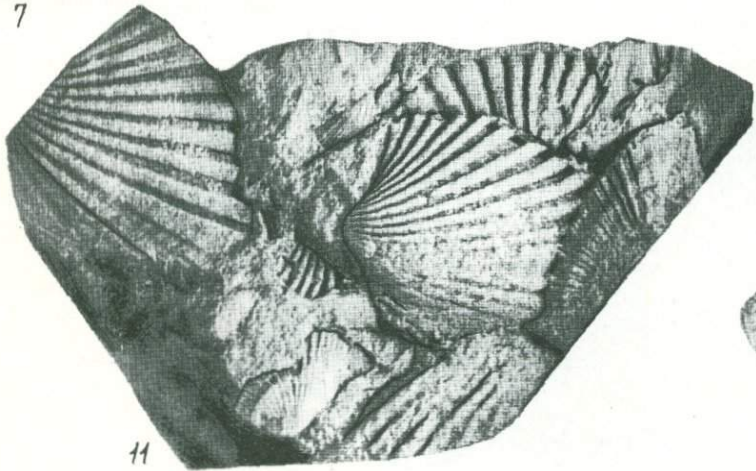
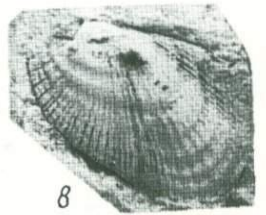
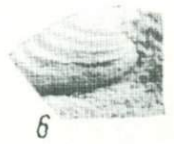
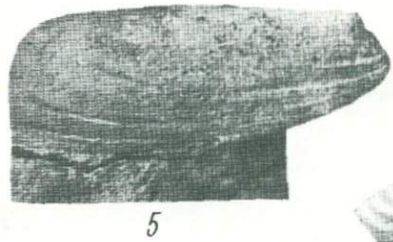
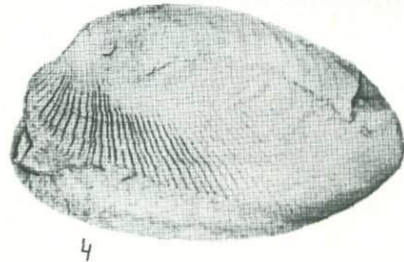
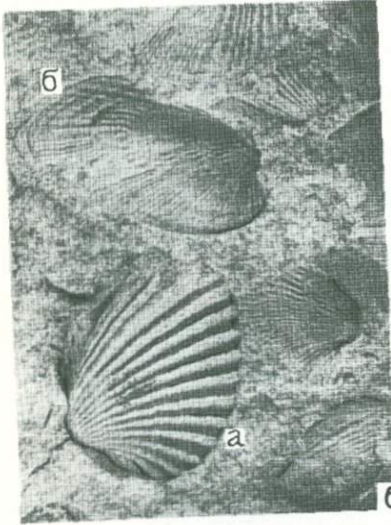
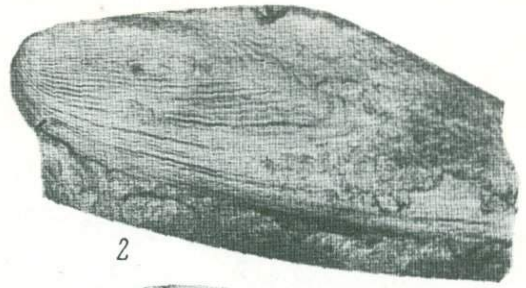
2a



2b



2c





1



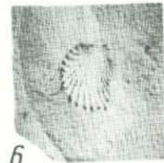
2



3



5



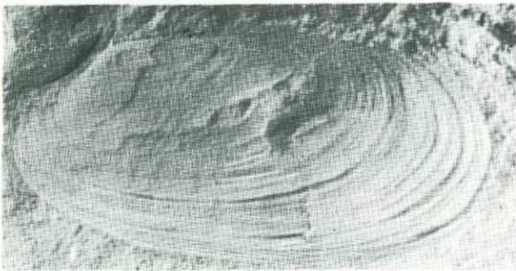
6



4



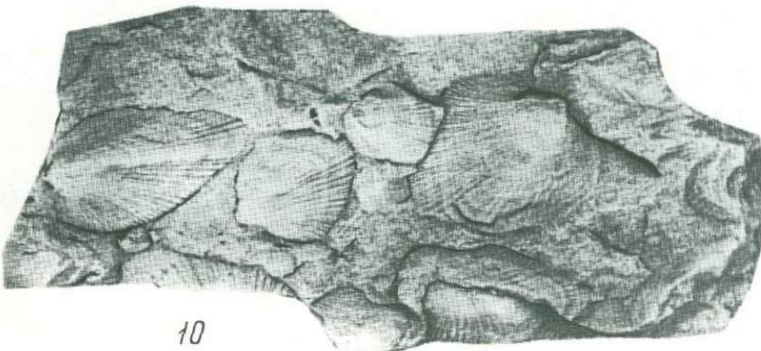
7



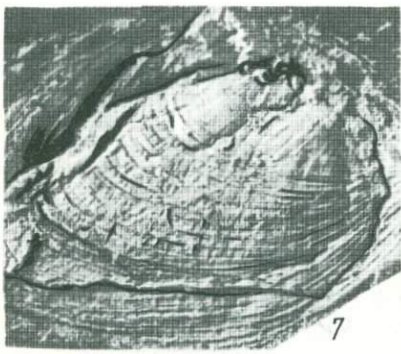
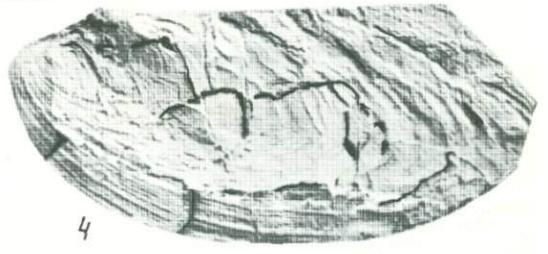
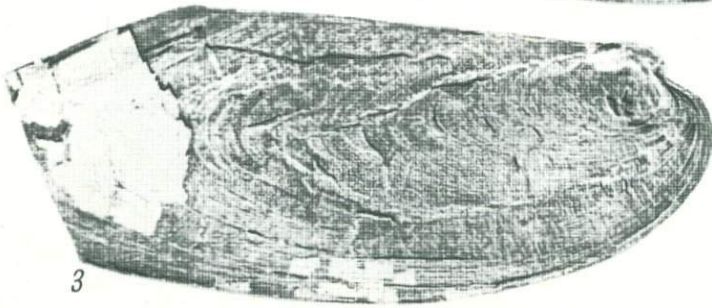
8

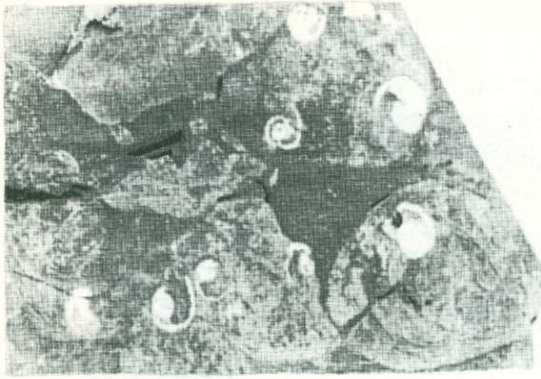


9



10

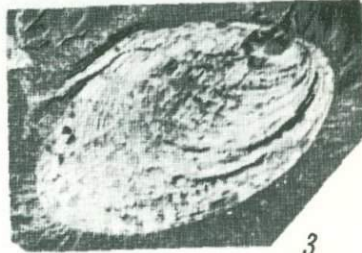




1



2



3



4



5



6



7



9a



8



9b



10



11



1



2



ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|-----|
| ВВЕДЕНИЕ | 5 |
| Глава I. МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ | 8 |
| Глава II. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИИ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ УГЛЕНОСНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ | 15 |
| Глава III. ЛИТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗУЧЕННЫХ РАЗРЕЗОВ | 25 |
| Краткие геологические сведения | 25 |
| Кузнецкий каменноугольный бассейн | 26 |
| Горловский бассейн | 33 |
| Белозерское месторождение | 40 |
| Джезказганская впадина | 43 |
| Карагандинский бассейн | 43 |
| Сходство и различия разрезов | 44 |
| Глава IV. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ И ТАФНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗРЕЗОВ | 46 |
| Состав фауны и ее распределение по разрезам | 46 |
| Кузнецкий бассейн | 47 |
| Горловский бассейн | 55 |
| Белозерское месторождение | 62 |
| Прочие районы | 64 |
| Тафномические особенности | 64 |
| Глава V. НАБЛЮДЕНИЯ НА МЕЛКОВОДЬЕ СОВРЕМЕННЫХ МОРЕЙ | 65 |
| Баренцево море | 65 |
| Белое море | 68 |
| Черное море | 72 |
| Азовское море | 74 |
| Сравнительная характеристика районов наблюдений | 81 |
| Условия обитания; факторы, благоприятные и неблагоприятные для жизни двустворок | 81 |
| Изменчивость раковин мидий в зависимости от условий обитания | 84 |
| Районирование вод по солености; изменения состава фауны; жизненные формы | 89 |
| Характер захоронений и сохранности раковин | 104 |
| Глава VI. УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И ЗАХОРОНЕНИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ; УСЛОВИЯ ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ | 112 |
| Типы захоронений | 112 |
| Сохранность раковин | 112 |
| Экологическая характеристика двустворчатых моллюсков | 120 |
| Форма раковин, жизненные формы, среда и образ жизни | 128 |
| Характеристика водоемов; изменение комплексов фауны во времени; условия осадконакопления. | 130 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 137 |
| ЛИТЕРАТУРА | 141 |
| ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ | 154 |

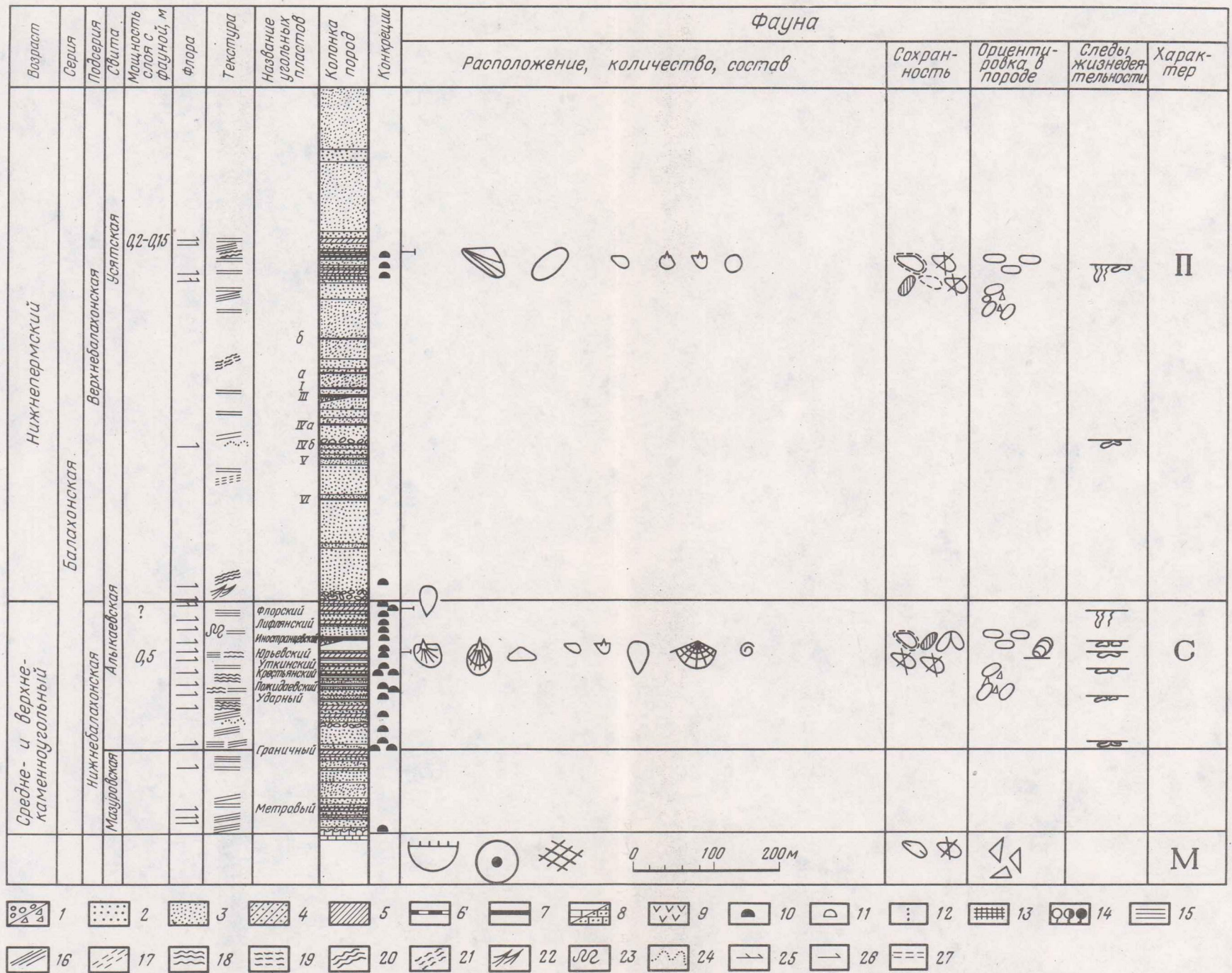


Рис. 15. Распределение фауны в разрезе Завьяловского района и ее главные особенности

Породы: 1 - гравелит, конгломерат, брекчия, 2 - песчаник, 3 - алевролит, 4 - алевролит глинистый, аргиллит алевроитовый и их переслаивание, 5 - аргиллит, 6 - аргиллит углистый, 7 - уголь, 8 - известняк, 9 - диабаз. Конкреции, цемент: 10 - сидеритовые, 11 - кальцитовые, 12 - пиритовые, 13 - известковый цемент, 14 - глинистая составляющая: а - гидрослоды, б - каолинит, в - монтмориллонит. Слоистость и другие текстуры: 15 - горизонтальная, 16 - однонаправленная косая, 17 - однонаправленная косая прерывистая, 18 - горизонтально-волнистая, 19 - горизонтально-волнистая прерывистая, 20 - косо-волнистая, 21 - косо-волнистая прерывистая, 22 - косая перекрестная, 23 - текстуры взмучивания, оползания, 24 - мелкие размывы. Растительные остатки: 25 - хорошей сохранности, 26 - детрит, 27 - семена.

Эти же знаки относятся к рисункам 16, 17, 19, 22.
Условные обозначения фауны см. на рис. 14.

722