



Л. А. Невеская

Этапы развития
бентоса
фанерозойских
морей
Мезозой Кайнозой

Ответственный редактор
член-корреспондент РАН
А Ю. РОЗАНОВ



СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ И ЭТОЛОГО-ТРОФИЧЕСКИЙ СОСТАВ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗЛИЧНЫХ ЗОНАХ ШЕЛЬФА МЕЗОЗОЙСКИХ И КАЙНОЗОЙСКИХ МОРЕЙ

I. 1. ТРИАС (235 ± 10 - 185 ± 5 или 248–213 млн лет)

I.1.1. ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ, КЛИМАТ И ГИДРОЛОГИЯ

Триасовый период был одним из наиболее **геократических** в истории Земли: почти вся поверхность современных континентов была свободна от морей. Все континенты составляли единый суперконтинент Пангею, протягивавшийся от полюса до полюса. Лишь некоторые микроконтиненты могли быть самостоятельными (Иран, Янцзы, Индокитай и др., причем последний скорее всего присоединился к Пангее в позднем триасе). Пангея была окружена эпиконтинентальными морями, открывавшимися в Тихий океан и океан Тетис, фактически представлявший огромный залив палео-Тихого океана (Smith, Briden, 1977; **Палеомагнитология**, 1982, рис. 4, 16 и 17; **Howarth**, 1981; Ziegler et al., 1982; Tozer, 1982; **Tollmann, Kristan-Tollmann**, 1985; Зоненшайн и др., 1987а, рис. 11 и 12; Hocutt, 1987, рис. 1; Ронов и др., 1989, стр. 53) (рис. I.1.1).

Что касается Тетиса, то он, возможно, не был единой и однородной океанической впадиной, а представлял собой обширное **эпиконтинентальное** море с "врезанными" в него глубоководными прогибами, более узкими, чем разделяемые этими прогибами мелководные зоны (Архипов, 1984).

Наличие общих **бентосных** форм в морях Западного Тетиса и западноамериканских морях, считающееся рядом исследователей доказательством существования пролива, разделявшего Лавразию и Гондвану с конца раннего или начала среднего триаса (Худолей, 1976, 1991; Дагис, **Шевырев**, 1981; **Шевырев**, 1990), вероятно, было результатом разноса личинок системой течений и распространения бентоса через шельфы серии островов, существовавших в Тетисе и палео-Тихом океане (Tozer, 1982; **Tollmann, Kristan-Tollmann**, 1985; G. Stanley, 1988) и (см. рис. I.1.7).

Южный полюс в триасовое время был скорее всего вблизи Тасмании, а северный - на северо-востоке **Евразии**, в районе **Кольмо-Омолонского** массива (Зоненшайн и др., 1987б; и др.). Экватор проходил через Центральную Америку или север Южной Америки, север Африки, Аравию и океан Тетис.

К началу триаса установился довольно спокойный тектонический режим и снизилась интенсивность вулканической деятельности; в позднем триасе начала проявляться киммерийская складчатость (Ронов и др., 1989). Но в целом тектонические движения были умеренными, проявляясь главным образом в Циркумпацифическом, Альпийском и Гималайском поясах. С активизацией вулканической деятельности было связано повышение содержания углекислого газа в атмосфере, особенно в среднем триасе (**Будыко** и др., 1985).

Климат в раннем и среднем триасе в **целом** был теплым, климатический градиент низким, температуры выше современных, особенно в приполярных областях, где отсутствовал многолетний ледяной покров (**Синицын**, 1966; Berggren, 1982; Ушаков, Ясаманов, 1984а, б; Chumakov, 1985; Ясаманов, 1985; **Frakes**, 1986; Величко, 1987; Hocutt, 1987). Отмечалась сильно выраженная **аридизация** климата,

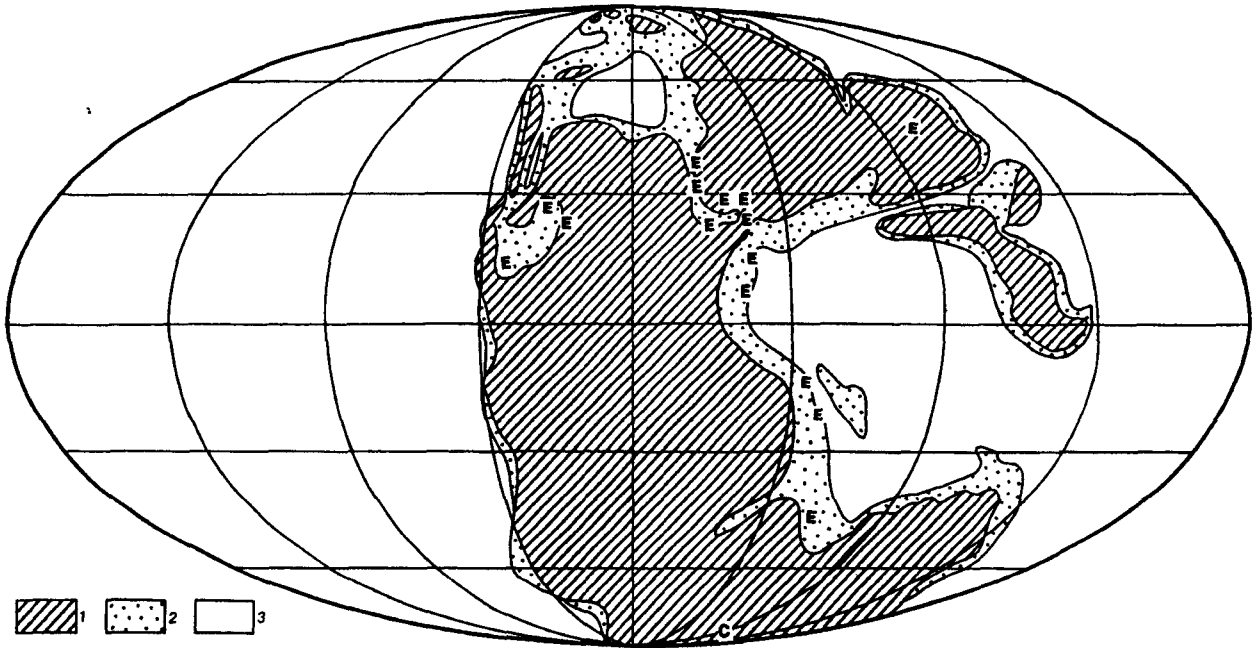


Рис. 1.1.1. Палеогеографическая схема и распространение эвапоритов (E) и углей (C) в начале триаса (индский век) (Ziegler et al., 1982, рис. 1 и Parrish et al., 1982, рис. 9)

1 - суша; 2 - эпиконтинентальные и краевые моря; 3 - глубоководные области

Рис. I.1.2. Климатическая зональность в первой половине триасового периода (Chumakov, 1985, рис. 7)

1 - угли; 2 - соли, гипсы и ангидриты; 3 - бокситы и латериты; 4 - теплоумеренная растительность; 5 - теплолюбивая растительность; 6 - теплолюбивые тетраподы; 7 - рифы; 8 - умеренная зона; 9 - экстратропическая теплая зона ("субтропическая" и "тропическая"); 10 - аридная зона; 11 - экваториальная и субэкваториальная гумидные зоны

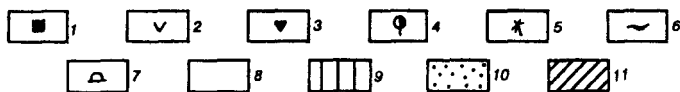


Рис. I.1.3. Климатическая зональность во второй половине триасового периода (Chumakov, 1985, рис. 8)

Условные обозначения см. нарис. I.1.2



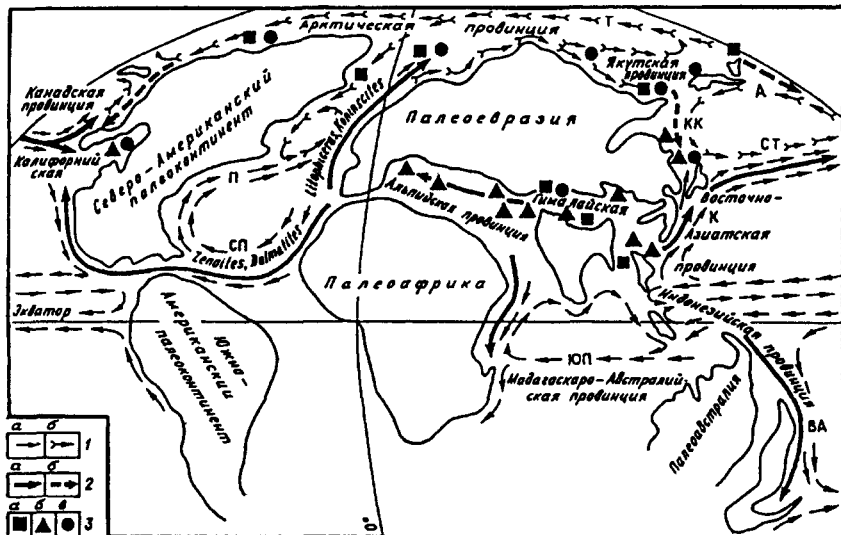


Рис. I.1.4. Система течений и биогеографические провинции (по головоногим моллюскам) морей раннего триаса (Худолее, 1991)

I - течения (а - теплые, б - холодные), Я - Палеогольфстрим, СП - Северное Пассатное, Т - Трансарктическое, А - Аляскинское, КК - Курило-Камчатское, СТ - Северо Тихоокеанское, К - Куроисио, ЮП - Южное Пассатное, ВА - Восточно-Австралийское, 2 - предполагаемые пути расселения аммоноидей (а - тетических, б - бореальных), 3 - места находок аммоноидей (а - *Otoceras*, б - тетических *Tirolites*, в - бореальных *Olenikites*)

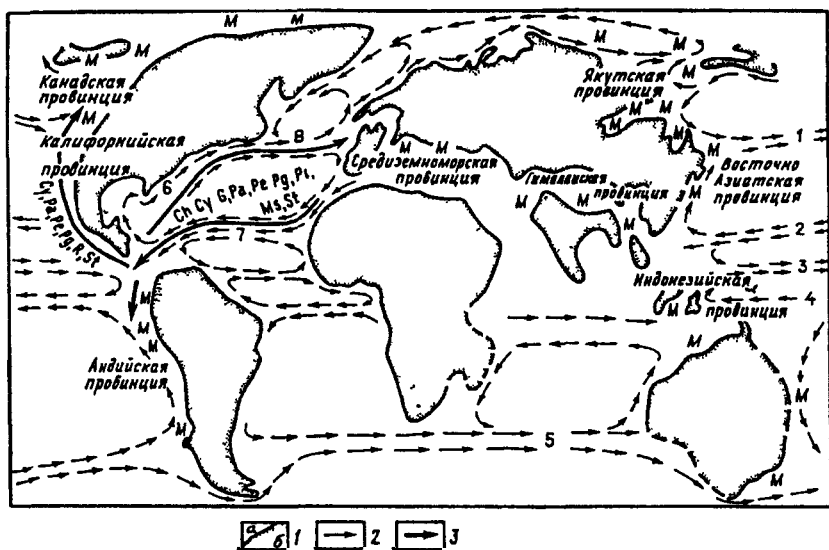


Рис. I.1.5. Система течений и биогеографические провинции (по головоногим моллюскам) морей позднего триаса (норий) (Худолее, 1990, рис 1)

1 - береговая линия (а - море, б - суша), 2 - морские течения (1 - Северо Тихоокеанское, или Японское, 2 - Северное Пассатное, 3 - Межпассатное противотечение, 4 - Южное Пассатное, 5 - Западных Ветров, 6 - Гольфстрим, 7 - Северное Пассатное, 8 - Северо-Атлантическое), 3 - предполагаемые пути миграции аммоноидей, находки родов аммоноидей *Ch* - *Choristoceras*, *Sy* - *Cyclocelites*, *G* - *Gnomohalorites*, *Ms* - *Metasiberites*, *Pa* - *Paracladiscites*, *Pe* - *Peripleurites*, *Pg* - *Paraguembelites*, *Pt* - *Pinacoceras*, *R* - *Rhabdoceras*, *St* - *Stenarcestes*, *M* - двустворок *Monotus*

вызванная понижение уровня кислорода в атмосфере, что особенно проявлялось в начале периода (Будыко, 1984; Будыко и др., 1985). Аридный климатический пояс простирался от экватора до 50–60° северной и южной широт; очень широко были распространены **эвапориты** (Paris, Curtis, 1982; Parrish et al., 1982; Frakes, 1986; Ронов и др., 1989; Жарков, 1989) (см. рис. I.1.1).

К концу триаса **аридизация** уменьшилась, и, возможно, отмечалось некоторое похолодание (Wilde, Berry, 1984; Будыко и др., 1985; Seffinga, 1988; Ясаманов, 1989), тогда как по другим данным похолодание было в ладинском веке, в карнии температура вновь повысилась, в нории отмечался климатический оптимум, а на границе триаса и юры никаких значительных изменений климата не было (Fabricius et al., 1970; Худолей и др., 1980; Hallam, 1981a; Ager, 1981; Гольберт, 1983). Содержание кислорода к концу периода стало повышаться (Будыко и др., 1985).

Что касается распространения эвапоритов, то в позднем триасе в центре Пангеи возник обширный центр соленакопления, занявший северо-западную, западную и восточную части Африки, значительные области Западной Европы и Северной Атлантики, шельфовую зону Северной Америки и часть Южной Америки. Эти **солеродные эпиконтинентальные** и окраинные континентальные моря имели связь с океаном Тетис через серию проливов (Жарков, 1989).

Климатическая зональность в триасе была явственной, но не резкой (Синицын, 1966; Ясаманов, 1976; Ушаков, Ясаманов, 1984а, б; Ясаманов, 1985; Chumakov, 1985), (рис. I.1.2, I.1.3).

В высоких широтах были расположены зоны умеренного и тепло-умеренного климата, по Н.М. Чумакову (Chumakov, 1985, рис. 6 и 7), или умеренного и субтропического, по С.А. Ушакову и Н.А. Ясаманову (1984а, рис. 49), в средних широтах — аридного тропического климата, а в низких широтах — аридного и гумидного тропического и экваториального гумидного **климата, причем гумидные** зоны в позднем триасе расширились.

В области экваториального и тропического климата находилась значительная часть Северо-Американского и Евразийского континентов, Центральная Америка, почти вся Африка, почти вся Южная Америка, Аравийский п-ов, Иран, Индокитай и прилегающие моря, в которых формировались рифовые постройки и господствовало карбонатакопление. К умеренной, тепло-умеренной (и субтропической, по Ушакову и Ясаманову) зонам относились **большая** часть Канады и Сибири, Аляска, северная часть Китая, юг Южной Америки и Африки, большая часть Австралии и Антарктиды.

В начале триасового времени после обширной глобальной позднепермской регрессии морские бассейны расширились и **ингрессировали** на платформы (Ронов и др., 1989). Трансгрессия достигла максимума в **ладинский** век (Ager, 1981; Hallam, 1984а). Тем не менее уровень Океана в течение всего триаса продолжал оставаться относительно низким и превышал 50-метровую отметку только в карнии - начале нории, а затем вновь начал снижаться и к концу нории был близок к современному (Hallam, 1984а; Naq et al., 1987).

Соленость **раннетриасового** бассейна после пермского ее понижения восстановилась, но, возможно, содержание сульфатов и отношение Mg и Ca были повышенными (последнее - за счет понижения содержания кальция), что способствовало развитию организмов с **арагонитовым** скелетом (Railsback et al., 1987).

Система течений в триасовых морях восстановлена К.М. Худолеем (1990, 1991) (рис. I.1.4и I.1.5).

Шельфовые моря геосинклинальных бассейнов Копетдагско-Памирского пояса и Юго-Восточной Азии в целом сохраняли свой **характер**, лишь расширились площади с карбонатным осадконакоплением. В Южной Америке на северо-западе и на западном побережье (в районе Чили) отмечались небольшие трансгрессии, в течение которых накапливались карбонатные и терригенные осадки. На севере Африканской платформы море расширилось по сравнению с **раннетриасовым** временем, в открытой его части отлагались карбонаты (в том числе доломиты), а западнее - глины и **эвапориты**. На Австралийском континентальном блоке наблюдалась некоторая регрессия морских бассейнов. Несколько сократился и **орогенный** бассейн на западе Антарктиды.

В поздне триасовое время наблюдалось несколько трансгрессивных эпизодов, за которыми следовали регрессии. В течение всего позднего триаса происходило мощное эвапоритонакопление: крупные **солеродные** бассейны возникли вдоль восточных окраин Северной Америки и на севере Африки. Продолжалось формирование эвапоритов и в Польско-Германском бассейне.

На севере и на западе Северо-Американской платформы распространение **эпиконтинентальных** морей было таким же, что и раньше; в северных морях отлагались терригенные осадки, а на западе (в том числе и на северо-западе) — **терригенно-карбонатные**, карбонатные и терригенные. Западные платформенные бассейны переходили в **шельфовые** окраинные моря палео-Тихого океана, которые имели тот же тип осадконакопления, что и соседние платформенные моря. Шельф Средиземноморского залива Тетиса в целом сохранял свою площадь (занимая юг Восточно-Европейской платформы, север Африканской, Аравийскую платформу, северо-запад и север **Индостанской** платформы и северную окраину Австралийской платформы) и характер осадконакопления, хотя на западе морские бассейны несколько расширились, на севере и юге сократились. Моря северной части Восточно-Европейской платформы прекратили свое существование. Моря **Крымо-Кавказской** области, соединявшиеся на востоке с Копетдагским морем, были мелководными **шельфовыми** и здесь формировались терригенные и карбонатные толщи. С севера от них существовали **внутриконтинентальные** бассейны Предкавказья и Мангышлака тоже с **терригенным** типом осадконакопления. На Сибирской платформе моря остались лишь на востоке и северо-востоке, в них господствовало образование **терригенных** осадков, и они соединялись в единый обширный платформенный бассейн с морями северной окраины Северо-Американского континента. На шельфах Баренцова моря и морей Северо-Востока России, Монголо-Охотского бассейна, Дальнего Востока России и Японии также господствовало терригенное осадконакопление.

В **шельфовых** морях Юго-Восточной Азии формировались карбонатные, **терригенно-карбонатные** и терригенные отложения.

Узкие шельфовые моря, в которых отлагались карбонатные, **терригенно-карбонатные** и терригенные осадки, протягивались вдоль западного побережья Южной Америки, а на платформе моря занимали очень небольшую площадь.

На Австралийской платформе море было лишь на ограниченной площади на севере, и на его шельфе формировались карбонатные, **терригенно-карбонатные** и терригенные отложения. Продолжал существовать орогенный бассейн с терригенным осадконакоплением на западе Антарктиды.

1.1.3. СОСТАВ ФАУНЫ И ФЛОРЫ ШЕЛЬФОВ

Позднепермское вымирание, как уже указывалось в предыдущей монографии (Невесская, 1998), было очень значительным, особенно на уровне видов, родов и семейств, но на уровне высоких таксонов оно не было столь резким (Добрускина, 1976а; Раур, 1979; Красилова, 1979; Sepkoski, 1986; Clark et al., 1986 и др.) (см. табл. III.6.1 - Невесская, 1998).

Таблица 1.1.1. Распространение таксонов высокого уровня морских беспозвоночных в триасе

Таксоны	P	T ₁	T ₂	T ₃	J ₁
Тип Protozoa					
Класс Sarcodina					
Подкласс Foraminifera					
Отряд Allogromina					
Отряд Textularina					
Отряд Fusulinina		?			
Отряд Milohina					
Отряд Rotalina					
Подкласс Radiolaria					
Класс Infusoria					
Подкласс Ciliata					
Отряд Spirotrichia					
Тип Porifera					
Класс Ponfera					
Отряд Hexactinellida					
Отряд Demospongia					
Отряд Calcarea					
Отряд Sclerospongia					
Отряд Chaetetida		?	---	---	---
Класс Sphinctozoa					
Класс Stromatoporoidea					
Тип Coelenterata					
Класс Hydrozoa					
Подкласс Hydroidea					
Отряд Spongiomorpha					
Отряд Hydroida					
Отряд Sphaeractinida					---
Подкласс Siphonophora	---	---	---	---	---
Класс Scyphozoa					
?Класс Conularida					
Класс Anthozoa					
Подкласс Alcionaria					
Подкласс Hexacoralla					
Отряд Scleractinia		1			
Отряд Actinaria					
Тип Mollusca					
Класс Monoplacophora					
Класс Polyplacophora					
Класс Solenogastres					
Класс Gastropoda					
Подкласс Prosobranchia					
Отряд Archaeogastropoda					
Подотряд Bellerophonina					
Подотряд Maclurtina					
Подотряд Pleurotomarina					
Подотряд Patellina	9	9			
Подотряд Trochina					
Подотряд Neritopsina					
?Подотряд Murchisonina					
Отряд Caenogastropoda					

Таблица 1.1.1. (продолжение)

Таксоны	P	T ₁	T ₂	T ₃	J ₁
Подкласс Opisthobranchia					
Класс Bivalvia					
Отряд Ctenodontida					
Отряд Solemyida					
Отряд Actinodontida					
Отряд Cyrtodontida					
Отряд Pectinida					
Отряд Pholadomyida					
Отряд Astartida					
Отряд Carditida					
Отряд Hippuritida					
Отряд Venerida					
Отряд Conocardiida					
(Rostroconchia)					
Класс Scaphopoda					
Класс Hyolitha					
Класс Cephalopoda					
Отряд Orthocerida					----
Отряд Nautilida					
Отряд Agoniatida					
Отряд Ceratitida					
Отряд Phylloceratida					
Отряд Belemnitida					
Отряд Phragmoteuthida					
Vermes					
Тип Nemathelminthes					
Класс Priapulida	----	----	----	----	----
Тип Annelida					
Тип Brachiopoda					
Класс Inarticulata					
Отряд Lingulida					
Отряд Craniida					
Отряд Acrotretida					
Класс Articulata					
Отряд Strophomenida		?			
Отряд Rhynchonellida					
Отряд Spiriferida					
Отряд Athyridida					
Отряд Terebratulida					
Тип Bryozoa					
Отряд Cyclostomida					
Отряд Trepostomida					
Отряд Stenostomida					
Тип Arthropoda					
Класс Onychophora					
Класс Crustacea					
Подкласс Gnathostraca					
Отряд Phyllopoda					
Подкласс Maxillopoda					

Таблица 1.1.1. (окончание)

Таксоны	P	T ₁	T ₂	T ₃	J ₁
Отряд Copepoda					----
Отряд Cirripedia					
Подкласс Cephalocarida		----	----	----	----
Подкласс Malacostraca					
Отряд Archaeostraca					
Отряд Anaspidacea					
Отряд Mysidacea					
Отряд Isopoda					
Отряд Decapoda					
Подкласс Ostracoda					
Отряд Myodocopida					
Отряд Podocopida					
Отряд Podocopa					
Класс Merostomata					
Отряд Limulida					
Тип Echinodermata					
Подтип Crinozoa (Pelmatozoa)					
Класс Crinoidea					
Отряд Inadunata					
Отряд Articulata					
Подтип Asterozoa					
Класс Stellerioidea					
Подкласс Asteroidea					
Подкласс Ophiuroidea					
Подтип Echinozoa					
Класс Echinoidea					
Отряд Cidaroida					
Отряд Diadematoida	-- ? --	-- ? --	-- ? --		
Отряд Pedinoidea					
Отряд Plesiocidaroida					
Отряд Salenioidea				?	
Отряд Hemicidaroida					
Класс Holothurioidea					
Тип Hemichordata					
Подтип Stomochordata					
Отряд Rhabdopleurida (Pterobranchia)					
Тип Chaetognatha					
?Класс Conodontophorida					
Тип Chordata					
Подтип Urochordata					
Подтип Cephalochordata					

С раннего триаса отмечено появление отрядов **Spongiomorpha** и **Sphaeractinida** среди гидроидных полипов, подкласса **Alcionaria** среди кораллов, отрядов: **Venerida** среди двустворчатых моллюсков, **Copepoda** и **Isopoda** среди ракообразных, **Articulata** среди криноидеи.

Тем не менее в начале периода бентос был очень обеднен: господствовали двустворчатые моллюски (**Claraia**, **Kolymia**, **Streblopteria** и др.), немногочисленными были **фораминиферы**, **брахиоподы**, **гастроподы**, мшанки, губки (сфинктозои), иглокожие, ракообразные, а представители многих других групп, как вновь возникших, так и перешедших из пермских морей (табл. I.1.1), были редкими. Были развиты поселения известковых водорослей, реже - **цианобактерий**.

К nekтону и nekтобентосу принадлежали головоногие моллюски, среди которых особенно широко были распространены **цератитиды**, а также **конодонтофориды** и рыбы. Планктон, в том числе и обладавший скелетом фитопланктон, был в целом мало разнообразен.

Для раннетриасовой морской фауны характерны были космополитизм и наличие многих реликтовых пермских родов и видов (Развитие и смена..., 1965; Фишер, 1968; Степанов, 1972; Kummel, 1973; А.С. Дагис, 1974, 1976; А.А. Дагис, 1974; Добрускина, 1976а; Буко, 1979; Красилова, 1979; Ю. Захаров, 1984; Шиманский, 1987; G. Stanley, 1988; Котляр, Ростовцев, 1989; Астафьева, Астафьева-Урбайгис, 1992; В. Захаров и др., 1994), переживших позднепермский кризис в пределах ограниченных ареалов или азийей.

Со второй половины раннего триаса (оленекский век) состав фауны становится все более разнообразным, особенно это относится к моллюскам. В среднетриасовое время появились кораллы - склерактинии, отряд **Phylloceratida** среди головоногих моллюсков, а также многие новые роды среди моллюсков, мшанок, брахиопод, фораминифер и других групп. Часть этих новых элементов фауны произошла от реликтов пермской фауны, сохранившихся в азиях — мелководных полуморских водоемах, существовавших в конце перми - начале триаса, а часть - от **космополитных раннетриасовых** форм (Fischer, 1964; Фишер, 1968; Степанов, 1972; Kozur, 1980; G. Stanley, 1988). В позднем триасе возникло несколько отрядов морских ежей (**Pedinoida**, **Plesiocidaroida**, **Hemicidaroida**).

В среднем и позднем триасе среди бентоса господствовали двустворчатые моллюски, гастроподы, брахиоподы, многочисленными были фораминиферы, мшанки, ракообразные, иглокожие, бесскелетные черви (Fischer, 1964; Schopf, 1974; Дагис, 1974, 1976; Добрускина, 1976а; Schram, 1977; Буко, 1979; Шиманский, 1989).

Планктон был малоразнообразен и малочислен. Фитопланктон был представлен акритархами и динофлагеллатами, а зоопланктон - радиоляриями, тинтиннидами и очень редкими планктонными фораминиферами (Downie, 1967; Tappan, 1968; Tappan, Loeblich, 1973; Knoll, 1989).

В течение триаса вымерли немногие таксоны высокого ранга: лишь конулярииды, хиолиты и отряд агониатид из головоногих. Более значительным было вымирание на границе триаса и юры, когда исчезли классы **Conodontophorida** и **Conulariida** и ряд отрядов: **Conocardiida** среди двустворчатых моллюсков, **Ceratitida** среди головоногих, **Athyridida** среди брахиопод, **Stenostomida** среди мшанок, **Inadunata** среди криноидеи, подотряд **Murchisoniina** среди гастропод (см. табл. I.1.1). Однако это вымирание, относящееся к числу массовых (Добрускина, 1976б; Boucot, 1983; Hallam, 1984а; Sepkoski, 1986а, b; Benton, 1986, 1990; Аристов, 1994), затронуло в основном таксоны ниже отрядного уровня (Невесская, 1994, 1995а). На семейственном и родовом уровне значительному вымиранию подверглись двустворчатые и головоногие моллюски, брахиоподы, а также основные триасовые рифостроители - губки, гидроидные, кораллы, строматопоридеи (Hallam, 1981а; G. Stanley, 1988; House, 1989; В. Захаров и др., 1994, 1995). Другие же

группы не только не испытывали вымирания, но и увеличили свое разнообразие, к таким группам относятся криноидеи, **фораминиферы** и другие, а среди головоногих вымирание компенсировалось появлением новых таксонов (Шиманский, Журавлева, 1961; Руженцев, 1962; Добрускина, 1976; Густомесов, 1978; Ager, 1981).

Общие причины вымирания морской **биоты** на границе юрского и триасового времени не установлены. Одни авторы связывают его с регрессией конца триаса (Michalik et al., 1991 и др.), другие - с климатическими изменениями (Seffinga, 1988; Simms, Ruffell, 1989), в частности, с похолоданием (?), которое вызвало подъем глубинных вод и их перемешивание с водами шельфов (Wilde, Berry, 1984, 1986, 1990). **Возможно**, разные группы реагировали на различные факторы: головоногие, жившие в **дизаэробных** условиях - на обогащение **шельфовых** вод кислородом (Wilde, Berry, 1990), **брахиоподы** и двусторчатые моллюски — на нарушение мелководных обитаний вследствие регрессии конца триаса и последовавшей за ней трансгрессии начала юрского периода (Hallam, 1981a, 1989; Michalik et al., 1991). Есть и предположения о внеземных причинах вымирания, в частности, из-за усиления космического излучения (Kozur, 1980) или уменьшения солнечной радиации (Mc Roberts, Newton, 1995).

1.1.4. БИОГЕОГРАФИЯ

Триасовые моря, как и предыдущие палеозойские, относились к трем основным зоогеографическим областям — Боральной, Тропической и Нотальной, хотя первые две явно наметились только с оленекского века раннего триаса, а последняя - с ладинского века среднего триаса.

Тропическая область была расположена в экваториальной и тропической зонах, а Боральная и Нотальная - в субтропической умеренной и теплоумеренной зонах (Chumakov, 1985, фиг. 7 и 6; Ушаков, Ясаманов, 1984а, рис. 49).

В начале раннего триаса бентосная фауна отличалась небольшим разнообразием, очень слабой географической дифференциацией и высокой степенью космополитизма. Различия Тропической и Боральной областей были крайне незначительны и проявлялись лишь на видовом, реже родовом уровне (Kummel, 1973; Gordon, 1975; А.С. Дагис, 1976; Дагис, **Шевырев**, 1981; Tozer, 1981, 1982; Дагис, Дагис, 1989). В оленекском веке эти две области наметились более явно. К Тропической принадлежали моря океана Тетис и низких широт палео-Тихого океана (моря Альпийско-Гималайской зоны, Индонезии, Южного Китая, Японии, Приморья, западных штатов **США**). Нотальная область не выделялась, так что моря Австралии, Новой Каледонии и Новой Зеландии относились тоже к Тропической области. Среди головоногих моллюсков (?нектобентос) характерным для этой области был род *Owenites*; распространены были представители семейств *Dinaritidae*, *Columbitidae*, *Tirolitidae*, ***Aspenitidae*** (А.С. Дагис, 1976; Дагис, Шевырев, 1981) и родов *Latisageceras*, *Lingyunites*, *Paraspidites*, *Clupites*, *Pseudoceltites* и др. (Шевырев, 1990). Из конодонтов эндемичными родами были ***Parachirognathus***, *Pachycladina*, *Platyvillosus* и др. (Дагис, Дагис, 1989).

Биогермные постройки (биогермы, **биогермные** и рифовые массивы) в ранне-триасовых морях практически отсутствовали. Они известны на территории Восточного Предкавказья; каркасостроителями оленекских биогермов были **синезеленые** водоросли, рифолюбами - иглокожие, брахиоподы и некоторые другие группы (Назаревич, 1988).

Хотя Нотальная область в раннем триасе, как уже было сказано, не выделялась, южнотетические фауны (от Соляного Кряжа до Западной Австралии) были обеднены по сравнению с северотетическими и имели сходство в этом с **боральными** комплексами (Дагис, Дагис, 1989).

Бореальная биогеографическая область включала моря севера Сибири и северо-востока России, Гренландии, арктических островов Канады и части тихоокеанского побережья Северной Америки от Аляски до Британской Колумбии. Бентос был обеднен, здесь отсутствовали эндемичные для Тропической области формы и существовали некоторые характерные роды: среди головоногих это *Olenikites*, *Sibirites*, *Vavilovites* и др., среди двустворок — *Posidonia*, но подавляющее большинство видов принадлежало к **космополитным** родам.

К концу раннего триаса в пределах Бореальной области по головоногим моллюскам выделялись Сибирская (моря северо-востока России) и Канадская (моря арктических о-вов Канады, Британской Колумбии, Шпицбергена, Гренландии) провинции. Для первой из них были характерны головоногие *Lenophiceras*, *Boreomeekoceras*, *Arctomeekoceras*, *Sibirites*, *Nordophiceras*, а для Канадской - *Popovites* и *Mopacanthinites* (Шевырев, 1990).

Возможно, обеднение и некоторый эндемизм фаун Бореальной области были вызваны не только более низкими температурами, но и некоторым опреснением **бореальных** бассейнов (Ю. Захаров и др., 1975; Ю. Захаров, 1977, 1978). Температура вод бореальных бассейнов была в среднем около 14,5° (Захаров и др., 1975), а в морях Тетиса - не менее 16,5° (Fabricius et al., 1970).

В среднетриасовое время увеличилось разнообразие морских фаун и произошла дальнейшая географическая дифференциация и, кроме Бореальной и Тропической областей, выделилась и Нотальная (Маорийская, Антибореальная, Австральская), к которой относились моря Новой Зеландии и Новой Каледонии (А.А. Дагис, 1974; А.С. Дагис, 1976; Stevens, 1980; Дагис, Шевырев, 1981; Шевырев, 1986, 1990 - см. рис. I.1.6).

В морях Тропической области появились **шестилучевые** кораллы Scleractinia, из **брахиопод** были распространены Mentzellinae (семейство Spiriferinidae), Retziidae, Athyrididae, Spirigerellidae, Zeilleridae и др. (А.А. Дагис, 1974; А.С. Дагис, 1974), и головоногих моллюсков в анизийском веке - Balatonidae, Acrochordiceratidae, Sageratidae, *Noritidae*, Ceratitidae, *Hungaritidae* и др., в ладинском - *Hungaritidae*, *Arpaditidae*, Trachiceratidae и др. (Дагис, 1976; Дагис, Шевырев, 1981; Шевырев, 1990).

Биогермные постройки в среднетриасовое время формировались известковыми водорослями и губками и имели небольшие размеры (G. Stanley, 1988).

В морях Бореальной области бентос был обеднен и состоял из редких и однообразных двустворчатых моллюсков и брахиопод, разнообразие которых было очень низким в анизийском веке (*Punctospirella* и еще несколько родов), а в ладинском веке оно возросло, в основном за счет эндемичных родов (*Sinuplicorhynchia*, *Sulcorhynchia*, *Pennospiriferina*, *Aulacothyroides*, *Arctothyris* и др.). Среди **нектонных** и **нектобентосных** головоногих характерными для этой области были *Pararorapoceratidae* и эндемичные роды *Arctohungarites*, *Grambergia*, *Karangatites* и др. в анизии и *Nathorstitidae*, *Arctoptychites* и др. - в ладине (А.А. Дагис, 1974; А.С. Дагис, 1974, 1976; Худoley, 1976; Дагис, Шевырев, 1981; Шевырев, 1990). Нотальная область охарактеризована слабо: состав **бентосных** и нектобентосных фаун обеднен, встречались биполярные формы (*Pararorapoceratidae* среди головоногих), **брахиоподы** были представлены эндемичными родами (А.А. Дагис, 1974; А.С. Дагис, 1974, 1976; Дагис, Шевырев, 1981).

В позднетриасовое время различие биогеографических областей еще усилилось, особенно это заметно по составу бентосных групп, в частности брахиопод (А.А. Дагис, 1974; А.С. Дагис, 1976). Особенно четко выделялась Тропическая область, расширившаяся в позднем триасе за счет морей Британской Колумбии, Южной Аляски и Юкона. Для нее были характерны высокое разнообразие и развитие эндемизма на родовом и семейственном уровне: эндемичными для этой области были надсемейства Koninckinacea, Thecospiracea, Thecideacea и подрод *Retzidiina*; преимущественно тетическими были представители Athyridacea и

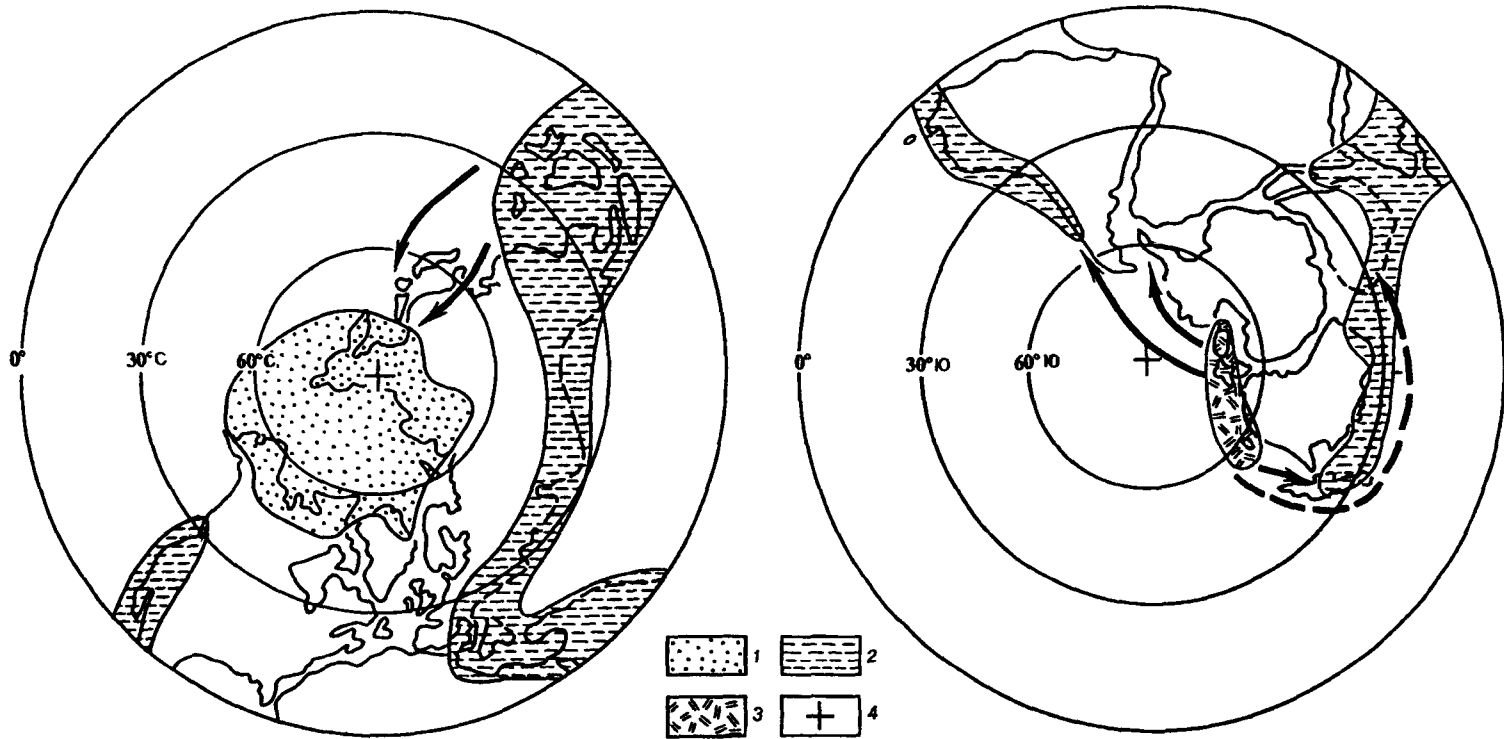


Рис. 1.1.6. Схема биогеографического районирования раннего - начала среднего триаса (Stevens, 1980, рис. 1)

Биогеографические области: / - **Бореальная**, 2 - **Тетическая**, 3 - **Маорийская** (? Австралия), 4 - полюс. **Стрелки** указывают зоны перекрытия фаун

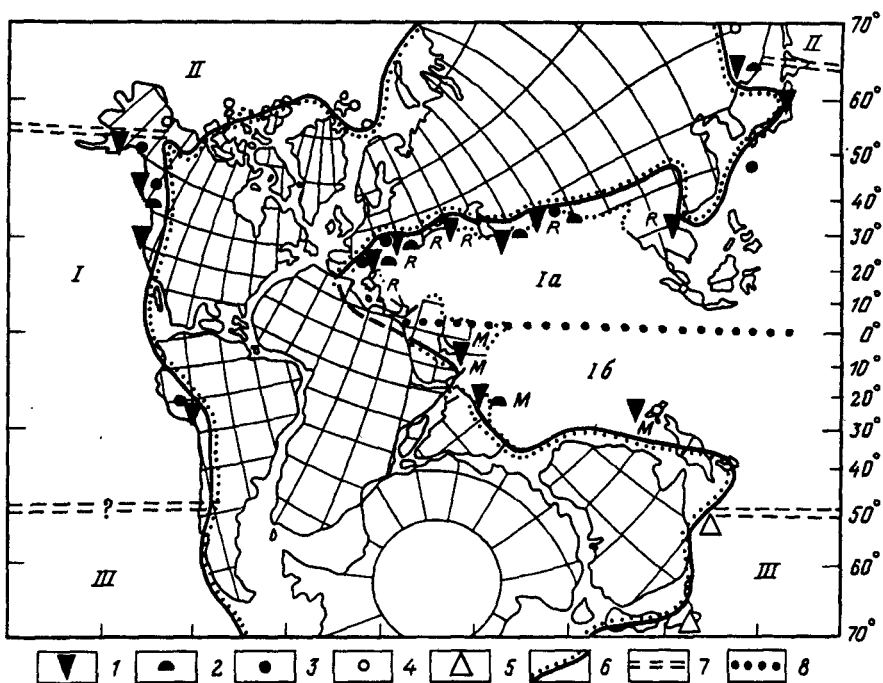


Рис. I.1.7. Схема биогеографического районирования позднетриасовых морей (Дагис, 1976, рис. 2)

I - герматипные кораллы; 2 - мегалодонтиды; 3 - гетероморфные аммоноидеи; 4 и 5 - отсутствие I и 3; 4 - в Северном полушарии, 5 - в Южном полушарии; 6 - предполагаемая береговая линия; 7 - границы между биогеографическими областями; S - границы между участками с разной фауной в Тетической области; / - Тетическая область; // - Бореальная область; III - Маорийская область; Ia - северная зона Тетиса, в прибрежных участках которой среди брахиопод преобладают *Koninckinacea*, *Thecospiracea* и др. (R); 16 - южная зона Тетиса с брахиоподовым комплексом *Misolia* (M)

Basilolacea. Из мшанок были распространены роды *Paraleoiclema* и *Pseudolobostomella* (The Tethys, 1985). Характерно было также распространение кораллов, в том числе герматипных, *Heterastridium* (гидроидные) и двустворчатых моллюсков-мегалодонтид. Что касается головоногих моллюсков, то они были здесь очень разнообразны: только в этой области были распространены гетероморфные аммоноидеи семейства *Choristoceratidae* (Wiedmann, 1973), а также представители семейств *Nannitidae*, *Lecanitidae*, *Badiotitidae*, *Tropitidae*, *Tropicelitidae*, *Sandlingitidae* в карнийском веке и *Thisbitidae*, *Haloritidae*, *Gymnitidae*, *Clionitidae*, *Pinacoceratidae* и др. - в норийском веке (Дагис, 1976; Шевырев, 1990) (рис. I.1.7, I.1.8). Среди белемнойды в Бореальную область не заходили *Dictyoconites* и *Zugmonites* (Сакс, Нальняева, 1979). Для позднетриасового Западного Тетиса определенные по изотопам кислорода в рострах белемнитов и раковинах аммонитов температуры составляли 17–30°C (Fabricius et al., 1970; Kaltenecker et al., 1971).

Моря Бореальной области, включавшие во второй половине позднего триаса моря арктических островов Канады, Приморья и Японии, имели значительно более обедненный систематический состав бентосной фауны. Брахиоподы в основном были представлены эндемичными родами - *Dentospiriferina*, *Canadospira*, *Boreiospira*, *Sinuplicorhynchia*, *Aulacothyroides* и др., среди семейств эндемичным было только одно - *Aulacothyroideidae* (А.А. Дагис, 1974; А.С. Дагис, 1974, 1976). Двустворчатые моллюски также показывали большую степень эндемизма, главным образом на видовом уровне.

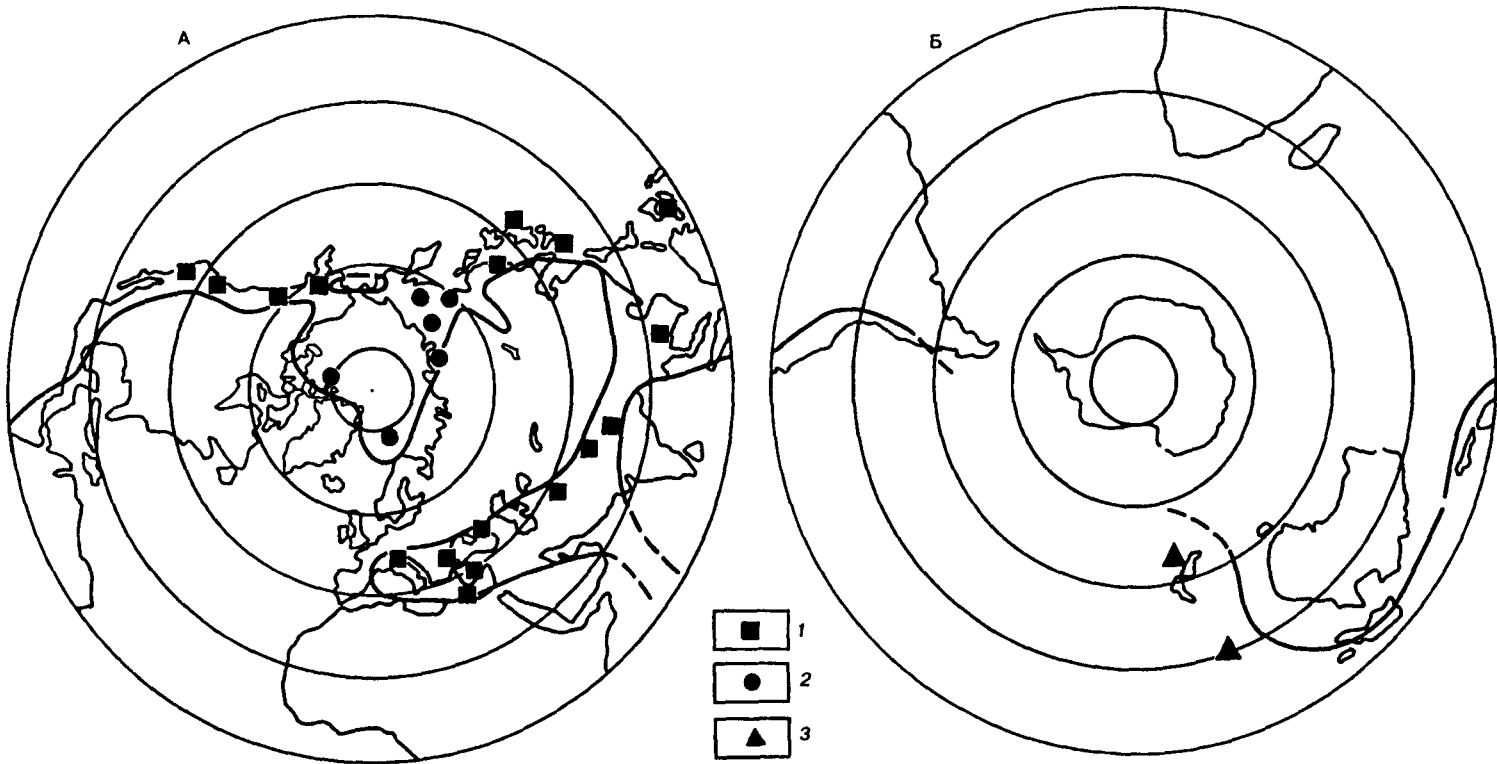


Рис. I.1.8. Распределение морских фаун в карнийском веке (Дагис, Шевырев, 1981, рис. 2)

А - Северное полушарие; Б - Южное полушарие; 1 - тропические фауны; 2 - бореальные фауны; 3 - нотальные фауны

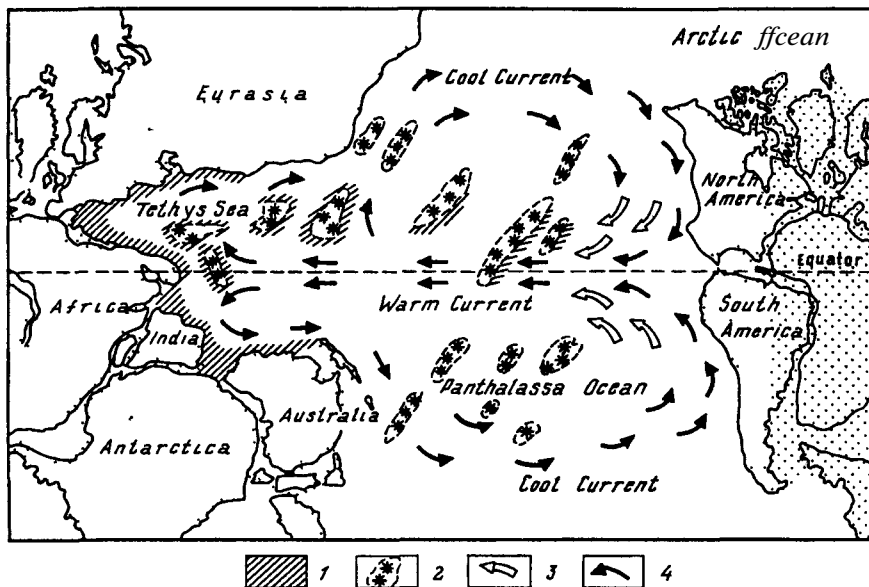


Рис. 1.1.9. Распространение рифов в поздне триасовое время (G Stanley, 1988, рис. 1)
 1 — зона развития рифов, 2 — острова, 3 — обычное направление ветров, 4 — океанические течения

Среди головоногих моллюсков для этой области были характерны представители семейства *Sirenitidae* (*Sirenites*, *Yanosirenites*, *Neosirenites*, *Arctosirenites* - в карнии, *Pterosirenites*, *Wangosirenites* и др. - в нории), а в норийский век - еще семейства *Cyrtopleuritidae* (*Himavatites*, *Neohimavatites*) (Шевырев, 1990). Из белемноидей был характерен род *Metabelemnites* (Сакс, Нальняева, 1979). К концу триаса в этой области жили только космополитные формы. Двустворчатые моллюски были достаточно разнообразны и часто представлены эндемичными видами, относившимися к родам *Oxotoma*, *Tosarecten*, *Halobia*, *Entolium*, *Chlamys*, *Lima*, *Ochotomya* и др., а также представители родов *Eomonotis* и *Monotis* (Кипарисова и др., 1966; Кипарисова, Окунева, 1971; Tozer, 1982).

Для поздне триасовых морей Бореальной области по изотопам кислорода в скелетах головоногих моллюсков температуры были определены в пределах 12,7–25,4°C (Ю. Захаров, 1978), т.е. в среднем ниже, чем для морей Тетиса.

Нотальная область в позднем триасе характеризовалась обедненными комплексами морской фауны. Среди брахиопод доминировали виды эндемичных родов *Clavigera*, *Rasteliger*, *Psioidea*, а также биполярные виды родов *Pseudolaballa* и *Kolymithyris*. Головоногие моллюски были представлены только космополитами — *Arcestes*, *Stenarcestes* и др., а из двустворчатых моллюсков были распространены биполярные формы родов *Monotis*, *Minetrigonia*, *Otapiria* (Дагис, Шевырев, 1981; Шевырев, 1990).

Биогеографические области наиболее четко выделялись в среднем и позднем триасе, но к концу триасового времени различия между этими областями вновь уменьшились.

Изложенная схема палеобиогеографического районирования - наиболее общепринятая, но существуют и другие: в частности, наряду с указанными тремя областями выделяется Тихоокеанская (Бурий, Жарникова, 1977). Рядом авторов в пределах Бореальной и Тропической областей выделены подобласти и провинции (Кипарисова, Окунева, 1971, А.А. Дагис, 1974; А.С. Дагис, 1974; Gordon, 1976;

Бурый, Жарникова, 1977; Ю. Захаров, 1977; Худoley, 1981, 1990, 1991; The Tethys, 1985). Подразделение Тропической области на Тетическую и Тихоокеанскую вряд ли рационально из-за сходства их **бентосных** комплексов, вероятно, в связи с широким распространением бентосных форм через систему вулканических поднятий подводных платформ и вулканогенных островов, расположенных в низких широтах **палео-Тихого** океана и заливе Тетис (G. Stanley, 1988 - см. рис. I.1.9).

I.1.5. ШЕЛЬФОВЫЕ СООБЩЕСТВА ОТДЕЛЬНЫХ МОРЕЙ

МОРЯ БОРЕАЛЬНОЙ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

К этой области относились моря севера Сибири, Северо-Востока России, Арктической Канады, Шпицбергена и Восточной Гренландии.

Моря севера Сибири

Эти моря открывались в северную часть палео-Тихого океана (Howarth, 1981, рис. 13.2). Временами наблюдались инвазии теплолюбивых форм из низких широт (Курушин, 1995).

В **раннетриасовое** время климат в этих районах был теплым, **семиаридным**, средние температуры около $14,5^{\circ}\text{C}$, а соленость несколько пониженная по сравнению с нормальной (Ю. Захаров и др., 1975; Ю. Захаров, 1978). Бентос обеднен. В верхней сублиторали, в прибрежной зоне на илисто-песчаных и илистых грунтах, в условиях умеренной гидродинамики и нормальной аэрации, преобладали двустворчатые моллюски - **эпифаунные биссусные сестонофаги** *Bakevella*, *Streblopteria*, *Promytilus*, *Myalina*, *Leptochondria*, а также **инфаунные сестонофаги** *Permophorus* и *Myophoria* и детритофаги *Dasyomya*. Здесь же жили **брахиоподы, гастроподы, конхостраки и нектобентосные** головоногие моллюски. Господствовали эпифаунные сестонофаги. На больших глубинах (средняя сублитораль) на илистых илах при слабой гидродинамике также преобладали двустворчатые моллюски: эпифаунные биссусные сестонофаги *Bakevella*, *Streblopteria*, *Plagiostoma*, *Otapiria* и инфаунные детритофаги *Malletia*, *Taimyrodon*, *Dasyomya*, более редкие *Palaeonucula* и *Nuculana*, **инфаунный сестонофаг** *Cardinia*. В нижней сублиторали на такого же типа грунтах, при некотором дефиците кислорода в одних сообществах (*Taimyrodon*, *Malletia*) преобладали инфаунные детритофаги, а в других (*Streblopteria*, *Bakevella*) - эпифаунные сестонофаги. В первых из них встречались еще другие инфаунные детритофаги (*Sarepta*, **скафоподы**), а также инфаунные сестонофаги (*Bureiamya*) и эпифаунные сестонофаги: двустворчатые моллюски (*Bakevella*, *Streblopteria*) и брахиоподы, нектобентосные хищники - головоногие моллюски, а также конхостраки и гастроподы. В сообществах *Streblopteria* и *Bakevella* входили еще **псевдопланктонные** *Posidonia*. Эти формы могли жить при значительном дефиците кислорода, так же, как некоторые нектобентосные головоногие моллюски, **конодонты** и рыбы. Представители других групп - скафоподы, мелкие гастроподы, **лингулиды** из брахиопод встречались реже (Курушин, 1983, 1984, 1985, 1990, 1992).

Близкими по эколого-трофическому составу были сообщества среднего триаса. Климат был умеренно-теплым, **гумидным** (Казakov и др., 1982; Курушин, 1995), соленость несколько пониженная (Захаров, **Радостев**, 1975).

В верхней сублиторали на песчаных грунтах в анизийское время доминировали эпифаунные биссусные сестонофаги *Bakevella*, характерными были *Mytilus* и *Leptochondria*, инфаунные сестонофаги *Myophoria*, ***Pseudocorbula*, *Unionites*, *Panopea***, а также скафоподы и якорные брахиоподы.

В ладине продолжали господствовать *Bakevella*, к которым присоединились инфаунные *Janeia*; характерными были инфаунные сестонофаги *Pseudocorbula* и *Myophoria*, сопутствующими — биссусные *Meleagrinnella*, *Myalina*, ***Janopecten***, инфаун-

ные детритофаги *Dasguyoma* и скафоподы, а также морские ежи, **остракоды**, фораминиферы.

На **песчано-алевритовых** и глинистых грунтах средней сублиторали в среднем триасе преобладали **инфаунные** детритофаги *Dasguyoma*, *Taimyrodon*, скафоподы, характерными были **эпифаунные** сестонофаги *Leptochondria*, *Hoernesia* и инфаунные сестонофаги *Cardinia*, *Unionites*, *Bureiamya*, скафоподы, **брахиоподы**, **остракоды**, **фораминиферы**.

В зоне нижней сублиторали **среднетриасового** моря на глинистых илах господствовали инфаунные детритофаги *Taimyrodon*, *Malletia*, *Dasguyoma*, реже здесь встречались эпифаунные **биссусные** сестонофаги *Bakevellia*, *Leptochondria*, *Hoernesia* и др., инфаунные сестонофаги *Pseudocorbula*, а также **нектобентосные** головоногие моллюски, **конодонты**, рыбы.

На глинистых илах псевдоабиссали анизийского моря в условиях сероводородного заражения бентос был очень обеднен: здесь жили лишь биссусные сестонофаги *Meleagrinella* и "**Streblapteria**", ?**эпи(псевдо)планктонные** *Daonella* (Курушин, Казаков, 1989; Курушин, 1992).

В **позднетриасовое** время при тех же климатических условиях, что и в среднем триасе (Ясаманов, 1976; Гольберг и др., 1978), на песках прибрежного мелководья господствовали эпифаунные сестонофаги *Oxytoma*, *Falcimylus*, *Mytilus*, **Gryphaea**, *Monotis*, *Janorecten*, *Neoschizodus*, характерными были инфаунные сестонофаги (*Unionites*, *Cardinia*), брахиоподы, а дальше от берега на песчаных и илесто-песчаных грунтах с гравием и галькой - эпифаунные биссусные *Tosapecten*, *Janorecten*, *Entolium*, *Camptonectes*, *Oxytoma*, *Lima*, эпифаунные **Gryphaea**, *Neoschizodus* и др., а также инфаунные сестонофаги - *Unionites*, *Cardinia*, *Pleuromya*, *Bureiamya*.

В средней сублиторали на илесто-песчаных и илистых грунтах наряду с **эпифаунными** (*Mytilus*, *Oxytoma*, *Halobia*, *Tosapecten*, *Neoschizodus*, брахиоподы, криноидеи) сестонофагами жили инфаунные сестонофаги (*Palaeopharus*, *Cardinia*, *Unionites*) и многочисленные инфаунные детритофаги (*Malletia*, *Nuculoma*, *Palaeonucula*, *Taimyrodon*, *Dasguyoma*, скафоподы), а также якорные брахиоподы — **спирифериды** и **теребратулиды**; встречались и ?**псевдопланктонные** *Halobia* и **Citellohalobia** и нектобентосные головоногие моллюски.

В обстановке нижней сублиторали - псевдоабиссали, где господствовали илистые грунты, обычными были ?**эпи(псевдо)планктонные** **двустворки** (*Halobia*, *Citellohalobia*), нектобентосные головоногие, инфаунные детритофаги (*Malletia*) и реже — представители других этолого-трофических группировок (Казаков и др., 1982; Курушин, 1992).

МОРЯ ТЕТИЧЕСКОЙ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

О составе донных сообществ этой области известно больше, чем о **бореальных** фаунах, но практически хорошо изучены только рифовые постройки среднего и позднего триаса Альпийского региона, а также сообщества шельфов морей западного побережья Северной Америки. Меньше данных имеется по органогенным постройкам Крыма, Кавказа, Приморья, Китая.

Альпийское море

В раннетриасовом море Восточных Альп бентос был так же беден, как и в других морях этого времени, и состоял из двустворчатых и брюхоногих моллюсков, фораминифер, криноидей, офиуроидей, кальциспонгий, **остракод**. Нектобентосные формы были представлены конодонтами, головоногими моллюсками, рыбами (Mostler, Ropner, 1984).

Начиная со среднего триаса разнообразие бентоса возросло, и очень характерным для морей Альпийского региона стало формирование рифов различного типа, в том числе **атолло-подобных** структур и барьерных рифов, которые

образовывали целые пояса в прибрежных районах Северного Тетиса (Flugel, 1982; G. Stanley, 1988, рис. 1).

В среднетриасовое время и в начале позднего триаса основными **каркасо-строителями** были кальциспонгии Sphinctozoa, организмы неясного происхождения Tubiphytes, инкрустирующие водоросли и/или цианобактерии, формировавшие **строматолитовые** корки, местами отмечались относимые к гидроидным полипам **Holocoelia**, **дизъектопориды**, проблематичные *Thaumatorporella* и *Ladinella*, мшанки; меньшую роль играли известковые губки *Calcarea* (группа *Pharetrones*), склерактинии, известковые водоросли и некоторые другие.

Рифы формировались на мелководье (до 20 м глубины), в теплой прозрачной, умеренно подвижной воде, а другие участки мелководья были заняты сообществами ровного дна, в которые входили двустворчатые и брюхоногие моллюски, фораминиферы, остракоды, **кораллы-склерактинии** (*Pamiroseris*, *Omphalophyllum*, *Distichophyllia*), инкрустирующие сфинктозои (*Uvanella*, *Celyphia*), криноидеи, Tubiphytes, **нектобентосные** головоногие моллюски, известковые водоросли. На мягких известковых илах селились **инфаунные** (*Myophoria*, *Trigonodus*), эндобиссусные и **эпибиссусные** (*Hoernesia*, *Entolium*, *Bakevellia*) **двустворчатые** моллюски, инфаунные **скафоподы** *Entalis*, **гастроподы** *Omphaloptycha*. На твердых грунтах, возникших при некотором перерыве **осадконакопления** и цементации ила, формировались биостромы цементировавшимися двустворчатыми моллюсками **Placuporsis**; здесь встречались также цементировавшиеся *Enantiostreon* и **эпифаунные биссусные** *Plagiostoma*, *Lima*, *Pleuronectites* и др., якорные **брахиоподы** *Coenothyris*, водоросли **Sphaerocodium**. Биостромы подвергались сверлению (следы сверления *Talpina* и *Calcigoda*). Эта полоса твердых грунтов, для которой были характерны **темпеститы** (конденсированные штормовыми волнами ракушечники) переходила мористее в зону мягких илов с **инфаунными** сестонофагами (*Myophoria*, **Pleuromya**) и детритофагами (*Palaeonucula*, *Entalis*) и **эндобиссусными** сестонофагами (*Hoernesia*) (Bosselini, Rossi, 1974; Hagdorn, 1982; Aigner, 1982; Gaetani, Gorza, 1989).

Специально строению и развитию рифов посвящены многие работы (Ott, 1967; Kraus, Ott, 1968; Fischer, 1968; Fürsich, Wendt, 1977; Hagdorn, 1978; Fois, Gaetani, 1980, 1984; Gaetani et al., 1981; Buser et al., 1982; Flugel, Stanley, 1984; Flugel et al., 1984).

Так, на австрийском участке Альпийского моря в среднем триасе рифы формировались сфинктозоями (*Cystothalamia*, *Colospongia*, **Girtycoelia**, *Uvanella*, *Dictyo-coelia*, *Vesicoscaulus*, **Cryptocoelia**) и тубифитесами; меньшее значение имели известковые губки *Pharetrones*, **Lamellitubes**, *Holocoelia*, проблематичные *Ladinella*, склерактинии, цианобактерии, формировавшие строматолитовые корки, различные известковые водоросли (**?кальцибионты**, красные *Solenopora* и *Parachaetetes*, **?зеленые** *Mitcheleania*. Склерактинии (**Margarosmia**), гидроидные полипы, губки *Calcarea* обычно занимали углубления в рифах; рифолюбями были зеленые сифоновые водоросли **Ortonella**, двустворчатые моллюски (*Daonella* и др.), гастроподы (*Euomphalus*), криноидеи, морские ежи, **сесильные** фораминиферы, мшанки, редкие брахиоподы (**Rhynchonella**). В лагунах, окруженных рифами, развивались поселения зеленых **дазикладиевых** водорослей *Diplopora* и **Teutlopora** (Ott, 1967; Kraus, Ott, 1968; Pfeiffer, 1988).

В германском районе Альпийского моря **рифостроителями** были сфинктозои, **?гидроидные** полипы *Holocoelia* и *Disjectopora*, **тубифитесы**, проблематичные *Thaumatorporella* и *Ladinella*, кораллы *Pamiroseris* и красные водоросли *Solenoporaceae*, а связывающими формами - водоросли, образующие корки, фораминиферы *Nubecularia*, **кальцибионты** *Girvanella* и сесильные фораминиферы и спонгиостроматные водоросли. Рифолюбями были гастроподы, двустворчатые моллюски, брахиоподы, иглокожие и фораминиферы.

Для разных частей рифа были характерны разные сообщества. На рифовой платформе в условиях высокой гидродинамики существовало сообщество из каль-

циспонгий — **сфинктозой** (*Cryptocoelia*, *Uvanella*, *Dictyocoelia*, *Cystothalamia*, *Coelospongia*), *Disjectopora* и *Holocoeilia* (?**гидроидные** полипы), *Chaetetes* (склероспонгии) и кораллов *Distichophyllia*, кроме которых в формировании рифа участвовали *Tubiphytes*, *Ladinella*, **кодиевые**, **спонгиостроматные** и инкрустирующие **поростроматные** (*Ortonella*, *Caueuxia*) водоросли.

К фронту рифа, находившемуся в условиях активной гидродинамики, было приурочено **кораллово-соленопорациевое** сообщество, в котором к **каркасостроителям** принадлежали кораллы *Retiophyllia* и *Pamiroseris*, красные водоросли соленопорацеи, образывавшие сферические массы, а также пластинчатые *Chaetetes* и *Disjectopora*, инкрустирующие **Tubiphites**, поростроматные водоросли, водоросли, образывавшие корки, проблематичные *Ladinella* и **Thaumatoporella**.

На нижнем склоне рифа и в районе тылового рифа в условиях низкой гидродинамики отмечалось сообщество ветвистых *Tubiphytes* и сфинктозой (*Dictyocoelia*, *Uvanella*), к которым присоединялись **водорослево-фораминиферовые** скопления (водоросли типа *Girvanella* и *Ortonella*, а **фораминиферы** типа *Nubecularia*).

В части рифа, примыкающей к тыловому рифу, и в лагунах господствовало сообщество *Retiophyllia* - *Thaumatoporella*, в котором каркасостроителями были кораллы *Retiophyllia* и *Margarosmilia*, немногие сфинктозой, инкрустирующие поростроматные (*Ortonella*, *Caueuxia*) и **дазикладиевые** водоросли, проблематичные *Thaumatoporella* и *Ladinella*.

В лагунах вблизи рифов цианобактерии образывали строматолиты, **онколиты**, корки; из водорослей здесь наблюдались скопления *Caueuxia* и *Zonotrichites*. Многочисленными были **гастроподы** *Chemnitzia* и др., встречались двустворки, иглокожие, фораминиферы (***Ammobaculites*** и др.). В удаленных от рифов частях лагун господствовали дазикладиевые водоросли (*Poikiloporella*, *Clypeina*) и фораминиферы (*Glomospira*). Соленость лагун была повышенной (**Henrich**, 1982).

В одном из участков германской части Альпийского моря в анизийское время происходило формирование **моллюсково-криноидных** биогермов (**Hagdorn**, 1978; **Aigner et al.**, 1978), основными строителями которых были криноидеи *Encrinus*, к которым прикреплялись двустворчатые моллюски — **эпибиссусные** *Myalina*, *Mutilus*, *Lima*, прираставшие **устрицеподобные**, формировавшие гроздья *Enantiostreon* и *Philippiella*, прикреплявшиеся биссусом или свободно лежавшие **Plagiostoma** и **Bakevellia**, инкрустирующие *Placunopsis* и **спирорбисы**, якорные **брахиоподы** *Coenothyris*, здесь же встречались мобильные морские ежи *Miocidaris* и гастроподы. Глубины, на которых развивались банки криноидеи, были около 90 м, турбулентность была низкой, грунт — глинисто-известковый ил. На больших глубинах поселения *Encrinus* были более редкими, преобладали двустворки - **инфаунные сестонофаги** *Myophoria*, *Pleuromya*, инфаунные детритофаги *Nucula*, эпибиссусные **Hoernesia**, *Bakevellia*, **Gervillia**, *Lima*, *Myalina* и др., встречались также якорные брахиоподы *Coenothyris* и мелкие гастроподы. На мелководье, в условиях высокой гидродинамики, криноидеи были редкими, а преобладали здесь двустворчатые моллюски - эпибиссусные *Myalina*, *Entolium*, прираставшие *Enantiostreon*, *Philippiella*, инфаунные **Astarte**, местами наблюдались банки **терebrатулид** *Coenothyris*.

В другом районе (Верхняя **Силезия** - **Bodzioch**, 1989) барьер, отделявший лагуну от открытого моря, был создан губками (*Tremadictyon* и гексактинеллидами) и иглокожими (криноидеями **Entrochus** и *Encrinus* и морскими ежами **Cidaris**). Эти постройки возникли на мелководье, подвергавшемся сильному влиянию волнений и штормов. К постройкам (**биостромы**) были приурочены брахиоподы (***Punctospirella***, *Hirsutella*, *Coenothyris*, **Waldheimia** и др.), двустворчатые (главным образом, **эпифаунные** - *Lima*, *Prospondylus*, *Entolium*, *Pecten*, *Placunopsis*, в меньшей степени инфаунные - *Pleuromya*) и брюхоногие (*Loxonema*, ***Trypanostylus***) моллюски и **полихеты** (***Serpula***, *Spirorbis*, *Salmaeina*).

В итальянской части **среднетриасового** Альпийского моря также были развиты органогенные постройки: от банок до структур типа рифов. В анизии основными **каркасостроителями** были (?) водоросли из группы **спонгиостромат**, сфинктозои и трепостомидные мшанки: подчиненную роль играли красные водоросли - соленопорацей, инозои, Tubiphites, Spiroboris, **сессильные фораминиферы** и склерактинии. Формирование **биогермных** построек шло через несколько стадий. На первой из них на илистых грунтах с остатками раковин двустворчатых и брюхоногих моллюсков, инкрустирующих известковых водорослей и **бентосных** фораминифер возникали сообщества двух типов: 1) сфинктозои Olangocoelia и более редких Celyphia, **спонгиостроматных** водорослей, Tubiphites и инкрустирующих червей и 2) спонгиостроматных, реже **поростроматных** водорослей, Celyphia и Tubiphites с подчиненными Spiroboris, **трепостомидными** мшанками, сфинктозоями (кроме Celyphia), инозоями, **фораминиферами** (Alpinophragmium), соленопорацеями. Первое сообщество обычно не замещалось последующим, более развитым, тогда как второе переходило на следующую стадию развития. В сообществе Olangocoelia представители этого рода стабилизировали грунт и создавали каркас, а вторичными инкрустирующими формами были известковые водоросли; редкие Celyphia и Tubiphites укрепляли каркас. В сообществе водорослей, Tubiphites и Celyphia первые два компонента создавали основание, в петлях их сети селились **Celyphia**, переплетавшиеся со **спонгиостроматными** водорослями. На возникшем основании развивались различные сообщества: мшанок, сфинктозой-инозой и поростроматных водорослей и/или соленопорацей. В сообществе **трепостоматных** мшанок значительная роль принадлежала пластинчатым спонгиостроматам, сфинктозоям (Celyphia и др.), инозоям и соленопорацеям, а к вторичным инкрустирующим формам относились Tubiphites, **верметидные гастроподы**, черви и проблематичные Ladinella. В сообществе сфинктозой-инозой господствовали **Cryptocoelia**, Thaumastocoelia, формы типа Deningeria и Celyphia; были редкими **Follicatena**, трепостомидные мшанки и соленопорацей. В сообществе поростроматных (типа Garwoodia) и красных (Solenopora) водорослей входили сфинктозои (Celyphia, Thaumastocoelia) и инозои. Все три сообщества были характерны для стадии расцвета биогермных построек, на которой появлялись немногочисленные склерактинии (Isastraea, Cassinastrea, **Retiophyllia**), селившиеся в нишах рифа, а также микропроблематика типа Radiomura. Глубина образования **рифидных** структур была около 50 м.

На меньших глубинах в сублиторальной зоне жили двустворчатые, брюхоногие и головоногие моллюски, **остракоды**, редкие кораллы и губки, развивались заросли **дазикладиевых** (Diplopora, **Teutloporella**, Macroporella) и других известковых водорослей (Gaetani et al., 1981; Fois, **Gaetani**, 1984).

В **ладинское** время в этом же районе органогенные постройки формировались различными известковыми водорослями (**Cladogirvanella**, **Ortonella** и др.), микроорганизмами неясного происхождения (Tubiphites, **Baccanella**, **Macrotubus**), **губками-сфинктозоями** (Colospongia, Dictyocoelia, **Uvanella**) и инозоями (Stellispongia, Peronidella, **Corynella**, **Hartmanina**, Reticulo-coelia), редкими **склерактиниями**. К этим постройкам были приурочены двустворчатые и брюхоногие моллюски, морские ежи, криноидеи, **брахиоподы**, фораминиферы, остракоды, микропроблематика Ladinella, красные водоросли Solenopora и Parachaetetes и редкие зеленые **дазикладиевые** водоросли (Fois, Gaetani, 1980).

В **позднетриасовых** рифовых постройках Альпийского моря основными каркасостроителями были склерактинии (особенно с позднего **карния**), по-видимому, имевшие **симбионтов-зооксантелл**, **кальциспонгии-сфинктозои** и инозои и известковые водоросли, местами также **спонгиоморфиды**, **дизъектопориды**, табулозои, **циклостомные** мшанки, крупные инкрустирующие фораминиферы (**Alpinofragmium** и др.), проблематичные организмы (**Microtubus**, **Cheilosporites**, **Bacinella** и др.), хе-

тетиды (склероспонгии), зеленые и красные водоросли, цианобактерии (Zankl, 1969; Fischer, 1969; Cuif, 1974; Fürsich, Wendt, 1977; Schäfer, 1979, 1984; Senowbary-Daryan, 1980; Lobitzer, 1980; Wurm, 1982; Flugel, 1979, 1982; Wendt, 1982; Senowbary-Daryan et al., 1982; Dullo, Lein, 1982; Flugel, Stanley, 1984; Nicol, 1987; Stanton, Flügel, 1987; Riedel, 1988; Турдек, Buser, 1989).

Подробно были изучены отдельные рифовые структуры **карнийского** времени, состав сообществ которых в разных районах моря отличался друг от друга. Так, в одних случаях главными каркасостроителями были кальциспонгии, создававшие нежесткий каркас, затем обраставший и укреплявшийся главным образом водорослевыми корками. Среди губок господствовали сфинктозои — *Uvanella*, *Cryptocoelia*, *Colospongia*, *Dictyocoelia* и др., реже инозои — *Peronidella*. На губках селились **фораминиферы** *Alpinofragmium*, **милиолиды**, проблематичные *Vacinella*, *Lithocodium*, *Radiomura*, **спонгиостроматные** водоросли. Значительную роль играли кораллы — **Retiophyllia**, *Distiochophyllia*, *Stylophilloides*, *Cyathocoenia*, *Pamiroseris*, *Coccosphyllum*, *Astraeomorpha* и др., на которых селились те же **эпибионты**, что и на губках. Жили здесь также **хететиды** (склероспонгии), **строматоморфы**, **спонгиоморфы**, **дизъектопориды**, *Heterastridium* (?гидрозои), проблематичные *Lamellata*, многочисленные фораминиферы, **вагильные** и **сесильные** (*Opthalmidium*, *Galeanella*, *Quinqueloculina*, *Planinvoluta* и др.), кроме указанной микропроблематики — еще *Microtubus*, *Vaccinella*, *Lithocodium*, *Lamellitubus*, *Tubiphytes*, *Thaumatoporella*, **рифолюбивые** двустворчатые, брюхоногие и головоногие моллюски, **брахиоподы**, криноидеи, морские ежи, **серпулиды**, **остракоды** и др. ракообразные. **Биогермные** постройки были приурочены к мелководным участкам края платформы, где существовали условия активной гидродинамики (Wurm, 1982).

В других случаях в рифовых постройках доминировали **склерактинин** (*Astraeomorpha*, *Retiophyllia*, *Distiochophyllia*, *Margarophyllia*, *Coccosphyllum*, *Procycolithes*, *Pamiroseris*, *Cyathocoenia*, *Margarostrea* и др.), красные известковые водоросли (*Solenopora*) и известковые **губки**, среди которых наиболее распространенными были *Peronidella* (Inozoa). Местами основную роль играли **спонгиоморфиды** (?гидроидные полипы) и **дизъектопориды** (гидроидные или склероспонгии), реже — губки *Sphinctozoa* (**Polytholosis**, *Colospongia*, *Cysthauletes* и др.), **циклостомные** мшанки, крупные инкрустирующие фораминиферы (*Alpinofragmium* и др.), *Tabulozoa* и организмы неясного происхождения (*Cheilosporites*, *Microtubus*), а также зеленые водоросли. В пределах одного рифа могли существовать отдельные биоценозы: с преобладанием: 1) соленопорацей, 2) губок и **Stromatomorpha** (*Spongiomorphida*), 3) **Astraeomorpha**, 4) *Retiophyllia* (моновидовой), 5) *Procycolithes*, хотя обычно кроме руководящих форм в каждый из них входили представители других групп организмов. Рифолобами были фораминиферы (кроме инкрустирующих — *Glomospira*, *Tetrataxis*, *Involutina*, *Permodiscus* и др.), **эпифаунные** (*Plicatula*, *Chlamys*, *Plagiostoma*), реже **инфаунные** (*Arcticidae*) двустворчатые моллюски, **гастроподы** (*Zygopleura*, *Omphaloptychia* и др.), брахиоподы, иглокожие (голотурии, морские ежи, криноидеи, **офиуры**), ракообразные, головоногие (*Placites*), рыбы.

В районе передового рифа селились двустворчатые моллюски и брахиоподы, встречались головоногие моллюски, а к тыловому рифу были приурочены заросли водорослей зеленых **дазикладиевых** (*Diploroga*, **Heteroporella**), красных (*Solenopora*aceae), **Garwoodia** (?кальцибионты), а также фораминиферы (*Permodiscus*, *Triasina*, *Alpinophragmium*), а дальше от рифа на доломитовых илах селились многочисленные **двустворки-мегалодонтиды**, которые, вероятно, образовывали симбиоз с водорослями, склерактинии *Retiophyllia*, фораминиферы, иглокожие (голотурии, морские ежи, офиуры) и отмечались скопления водорослей - дазикладиевых и соленопорацей (Zankl, 1969; Fischer, 1969).

"Останцовые" прибрежные рифы в начале позднего триаса формировались: 1) **кораллами-склерактиниями** (*Retiophyllia*, *Pamiroseris*, *Margarosmia*, *Myriophyllia*),

2) известковыми губками, **строматопороидеями** и кораллами; 3) спонгиоморфами и соленопорами; 4) цианобактериями и водорослями (**тромболиты**, *Saueuxia* и др.). Эти четыре типа сообществ не различались резко, так как в каждом из них встречались и представители других сообществ, но в качестве не руководящих, а характерных или второстепенных форм. Так, промежутки первичного каркаса из склерактиний колонизировали губки *Calcarea* и сфинктозоа, а также небольшие колониальные и одиночные кораллы, инкрустирующие мшанки (*Seripora*, *Heteropora*), отдельные кремневые губки (*Hexactinellidae*) и небольшие колонии красных водорослей **соленопорацей**. В свою очередь, все эти организмы инкрустировались многочисленными представителями мелких видов разных групп: фораминифер, сфинктозой (особенно *Colospongia*), склероспонгий, мшанок, брахиопод, серпулид, двустворчатых моллюсков и корки строматолитов. **Рифолюбивые** организмы были представлены главным образом **эпифаунными** прикреплявшимися формами, среди которых преобладали **брахиоподы** (цементирувавшиеся к кораллам и известковым губкам *Thecospira* и *Bittnerula*, якорные *Diplospirella* и *Homoeorhynchia*), частыми были **гастроподы** (*Eunemopsis*, *Eucycloscala*, *Worthenia* и др.) - **падаляды** и растительноядные, двустворчатые моллюски (цементирувавшиеся *Plicatula*, *Terquemia*, *Dimyodon*, **биссусные** *Pteria*, *Gervillia*, *Mysidioptera*, *Parallelodon* и др.); более редкими были **инфаунные скафоподы** (*Dentalium*), свободно лежавшие (*Cassianella*), инфаунные (*Nuculidae*) и **семиинфаунные** (*Palaeocardita*, *Schafhaeutlia*) двустворчатые моллюски, криноидеи (*Isocrinus* и *Encrinus*), морские ежи (*Balanocidaris* и др.), соскребавшие водоросли. На раковинах брахиопод и др. селились известковые губки, **фораминиферы**, **серпулиды**, **двустворки** *Plicatula*, известковые водоросли, а также **сверлильщики-циррипедии** и водоросли и/или грибы.

В **останцовых** рифах, сложенных в основном известковыми губками - *Calcarea* (*Sestrostomella* и *Stellispongia*) и *Sphinctozoa* (*Colospongia*, *Cryptocoelia*, *Uvanella*), строматопороидеями (*Cassianostroma*), кораллами (*Pamiroseris* и *Retiophyllia*), местами каркасостроителями были красные водоросли (*Parachaetetes* и *Solenopora*), реже встречались **тромболиты** и **цианобактериевые** и водорослевые маты. В биостромах из спонгиоморф и соленопор могли существовать кораллы, известковые губки, известковые водоросли *Saueuxia* и формироваться водорослево-**фораминиферовые** корки, а в биогенных структурах, сложенных **тромболитами** (**криптогенные** цианобактерии), отмечались **сесильные** фораминиферы, известковые губки *Sestrostomella*, *Stellispongia*, *Colospongia*, *Cryptocoelia* и др.), **Tubiphytes**, водоросли *Saueuxia*, встречались брахиоподы, двустворчатые и брюхоногие моллюски, иглокожие, фораминиферы, мшанки, редкие **хететиды**, соленопорацей, **дазикадиевые** водоросли и организмы неясного происхождения (*Baccinella*, *Microtubus*, *Globochaete*) (Fürsich, Wendt, 1977; Wendt, 1982).

Между этими "**останцовыми**" (patch) рифами на известковых грунтах жили двустворчатые моллюски, формировались цианобактериевые и водорослевые маты и **онколиты**; на песках было много следов **Diplocraterion**.

Дальше от берега в пределах карбонатной платформы на плотном грунте при относительно высокой гидродинамике также формировались рифы, отличавшиеся несколько меньшим разнообразием **каркасостроителей**, в частности, известковых губок, и несколько другим составом рифолюбов, среди которых преобладали **эпифаунные** биссусные двустворчатые моллюски — *Gervillia*, *Pteria*, *Parallelodon* (в углублениях), *Modiolus*, **Granulochlamys**, а также свободно лежавшие *Cassianella*. Гастроподы были немногочисленны, но разнообразны - *Naticopsis*, *Zygopleura*, *Anorptuchia* и др.; остальные группы: брахиоподы (*Terebratula*, *Koninckonina*, "*Rhynchonella*"), известковые губки, строматопороидеи, **кораллы-склерактинии** (*Retiophyllia*), морские ежи (*Balanocidaris*, "*Cidaris*"), криноидеи (*Encrinus*, *Isocrinus*) - были редкими.

Рис. I.1.10. Трофическое ядро ассоциации *Koninckina*, занимавшей глинисто-известковые уплотненные илы верхов верхней сублиторали Альпийского поздне триасового моря (Fursich, Wendt, 1977, рис. 14)

1 - *Koninckina*;
2 - *Pterioidea*

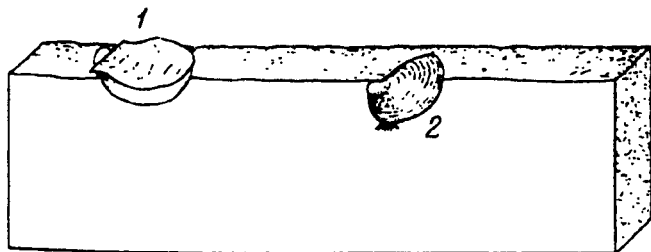


Рис. I.1.11. Трофическое ядро ассоциации *Palaeonucula* - *Dentalium* мягких глинисто-известковых илов сублиторали Альпийского поздне триасового моря (Fursich, Wendt, 1977, рис. 12)

1 - *Palaeonucula*;
2 - *Dentalium*;
3 - *Palaeocardita*;
4 - *Raphistomella*;
5 - *Cassianella*;
6 - *Anopychia*

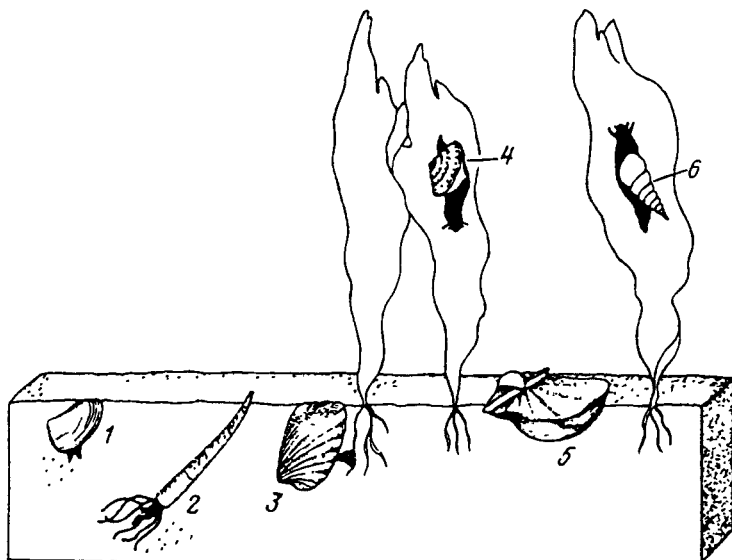
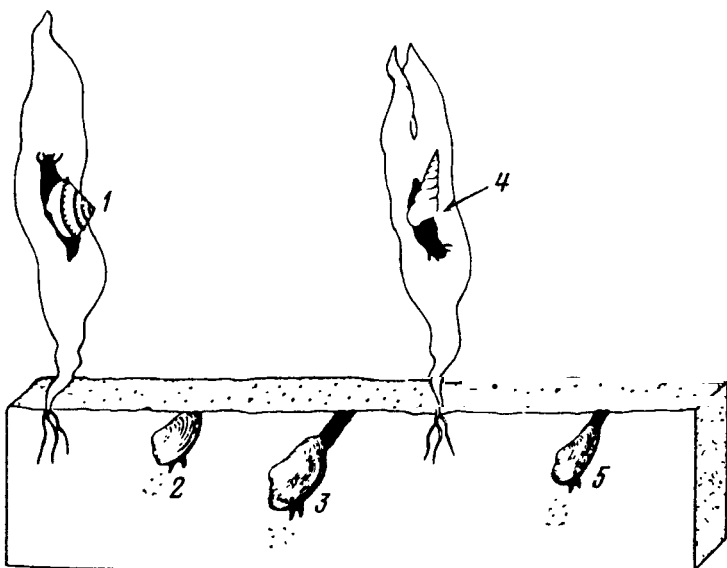


Рис. I.1.12. Трофическое ядро ассоциации *Raphistomella* - *Palaeonucula* илистых грунтов нижней сублиторали поздне триасового Альпийского моря (Fursich, Wendt, 1977, рис. 11)

1 - *Raphistomella*;
2 - *Palaeonucula*;
3 - *Prosoleptus*;
4 - *Polygyrina*;
5 - *Palaeoneilo*



Весьма распространенными были инкрустирующие организмы — фораминиферы, известковые губки и водоросли. Преобладали **эпифаунные сестонофаги**, редко встречались эпифаунные детритофаги, растительоядные и **инфаунные детритофаги**.

Между рифами на мелководье жили двустворчатые моллюски с толстостенной раковиной (главным образом **Pachycardia**) и **гастроподы**.

За пределами области развития рифовых построек в мелководной зоне верхней сублиторали с глинисто-известковыми грунтами были развиты сообщества, в которых преобладали двустворчатые и брюхоногие моллюски. На плотном, цементировавшемся почти сразу после отложения осадка грунте, в условиях активной гидродинамики было развито сообщество **Koninckina** и **эндобиссусных двустворок**, отличающееся небольшим разнообразием. В нем преобладали свободно лежащие **брахиоподы Koninckina** и **эндобиссусные сестонофаги Pterioidea** (рис. I.1.10); встречались эпифаунные **биссусные сестонофаги (Mysidioptera)** и инфаунные детритофаги (**Palaeonucula** и **Prosoleptus**); меньшее значение имели **гастроподы** и **скафоподы**, много было инкрустирующих форм, довольно часто отмечались **нектобентосные** головоногие моллюски. Преобладали эпифаунные и **семинфаунные сестонофаги**; инфаунные детритофаги и растительоядные играли небольшую роль.

На мягких глинисто-известковых грунтах, при умеренной подвижности воды, на глубинах около 50 м отмечалось сообщество растительоядных **гастропод Atpullina**, в котором значительно реже встречались **гастроподы** той же экологической группировки — **Pseudomelania** и другие еще более редкие, а среди двустворчатых моллюсков преобладали сестонофаги — свободно лежащие **Cassianella**, эндобиссусные прикреплявшиеся к ризоидам водорослей **Palaeocardita** и **эпибиссусные**, жившие в углублениях **Parallelodon**, а также инфаунные детритофаги **Nuculana**. Отмечались инкрустирующие **фораминиферы** и водоросли. **Скафоподы**, брахиоподы (**Cyrtina**), головоногие моллюски были редкими. В сообществе основную роль играли эпифаунные растительоядные и сестонофаги, а инфаунные детритофаги и хищники имели значительно меньшее значение. По-видимому, это сообщество было приурочено к водорослевым "лугам", причем водоросли закреплялись ризоидами в мягком осадке.

При несколько более низкой гидродинамике на такого же типа грунтах существовало сообщество **инфаунных детритофагов** двустворок **Palaeonucula** и скафопод **Dentalium**, в которое также входили двустворчатые **моллюски-сестонофаги**: эндобиссусные, прикрепляющиеся к корневищам водорослей в грунте **Palaeocardita** и свободно лежащие **Cassianella**, растительоядные **гастроподы Raphistomella** и **Anoptychia**, инкрустирующие фораминиферы (рис. I.1.11). Более редкими были другие двустворки — инфаунные детритофаги **Palaeoneilo**, эндобиссусные сестонофаги **Schafhaeutlia** и др. и **нектобентосные** головоногие моллюски. Еще глубже отмечалось сообщество **гастропод Raphistomella** (растительоядные) и двустворок **Palaeonucula** (инфаунные детритофаги). Кроме руководящих форм здесь жили другие двустворчатые и брюхоногие моллюски — инфаунные детритофаги (**Prosoleptus** и **Palaeoneilo**) и растительоядные (**Polygyrina**), а также более редкие эндобиссусные (**Palaeocardita**) и эпифаунные свободно лежащие (**Cassianella**, **Megalodon**) двустворчатые моллюски, **скафоподы**, морские ежи, кораллы и головоногие моллюски (рис. I.1.12). Отмечались редкие инкрустирующие фораминиферы.

Во всех трех последних сообществах отмечаются следы мягкотелых беспозвоночных **Planolites**. Особенно много следов убегают **сестонофагов** и питания детритофагов — **Diplocraterion**, **Rhizocorallium**, **Teichichnus** — на глинистых илах в тихоходных зонах верхней сублиторали.

Для нижней сублиторали была характерна очень сильная обедненность бентоса. Здесь на жидких известковых илах с примесью вулканогенного материала, при слабой гидродинамике и дефиците кислорода жили редкие инфаунные

двустворки-детритофаги Palaeoneilo и **гастроподы, семинофаунные** или ?псевдопаллантонные **биссусные** двустворчатые моллюски (Daonella, Posidonia); умеренно часто встречались **нектобентосные** головоногие моллюски (Fürsich, Wendt, 1977).

Особенно разнообразны были рифовые сообщества Североальпийского моря конца триаса (норий, рэт) (Schafer, 1979, 1984; Flügel, 1979; Senowbary-Daryan, 1980). Основными строителями рифов Рётельванд и Аднет (Австрия), сформированных на платформе, примыкавшей к глубоководному бассейну, были кораллы. На первой стадии образования рифов - стадии "илового холма" - кораллы начинали строить каркас на грунте с большим количеством детрита из обломков раковин **двустворок** и остатков криноидей. На зрелой стадии возникло явное зонирование - выделяются 5 фаций. Ядро обоих рифов сложено представителями рода Retiophyllia (= "Thecosmilia"). В рифе Аднет преобладали толстовеетистые Retiophyllia, реже встречались тонковетвистые представители этого рода и **Astraeomorpha**, а также кальциспонгии, **спонгиоморфиды**, известковые водоросли. В рифе Рётельванд преобладали Retiophyllia, а также ветвистые **Styllophyllum** и Pinacophyllum, обычны были **Asraeomorpha**, Pamiroseris, Gablonozeria, Distichophyllia, Palaeoastraea, Seriastraea, **кальциспонгии-сфинктозои**, **Spongiomorpha**, табулозои, Disjectopora. В наиболее динамически активной зоне селились **фацелоидные**, дендроидные и массивные **цериоидные** кораллы (толстовеетистые Retiophyllia, Stylophyllum, Pinacophyllum) и почти не было сфинктозой, диектопор и табулозои. Местами кораллы обрастали проблематичными организмами (Lithocodium, Bacinella) и **фораминиферами** (Alpinofragmium). Рифолюбов было мало. В местах с более умеренной гидродинамикой - сообщество тонковетвистых Retiophyllia и многовидовое сообщество Disjectopora, сфинктозой, табулозой и одиночных, листоватых и массивных кораллов Distichophyllia (= "Montivaultia").

Обитателями рифов были гастроподы **Zygopleura**, **Pleurotomaria** и др., **эпибиссусные** (Pecten, Pteria), цементиовавшие (Ostrea) и сверлящие **двустворки**, якорные **ринхонеллиды**, молодь головоногих моллюсков, морские ежи, голотурии, ракообразные, **фораминиферы** (Glomospira, Involutina и др.), **серпулиды**, из водорослей - **спонгиостроматные**, **дазикладиевые** и соленопорацеи (последние - на краях рифа). Губки были представлены сфинктозоями (Follicatena, Colospongia, Polytholosa, Annacoelia, Paradeningeria, Salzburgia) и инозоями (Peronidella, **Molengraafia**). Встречаются спонгиоморфиды Spongiomorpha и **Stromatomorpha**, проблематичные **Lamellata**, Microtubus, Cheilosporites, **Radiomura**, Muranella, Bacinella, **строматопороидеи** Circopora.

К передовому рифу, располагавшемуся в условиях сильной гидродинамики, были приурочены заросли соленопорацеи, а также **дазикладиевых** и "**Caueuxia**", жили здесь фораминиферы (Involutina, Glomospira и др.), проблематичные Bacinella и др., встречались двустворчатые моллюски **Megalodontidae**.

В нижней части склона рифа была развита водорослево-фораминиферовая ассоциация. Водоросли были представлены **дазикладиевыми** (Heteroporella, Diploroga) и **поростроматными** типа Caueuxia, реже встречались соленопорацеи. Среди фораминифер преобладали Involutina, были частыми Triasina, Trocholina, Glomospira, **Duostomidae**.

Глубже на **детритово-илистых** грунтах, в затишной обстановке существовали заросли соленопорацеи; криноидей и двустворчатые моллюски часто образовывали банки; встречались брахиоподы, из фораминифер были характерны Lagenidae, **Trochammina**, **Planivoluta**, Agathammina, Duostomidae, **Nubecularia** и др.

На известковых илах, при низкой гидродинамике, в нижней (?) сублитерали (бассейн) жили иглокожие, брахиоподы (теребратулиды), двустворчатые моллюски (**Gervillia**, Modiolus), фораминиферы (Miliolidae, Lagenidae, Trochammina, Glomospira), мелкие гастроподы, **остракоды**; местами кораллы Retiophyllia и спонгиоморфиды (Spongiomorpha) формировали **биостромы** (Schafer, 1979, 1984).

Фации рыхлых,
ракушечников

Онкоидные
фации



Фораминиферы

Alpinophragmium

Сессильные песчаные

Сессильн. Miliolidae

Lagenidae

Involutina

Trocholina

Ophthalmidium

"Sigmoidina"

Galeanella

Quinqueloculina

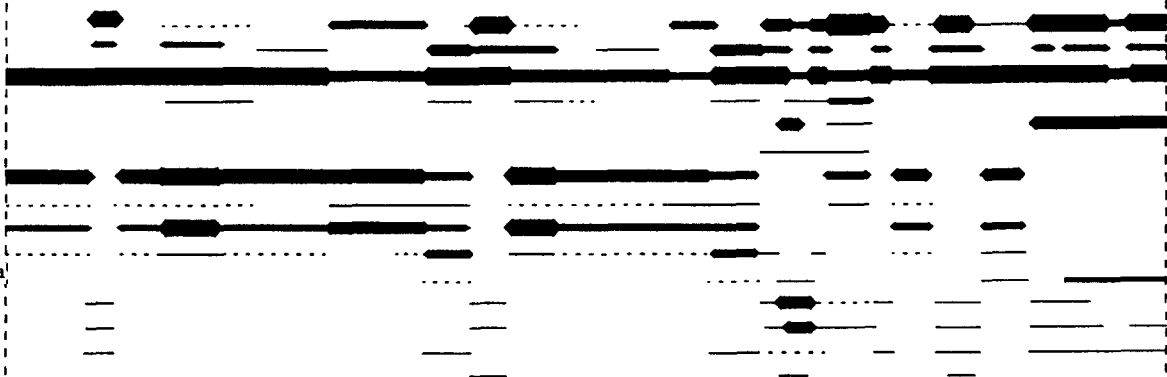
Glomospira/Glomospirella

Trochammina

"Tetrataxis"

Endothyra/Endothyrella

Duostominidae



1



4



7



10



13



2



5



8



11



14



3



6



9



12

"Останцовые" рифы (**Фейхтенштейн**, Грубер) в этой же (австрийской) части Альпийского моря также сложены кораллами, губками-сфинктозоями и известковыми водорослями и, кроме них, представителями других групп, соотношение которых различно.

Ядро рифа **Фейхтенштейн** было построено кораллами *Retiophyllia* (= "**Thecosmilia**"), **Cyathocoenia** (= *Actinastrea*), **Astraeomorpha**, *Coccophyllum*, *Distichophyllia* (= *Montlivaultia*), *Palaeoastraea*, *Pinacophyllum*, *Seriastraea*, *Stylophyllum*, *Pamiroseris* (= **Thamnastraea**) и др., сфинктозоями (*Annacoelia*, **Paradeningeria**, *Dictyocoelia*, *Colospongia*, *Follicatena* и др.), известковыми водорослями, среди которых преобладали *Spongiostromata* (обычно корки) и ветвистые *Solenopora*, частыми были *Porostromata*, "**Caueuxia**", *Diplopora*, *Heteroporella*, **Acicularia**, бурочатые соленопорацей (рис. 1.1.13). Из фораминифер преобладали **сессиальные** *Miliolidae*, локально было много **Alpinofragmium**, *Ophthalmidium*, *Galeanella*, *Duostomina*, *Quinqueloculina* и др., среди микропроблематики обычными были *Microtubus*, *Radiomura*, *Bacinella*, *Cheilosporites*, '*Globochaete* - в защищенных участках, *Lithocodium* и *Bacinella* - в открытой части, *Aeolisaccus*, **Muranella**, *Thaumatoporella*, **Tubiphytes**, **Lamellitubus** - в полостях рифа.

Среди кораллов, особенно с невысокими колониями, селились *Disjectopora*, *Lamellata*, **спонгиоморфиды** *Spongiomorpha* и **Stromatomorpha**, мшанки, табулозои, одиночные кораллы, **фораминиферы**. В полостях рифов, кроме указанной микропроблематики, наблюдались корки **спонгиостроматных** водорослей, некоторые кораллы, губки (*Colospongia*), фораминиферы (*Galeanella*, *Ophthalmidium*, "**Lituosepta**" и др.), редкие **остракоды**.

Между колониями кораллов - скопления водорослей (соленопорацей, "**Caueuxia**"), проблематичные микроорганизмы *Lithocodium*, *Bacinella*, *Thaumatoporella*, фораминиферы **Alpinofragmium**, **гастроподы**, двустворчатые моллюски, **брахиоподы** (*Rhynchonella*, *Terebratula*), криноидеи, голотурии, морские ежи, **офиуры**, ракообразные, черви **Serpulidae**, молодь головоногих моллюсков.

Дендроидные кораллы предпочитали краевые, более подверженные волновым воздействиям части рифа, тогда как в защищенных зонах преобладали кальциспонгии, массивные и одиночные кораллы и гидрозои.

К рифу примыкала зона, в которой были распространены **онкоиды**, сформированные вокруг **дазикладиевых** (*Heteroporella*) и **желваковидных** соленопорацей, реже "**Caueuxia**", гастропод, обломков кораллов, криноидеи, двустворок проблематичными организмами *Lithocodium* и *Bacinella*. Здесь жили фораминиферы **Involutina**, *Glomospirella*, *Alpinofragmium*, **сессиальные милиолиды**, *Trochammina*, *Duostominidae* и др., отмечались скопления *Heteroporella* и **поростроматных** водорослей, проблематики *Thaumatoporella*; обычными были двустворчатые **моллюски-мегалодонтиды**.

В более глубоких участках, примыкавших к рифу, на **детритовых** грунтах были развиты водоросли - **желваковидные** соленопорацей и "**Caueuxia**" и в большом количестве встречались фораминиферы - *Involutina*, *Glomospira*, *Duostominidae*, **сессиальные милиолиды**, реже *Lagenidae* и некоторые другие; из проблематичных организмов здесь отмечались *Lithocodium*, *Bacinella*, *Thaumatoporella*, реже *Tubiphytes* и *Aeolisaccus*.

Рис. 1.1.13. Распределение **каркасостроителей**, фораминифер и других **рифолюбов** в центральной части позднетриасового рифа **Фейхтенштейн** (Австрия - Senowbarj-Daryan, 1980, рис. 10)

/ - **мегалодонтиды**; 2 - • другие **двустворки**; 3 - *Coccophyllum*; 4 - одиночные ругозы; 5 - гидрозои; 6 - табулозои - мшанки; 7 - низкорослые кораллы; 8 и 9 - сфинктозои (8 - *Colospongia*, 9 - *Paradeningeria*); 10 - *Astraeomorpha*; 11 - соленопорацей; 12 - *Pinacophyllum*; 13 и 14 - *Retiophyllia*

Еще глубже на илах с детритом и илах бассейна развивались немногочисленные водоросли (Acicularia и более редкие **желваковидные** соленопорацеи, Diplopora, "Сауеухиа", поростроматные), фораминиферы - **сесильные милиолиды**, **дуостоминиды**, **лагениды**, Trochammina, из которых представители двух первых семейств преобладали на илах с детритом переходной к бассейну зоны, а лагениды — в бассейне; в обеих зонах встречалась микропроблематика — Thaumatoroporella и Aeolisaccus.

Другой риф (Грубер) сформировался на **больших** глубинах, чем риф Фейхтенштейн. В его центральной части развивались сообщества либо с преобладанием соленопорацеи, либо кораллов **Astraeomorpha**: из других форм здесь встречались сесильные фораминиферы, губки, **спонгиоморфиды (Spongiomorpha)**, мшанки и табулозои. В защищенных участках центральной части рифа господствовали сообщества **кальциспонгий - Paradeningeria** и Colospongia, в которых представители других групп - мшанок, табулозои, гидрозой, кораллов, **сесильных фораминифер (Miliolidae)**, микропроблематических организмов (Microtubus, Radiomura, Bacinella и др.) имели второстепенное значение. В таких же условиях развивалось кораллово-гидроидное сообщество, в котором кораллы имели низкорослые и желваковидные колонии (Astraeomorpha, **Coccophyllum**, Pamiroseris); к гидроидным относились Spongiomorpha и условно Disjectopora; довольно обычны были губки Paradeningeria; встречались редкие одиночные кораллы, фораминиферы (Miliolidae), микропроблематика. Во всех этих сообществах затишных участков часто формировались корки **спонгиостроматных** водорослей.

В основании рифа отмечалось сообщество, состоявшее из одиночных кораллов Distichophyllia (= Montlivaultia) и Procycolithes и кораллов, характеризовавшихся низкими колониями, а также табулозои и мшанок, которые обычно обрастали скелеты кораллов. Встречались губки Paradeningeria, фораминиферы (Miliolidae), проблематичные **Lamellata**, Microtubus, Radiomura, Bacinella и др. (Senowbary-Daryan, 1980).

Таким образом, к конструкторам, образывавшим каркас альпийских поздне-триасовых рифов, принадлежали кораллы, гидроидные полипы, губки и табулозои, к основным инкрустирующим связывавшим каркас формам - кораллы Retiophyllia, губки Paradeningeria, к субдоминантам - губки Colospongia и **Molengraafia** и гидроидные полипы, а также проблематичные организмы (**Lithocodium**, Bacinella, Radiomura, Tubiphytes и др.), фораминиферы (**Alpinofragmium**, милиолиды), красные (Solenopora, Руспородиум, Thaumatoroporella), **спонгиостроматные**, реже зеленые водоросли (Flügel, 1979; Stanton, Flügel, 1987).

Надо сказать, что не всеми исследователями постройки типа описанных "рифов" Фейхтенштейн и Грубер считаются настоящими рифами: они относятся к структурам типа современных биогермов, сформированных сифоновыми водорослями **Halimeda**, на основании преобладания в составе этих построек не скелетов **каркасостроителей**, а осадков из раковинного детрита, терригенного материала, цемента и **микритовых** корок (Reid, Ginsburg, 1986).

В море района южной Испании, по-видимому, открытого на запад, в Атлантику, а не в океан Тетис, в области сублиторали, вне действия штормовых волн и сильных течений в рэтское - раннегетанское время небольшие постройки создавались серпулидами и известковыми водорослями (**дазикладиевыми** и Thaumatoroporella). В самих постройках и между ними жили многочисленные **брахиоподы** (Braga, Lopez-Lopez, 1989).

Западнокарпатское море

В поздне триасовом море Западных Карпат в прибрежной зоне, где колебалась соленость, на доломитовых илах селились **остракоды** и фораминиферы, а в приливно-отливной зоне обычны были двустворки Gervillia, Myophoria, иногда **Chlamys**. Глубже, на более стабильных известковых илах в защищенных участках

верхней сублиторали существовало сообщество **двустворок** *Gervillia* (эпибиссусные) - *Myophoria* (**инфаунные**), дальше от берега - сообщество **эпифаунных** *Propeamussium*, *Gryphaea* и *Gervillia*, сообщество мегалодонтид (**эпифаунные**, свободно лежавшие) - *Lopha* (цементировавшиеся) - *Corbula* (инфаунные) и сообщество **Cardita** (эпифаунные) - *Nuculana* (инфаунные) и **гастропод**. Во все эти сообщества входили губки, **брахиоподы**, иглокожие, **фораминиферы**; среди последних наиболее многочисленными были *Involutina*, а менее частыми *Glomospirella*, **Glomospira** и др.; иногда здесь жили **скафоподы**, **наблюдалась** скопления водорослей (вероятно, зеленых) и живших на них мелких гастропод. Локально на плотных и твердых грунтах было развито сообщество кораллов (*Stylophyllum*, *Phacelostylophyllum*), известковых губок и гастропод (*Pseudomelania*, **Melania**), а на известковых уплотненных песках - сообщество брахиопод *Rhaetina* и *Zygmayerella* и **эндобиссусных** *Modiolus*.

На **глубинах 10–50 м** и на **карбонатно-ракушечных** грунтах, возникших на месте существования сообществ двустворок *Placunopsis*, *Atreta* и *Rhaetavicula*, в условиях высокой гидродинамики часто формировались **биостромы** и **останцовые** рифы, построенные **склерактиниями** (*Parathecosmilia*, *Rhaetiastraea*, **Astraeomorpha** и др.). В **каналовидных** депрессиях и полостях биостромов на **детритовом** грунте, возможно, скрепленном водорослями, селились многочисленные якорные брахиоподы *Rhaetina*, а также кораллы *Retiophyllia*.

В лагунах между **биостромами** преобладали сообщества двустворчатых моллюсков и брахиопод. Среди двустворок наиболее характерными были эпифаунные **биссусные** *Rhaetavicula*, **Chlamys**, *Propeamussium*, **Gervillia**, свободно лежавшие *Gryphaea*, цементировавшиеся *Placunopsis*, *Atreta*, *Lopha*, *Plicatula*, инфаунные *Nuculana*, *Isocyprina*, **эндобиссусные семинофаунные** *Modiolus*. Из брахиопод обычными были якорные *Rhaetina* и *Zygmayerella*. К водорослевым поселениям были приурочены **гастроподы**. Встречались здесь кораллы (*Pinacophyllum*, **Pamiroseris**), и фораминиферы (*Involutina*, *Glomospirella*, *Glomospira* и др.).

Мористее биостромов на глубинах **25–60 м** были распространены эпифаунные биссусные (*Chlamys*, **Eopecten**, *Parallelodon*) и инфаунные (**Protocardia**) **двустворки** и фораминиферы, а на глубине около 90 м - *Chlamys* и криноидеи. Глубже 100 м господствовали анаэробные условия (**Michalik**, **Jendrejáková**, 1978; Michalik, 1982).

На других участках этого же моря на глинисто-известковых илах открытого мелководья также были многочисленны двустворки: *Placunopsis*, **Ctenostreon**, *Lopha*, *Mysidioptera*, **Cassianella** – цементировавшиеся, биссусные и свободно лежавшие сестонофаги, а также брахиоподы - якорные и свободно лежавшие - *Rhaetina*, *Zygmayerella*, **Zeilleria**, *Fissirhynchia*, а также цементировавшиеся на створках других брахиопод *Thecospira* и *Vactrinum*; встречались мшанки *Berenicea* и *Stomatopora*, **серпулиды**, гастроподы **Straparollus**. На плотном детритово-ракушечном грунте обычно селились эпифаунные биссусные *Chlamys*, *Eopecten*, **Pteria**, **Mytilus**, *Gervillia*, *Mantellum*, семинофаунные эндобиссусные *Modiolus*, инфаунные *Myophoria* и *Pleuromya* и гастроподы *Straparollus*. На мягких глинисто-известковых илах с большим количеством органического вещества частыми были инфаунные двустворчатые моллюски *Pholadomya* и брахиоподы *Zeilleria* и *Oxycolpella*, селившиеся гнездами (Michalik, 1977).

Кавказское море

В зоне сублиторали ниже базиса волн были распространены фораминиферы (*Nodosaria*, *Fronicularia*, **Lenticulina**, **Quinqueloculina**, *Ophthalmidium*, **Agathammina**, *Agathamminoides*, *Involutina* и др.), иглокожие, губки, брахиоподы, мшанки, кораллы, гастроподы, двустворчатые моллюски и водоросли — красные и зеленые. Местами были развиты органогенные постройки, каркасными организмами для которых служили известковые губки и красные водоросли *Solenopora*, а также

кораллы: подчиненное значение имели мшанки (кодиевые) водоросли и цианобактерии. Из других сопутствующих групп отмечались **гастроподы**, **фораминиферы** (*Quinqueloculina*, *Opthalmidium*, *Nodosaria* и др.), иглокожие, **брахиоподы**, мшанки, двустворчатые моллюски. В лагунах, отгороженных этими **биогермными** структурами, преобладали двустворчатые моллюски, реже встречались брахиоподы, иглокожие, фораминиферы (Ефимова, 1986). В других районах органогенные постройки возникали преимущественно за счет проблематик и водорослей (*Tubiphytes*, *Girvanella* или *Microcodium*, **дазикладиевые**) и их продуктов жизнедеятельности (**онколиты**, строматолиты). Жили среди этих построек брахиоподы, иглокожие (криноидеи, голотурии), фораминиферы (Назаревич и др., 1986).

Памирское море

В Памирском геосинклинальном море Тетиса на мелководье в условиях активной гидродинамики в конце среднего - позднем триасе формировались биогермы, а в более затишной обстановке — **биостромы**.

Биостромы, возникшие за счет коралловых "лугов", формировались кораллами *Volzeia*, *Craspedophyllia*, *Conophyllia*, *Omphalophyllia*, *Rhopalophyllia*, *Myriophyllum*, губками-кальциспонгиями *Praecocynella* и гидроидными *Actinostromaria*. Биогермы были сложены кораллами *Pachysolenia*, *Volzeia*, *Thamnotropis*, *Tropiastraea* и гидроидными *Actinostromellites*; здесь жили **эпибиссусные** двустворчатые (*Pteria*, *Mytilus*) и головоногие (*Joannites*, *Megaphyllites*) моллюски. Местами биогермы и биостромы были построены водорослями, гидроидными и кораллами (*Volzeia*, *Conophyllia*).

Другая зона развития рифов была приурочена к подводным поднятиям осевой зоны геосинклинали. Здесь развивались рифы типа столовых (без фаций волнолома и рифового шлейфа из крупнообломочных отложений). Первично (до начала раннего нория) в этой зоне преобладали водоросли - зеленые *Gyroporella* и *Diplogora* и красные - *Solenopora* и *Parachaetetes*, наряду с которыми жили кораллы *Pachysolenia*, *Pachydendron*, *Protoheterastrea*, *Cerioheterastrea*, *Toechastraea*, ***Astraeomorpha***. Затем кораллы начали преобладать, будучи представлены родами *Cuifia*, *Parathecosmilia*, *Paradistichophyllum*, *Oedalmia*, *Stylophyllopsis*, *Lepidophyllia*, *Astraeomorpha*, *Procycolites*. Встречались здесь также гидроидные *Ptychochaetetes* и **двустворки-мегалонтиды** (*Neomegalodon*).

В начале позднего нория - перерыв **рифообразования** из-за погружения дна, а затем вновь при оживлении тектонической деятельности сформировался волноломный риф, в котором основными **рифостроителями** были дазикладиевые водоросли *Griphoporella* и *Diplogora*, а среди кораллов отмечались *Cuifia*, *Parathecosmilia*, *Paradistichophyllum*, *Stylophyllopsis*, *Astraeomorpha*.

Затем, после нового перерыва, возникли коралловые "луга" и "лоскутные" рифы из гидроидных ***Stromatomorpha***, ***Spongiomorpha***, *Pamiroseris*, *Pseudoseptifer*, *Bauneia*, *Atrochaetetes*, *Aculeachaetetes* и кораллов *Cuifia*, *Distichophyllia*, *Paradistichophyllum*, *Retiophyllia*, *Palaeoastraea*, *Toechastraea*, *Stylophyllopsis*, *Lepidophyllia*, *Heterastrea*, *Syathocoenia*, *Astraeomorpha*, *Pamiroseris*, *Cuifastraea*, *Gillastraea*. Здесь также жили фораминиферы *Homospirella*, *Auloconus*, губки-кальциспонгии *Ambly-siphonella*, *Colospongia*, *Hodsia*, брахиоподы *Euxinella*, *Laballa*, *Sinuocosta*, *Rhaetina*, *Triadithyris*, *Zeilleria*, двустворчатые эпибиссусные (*Chlamys*, *Rhaetavicula*, *Indopecten*) и **инфаунные** (*Myophoria*) моллюски. В предрифовой зоне со стороны открытого шельфа господствовали фораминиферы *Agathammina*, *Aulotortus*, *Glomospirella*, *Tolyrammina*, *Sigmoiliina*, губки *Molengraaffia*, *Ambly-siphonella*, *Corynella*, гидроидные *Stromatomorpha*, *Bauneia*, *Aculeachaetetes*, *Pseudospirifer*, кораллы *Volzeia*, *Paradistichophyllum*, *Parathecosmilia*, *Palaeoastraea*, *Oedalmia*, *Distichomeandra*, *Toechastraea*, *Stylophyllopsis*, *Astraeomorpha*, *Pamiroseris*, брахиоподы *Halorella*, *Halorel-*

loidea, двустворчатые моллюски **Astarte**. В рэтское время вновь сформировался волноломный риф из водорослей *Solenopora*, **Parachaetetes**, *Acicularia*, *Terquemella*, губок **Molengraaffia**, *Corynella*, *Amblysiphonella*, гидроидных **Stromatomorpha**, кораллов *Parathecosmilia*, *Retiophyllia*, *Toechastraea*, *Cyathocoenia*, **Astraeomorpha**, *Proscyclolites*, **Cuifastraea**, к рифолюбам принадлежали **фораминиферы-инволютиниды** (*Involutina*). Местами в зоне рифовых построек встречались головоногие (**нектобентосные**) моллюски, а также разнообразные **двустворки** — **эпифаунные бисусные** и свободно лежавшие *Daonella*, *Posidonia*, *Pecten*, *Velopecten*, *Megalodon*, *Dicerocardium*, *Monotis*, **Chlamys**, *Rhaetavicula*, **Cassianella**, **Gervillia**, **Grammatodon**, **инфаунные** *Myophoria*, *Homomya*, *Gonodon* и др. (Мельникова, 1980; Dronov et al., 1982; Дронов, Мельникова, 1986). В сублиторальной зоне между двумя полосами органогенных построек господствовали **нектобентосные** головоногие - ближе к прибрежной зоне - *Placites*, *Arcestes*, *Phacophyllites*, **Flemingites**, **Euomorphotis**, *Tropites*, *Jovites* и др., а ближе к осевой зоне - *Sagenites*, *Rhacophyllites*, *Placites*, *Halorites*, *Arcestes* и др. и двустворчатые моллюски — псевдопланктонные или эпифаунные *Halobia*, *Daonella*, *Posidonia*, эпифаунные *Monotis* и *Velopecten*, встречались гидроидные полипы *Heterastridium* и редкие **брахиоподы** *Halorella* (Dronov et al., 1982).

В других районах Памирского моря органогенные постройки в средне-триасовое время (ладин - норий) слагались водорослями: красными *Solenopora* и зелеными *Acicularia*, *Diplopora*, *Gyroporella*; большую роль играли крупные свободно лежавшие двустворки *Megalodon* и *Dicerocardium*, образовавшие банки; многочисленными были **фораминиферы**, гидроидные полипы, склерактинии, **гастроподы**, брахиоподы и двустворки (кроме уже упомянутых) (Кушлин, 1968).

Дальневосточные моря

В морях Приморья также были распространены **биогермные** постройки, включая рифы (Краснов и др., 1975; Пунина, 1987а, б). **Рифостроителями** были **кораллы-склерактинии** (*Thecosmilia*, *Isastraea*, *Margarastraea*, *Heterastraea*, *Parathecosmilia*, *Volzeia*, *Stylophyllum* и др.), известковые красные водоросли (*Solenopora*), известковые губки *Calcarea* (*Molengraaffia*, *Hodsia*) и сфинктозои (*Cryptocoelia*), гидроидные полипы (**Stromatomorpha**), **строматопороидеи**, **хететиды** (*Bauneia*, *Blastochaetetes*), губки, мшанки (*Reptonodicava*, **Buria**). Рифолюбам были фораминиферы (**Textulariidae**, *Lagenidae*), двустворчатые моллюски, в том числе формировавшие банки *Megalodontidae*, а также эпифаунные сестонофаги *Pteria*, *Posidonia*, *Halobia* и др., **гастроподы** (*Macrochilina*, **Purpuroidea**, *Hologyga* и др.). Рифы образовывались на поднятиях, отмелях, банках, а в котловинах между ними отлагались **илы**, богатые кремнеземом, на которых бентос был очень обеднен, а в толще воды жили многочисленные радиолярии.

В целом, в рифах Тетиса в норийское (и рэтское) время особенно большую роль играли склерактинии, колонии которых достигали 10 м в высоту. Эти рифы характеризовались зонированием и сложными взаимоотношениями слагающих их организмов, имели крутые склоны, а определенная ориентация колоний кораллов свидетельствовала о существовании **приливно-отливных** каналов и способности построек противостоять волновым воздействиям в обстановке высокой гидродинамики (G. Stanley, 1988).

Североамериканские моря

Моря западной части Северной Америки, относившиеся к восточной окраине палео-Тихого океана, изучены в районах штатов Айдахо, Невады, Орегона (**Kumel**, 1957; G. Stanley, 1979, 1980, 1982, 1986; Laws, 1982; Carr et al., 1984; Newton, 1986, 1987; G. Stanley, **Senowbary-Daryan**, 1986; Reid, Ginsburg, 1986; Newton et al., 1987).

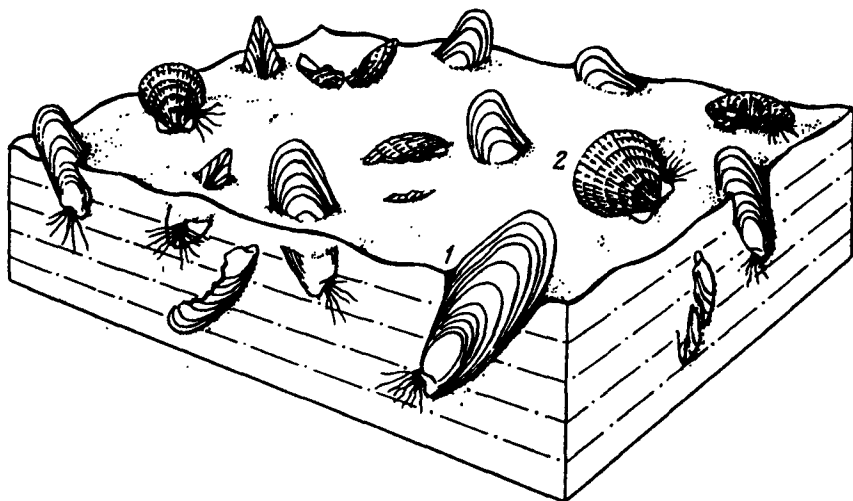


Рис. I.1.14. Трофическое ядро ассоциации *Curionia* песчано-глинистых грунтов прибрежной зоны поздне триасового моря в районе Канады (Laws, 1982, рис. 9)

/ - *Curionia*; 2 - пектиноидеи

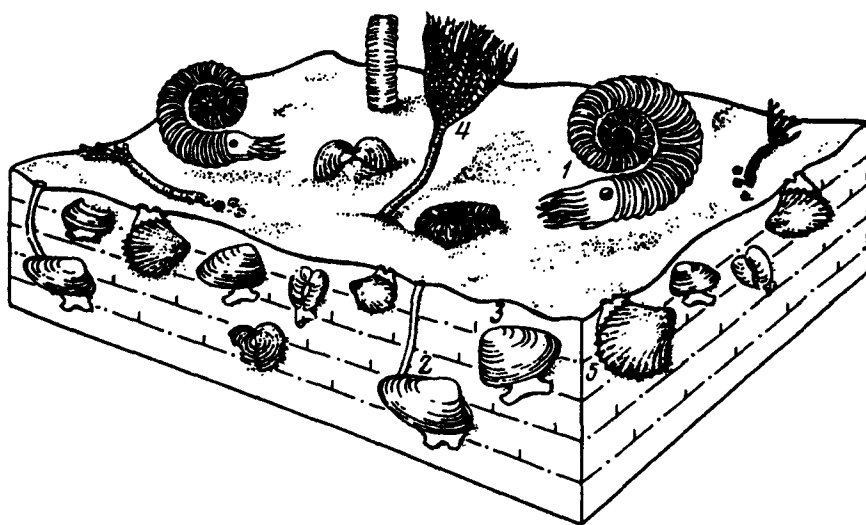


Рис. I.1.15. Трофическое ядро ассоциации *Nuculoma* известковых илов прибрежного мелководья поздне триасового моря в районе Невады (Laws, 1982, рис. 8)

1 - *Choristoceras*; 2 - *Mallettiidae*; 3 - *Nuculoma*; 4 - *Pentacrinus*; 5 - *Septocardia*

В раннетриасовое время на мелководье, в условиях активной гидродинамики, на алеврито-известковых грунтах преобладали двустворчатые моллюски и брахиоподы, но их разнообразие и численность были низкими. Из двустворок здесь жили эпифаунные биссусные *Claraia*, *Eumorphotis*, *Anodontophora*, *Pseudomonotis*, *Gervillia*, *Myalina*, из брахиопод - зарывавшиеся *Lingula* и якорные *Terebratula*, *Spiriferina* и *Mentzelia*; встречались гастроподы *Bellerophon*. На чисто известковых грунтах двустворчатые моллюски (*Eumorphotis*, *Pseudomonotis*, *Myalinidae*) часто образовывали банки; встречались брахиоподы, криноидеи *Pentacrinus*, редкие мелкие гастроподы. Дальше от берегов, вероятно, на больших глубинах, на илистых

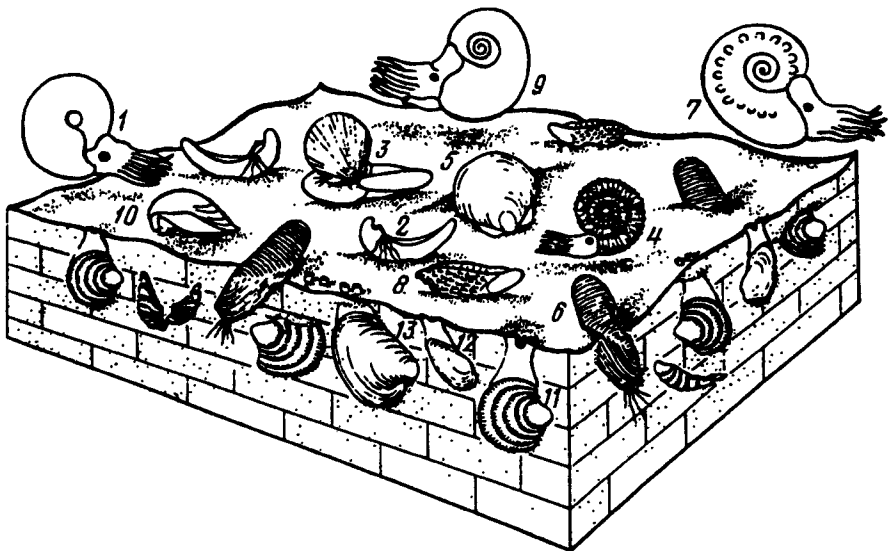


Рис. I.1.16. Трофическое ядро ассоциации *Tutcheria* (там же, что на рис. I.1.14 и 15 - Laws, 1982, рис. 7)

1, 4, 7, 9 – головоногие моллюски (/ - вид наutilus; 4 - *Cyclocelites*; 7 - *Pleuronautilus*; 9 - *Rhacophyllites*);
 2 - *Cassianella*; 3 - *Chlamys*; 5 - пектиноидеи; 6 - *Permophoridae*; 8 - *Plicatula*; 10 - теребратулиды;
 11 - *Tutcheria*; 12 и 13 - *Unionites*

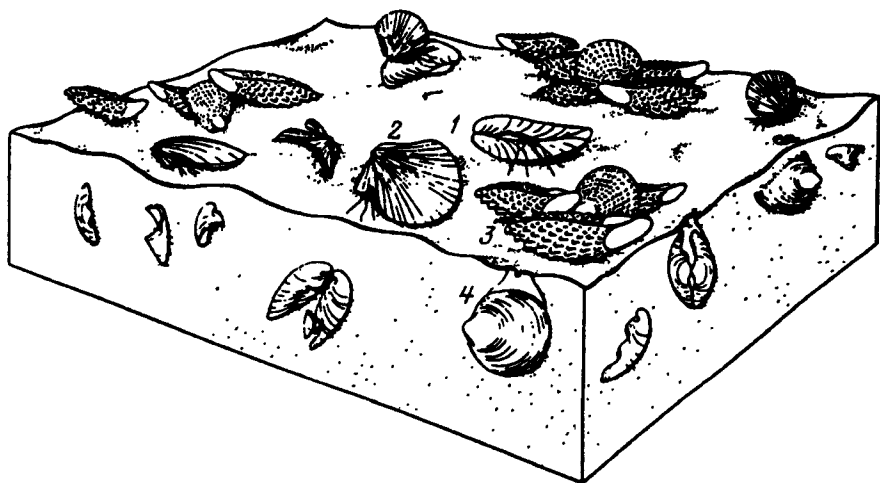


Рис. I.1.17 Трофическое ядро ассоциации *Plicatula*, располагавшейся на плотных известковых грунтах мелководья **позднетриасового** моря в районе Невады (Laws, 1982, рис. 6)

1 - *Arcavicula*; 2 - *Chlamys*; 3 - *Plicatula*; 4 - *Schafaeutia*

грунтах и, по-видимому, в условиях дефицита кислорода многочисленными и разнообразными были **нектобентосные** головоногие моллюски и **конодонтофориды**, реже **двустворки** *Claraia* и некоторые другие, из **брахиопод** - *Lingula*.

Для **среднетриасовых** морей данные о сообществах "ровного дна" практически отсутствуют, а в **позднетриасовое** время на шельфе Невады в прибрежной зоне на **терригенных, песчано-глинистых**, достаточно мобильных грунтах существовало

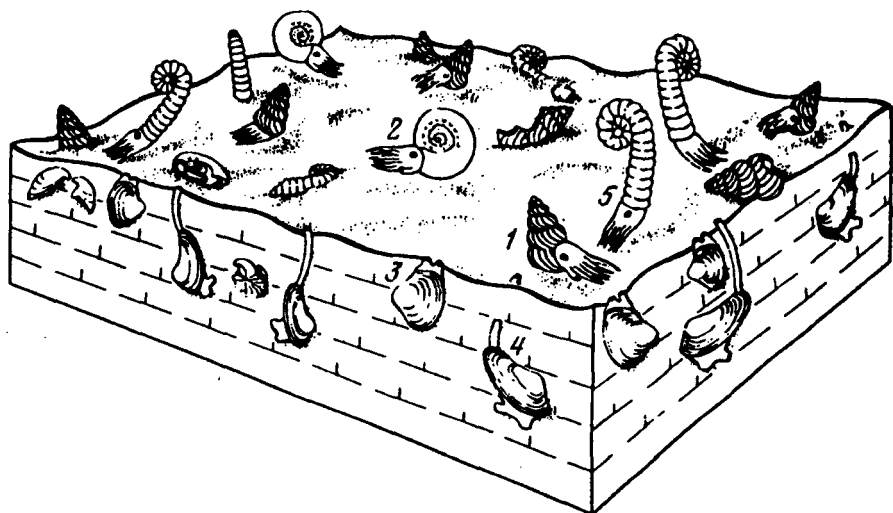


Рис. I.1.18. Трофическое ядро ассоциации *Cochloceras* известковых илов открытого шельфа поздне триасового моря в районе Невады (Laws, 1982, рис. 5)

/ - *Cochloceras*; 2 - *Eremites*; 3 - *Miophoricardium*; 4 - *Nuculana*; 5 - *Rhabdoceras*

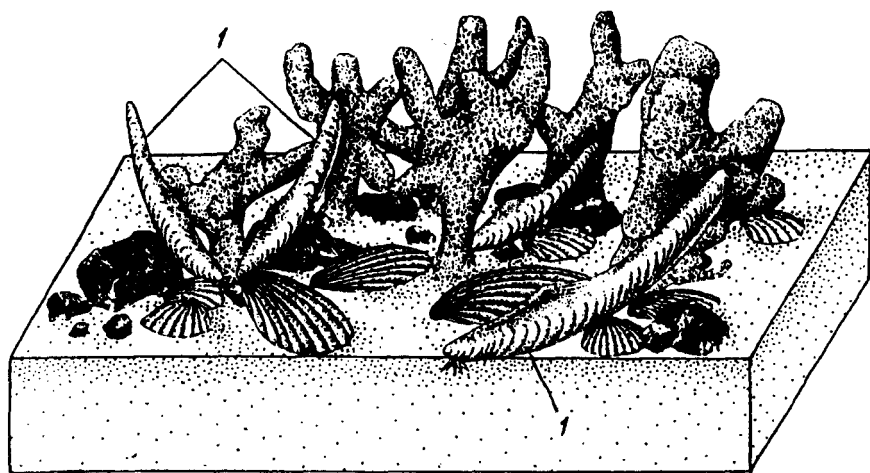


Рис. I.1.19. Реконструкция образа жизни двустворчатых моллюсков *Gervillia* (1), живших в пределах поздне триасовых коралловых построек района Орегона (Newton et al., 1987, рис. 17)

сообщество *Cirigonia*, в котором преобладали двустворки — эндобиссусные сестонофаги *Cirigonia*, а также встречались эпифаунные биссусные сестонофаги-пектиноидеи (рис. I.1.14). На известковых илах с детритом и примесью песка отмечались сообщества *Nuculoma* и *Tutcheria*. В первом из них господствовали инфаунные двустворки: детритофаги *Nuculoma* и *Mallettiidae* и сестонофаг *Septocardia*, реже встречались инфаунные сестонофаги *Unionites* и *Myophoria* и эпифаунные сестонофаги — пектиноидеи и криноидеи *Pentacrinus* (рис. I.1.15). Частыми были головоногие моллюски - эпифаунные падалеяды и/или хищники *Choristoceras* и нектобентосные хищники *Arcestes* и *Pleuonautilus*.

Сообщество *Tutcheria* было очень разнообразным (рис. I.1.16). В нем господствовали двустворки — **инфаунные** сестонофаги рода *Tutcheria*, кроме которого здесь жили представители этой же экологической группировки - *Myophoria*, *Septocardia*, *Unionites* и др. более редкие, **эпифаунные** сестонофаги *Plicatula*, *Cassianella*, *Chlamys* и другие пектиноидеи, **эндобиссусные** сестонофаги ***Permophoridae*** и инфаунные детритофаги *Malletiidae*, а также **брахиоподы** из теребратулид (якорные). Обычными были головоногие моллюски — эпифаунные **падаляды** и/или хищники *Cycloceltites* и более редкие *Choristoceras* и нектобентосные хищники *Arcestes*, *Phacophyllites*, *Pleuromutilus*. Встречались **остракоды**, **фораминиферы** и иглокожие.

На достаточно плотном известковом субстрате, в условиях умеренной гидродинамики на мелководном шельфе существовало сообщество *Plicatula*, в котором рукаводящая форма относилась к **эпифаунным** сестонофагам. Менее частыми были относившиеся к этой же эколого-трофической группировке *Arcavicula*, *Chlamys* и др. и инфаунные сестонофаги ***Schafaeutlia*** и *Tutcheria* (рис. I.1.17). Редко встречались головоногие моллюски (*Arcestes*).

На известковых илах открытого шельфа было развито сообщество детритофагов и падалядов/хищников - **гетероморфных** аммоноидей *Cochloceras* (**эпифаунный падаляд/хищник**) и *Rhabdoceras* (**инфаунный** детритофаг). Кроме них, в сообщество входили двустворки - инфаунные детритофаги *Nuculana* и инфаунные сестонофаги, мелко зарывавшиеся ***Myophoricardium*** (рис. I.1.18), а также головоногие моллюски - нектобентосные и нектонные хищники *Eremites*, *Paranutilus*, *Pleuromutilus*, *Rhacophyllites*.

Во всех сообществах, кроме двустворчатых и головоногих моллюсков, встречались немногие брахиоподы (**теребратулиды**), **криноидеи**, фораминиферы, остракоды.

Кроме описанных сообществ "ровного дна" в **средне-позднетриасовых** североамериканских морях вокруг отдельных островов или в районах архипелагов в **палео-Тихом** океане на карбонатных шельфах возникали органогенные постройки, большей частью имевшие характер биогермов или "рифовых холмов", а не настоящих рифов (G. Stanley, 1979, 1980, 1982, 1986, 1988). В среднем триасе основными строителями этих построек были известковые водоросли, фораминиферы, губки, двустворчатые моллюски; в карнии основная роль принадлежала спонгиоморфам, табулозоям, губкам и некоторым кораллам, а в нории наряду со **спонгиоморфами** большую роль стали играть и кораллы.

На первой стадии илестый субстрат колонизировался известковыми губками ***Sphinctozoa*** (*Ascosymplegma*, *Polytholusia*) и брахиоподами — ринхонеллидами, **спириферидами** и теребратулидами. Затем на плотном субстрате, созданном губками, развивались инкрустирующие и ветвистые кораллы (*Palaeastraea*, ***Astraeomorpha***, ***Cyathocoenia***, ***Margarastraea***, *Distichophyllia*, *Retiophyllia*, ***Pamiroseris***, ***Gablonozeria*** и др.) и **спонгиоморфы** (*Spongiomorpha*, *Heptastylis*), а также губки-сфинктозои (***Amblysisphonella***, *Ascosymplegma*, ***Waagenella***, ***Cryptocoelia***). Вершину постройки часто слагали ветвистые колонии *Retiophyllia*. На таких кораллово-**спонгиоморфных** постройках в их углублениях и на поверхности, а также на карбонатных грунтах между постройками жили ракообразные и многочисленные двустворчатые моллюски. Больше всего среди них было **эпибиссусных** форм - крупных **птериоидей**, пектиноидеи и **лимноидей**, живших на песчаных грунтах или в углублениях **биогермных** построек - *Mysidioptera*, *Crenamussium*, *Antiquilima*. К цементаторам относились широко распространенные *Liostrea* и *Lopha* и менее частые **устрицеподобные** ***Terquemiidae*** (?***Enantiostreon***) и *Plicatula*. *Liostrea* нарастали на раковины других экземпляров этого же рода, а также на створки *Lopha*, **?*Enantiostreon*** и других **двустворок**, а *Plicatula* - на колонии гидроидных полипов-

спонгиоморф. На известковых песках селились **реклайнеры** (свободно лежавшие на выпуклой створке) *Cassianella*, а также **инфаунные**, обычно неглубоко зарывавшиеся, **тригонионидеи** *Eugonia*, *Minetrigonia*, ?*Frenquelliella*, а также **Tutcheria**, **Astarte**, **эпифаунные сифонатные** *Septocardia*, **эндобисусные семинфаунные** *Palaeocardita*. Представители остальных родов были редки. Преобладали **сестонофаги**, а **детритофаги (нукулоидные формы)** встречались редко.

Кроме двустворчатых моллюсков здесь жили **гастроподы, брахиоподы**, головоногие моллюски, криноидеи, морские ежи, **фораминиферы (текстулярииды, эндотириды, и роталидо-подобные)**. Известковые водоросли были редки или отсутствовали (G. Stanley, 1979, 1980; Newton, 1986; Newton et al., 1987). Последнее обстоятельство служит дополнительным подтверждением, что многие из этих биогермных построек формировались в относительно глубокой спокойной обстановке, а кораллы, кроме ветвистых *Retiophyllia*, еще не были **герматипными** (G. Stanley, 1980).

Многие постройки представляли собой структуры, аналогичные современным биогермам, сформированным зелеными сифоновыми водорослями *Halimeda*, так как эти структуры были сложены, в основном, не каркасостроителями, а продуктами деятельности продуцентов осадка - ракушечными песками, илами с **ракушей** и др., к которым присоединялись **терригенные и хемогенные** компоненты (Reid, Ginsburg, 1986).

В то же время наряду с этими **спонгиоморфно-коралловыми** постройками в некоторых участках формировались и структуры типа альпийских рифов, которые можно считать аналогами современных рифов. Примерами их могут служить норийские рифы Орегона (горы Уоаллау) и некоторые рифы Южного Юкона. Они были сложены кораллами - колониальными *Pamiroseris*, *Astraeomorpha*, *Retiophyllia*, *Procycolites*, *Gablonzeria*, *Cyathocoenia* и одиночными ветвистыми *Distichophyllia*, губками сфинктозоями *Colospongia*, *Dictyocoelia*, *Follicatena*, *Paradeningeria* и др. и инозоями (*Peronidella*) и красными водорослями (*Solenoporaceae*). Среди других организмов, приуроченных к рифам, были **спонгиоморфы (Spongiomorpha, Stromatomorpha)**, **дизъектопориды**, табулозои, микропроблематика *Vaccinella* и *Radiomura*, **сесильные** фораминиферы, а также гастроподы, двустворчатые моллюски, брахиоподы, криноидеи, морские ежи, ракообразные, включая остракод, фораминиферы, мобильные и свободно лежавшие; обычными были цианобактерии (G. Stanley, **Senowbary-Daryan**, 1986; Reid, **Tempelmen-Kluit**, 1987). Глубина, на которой формировались рифы, была порядка 10 м и меньше. Пионерными формами были спонгиоморфы, вслед за которыми селились **кальциспонгии**, склерактинии и известковые водоросли.

В межрифовых участках на известковых же грунтах в спокойных условиях преобладали *Spongiomorpha*, а местами сфинктозои *Polytholosis* и **кустовидные** склерактинии *Retiophyllia*, встречались **Inozoa (Ascosymplegma)**, нитевидные известковые водоросли, крупные **двустворки** *Dicerocardium*, устрицы, гастроподы, фораминиферы (*Trochammina*, *Tetrataxis*, *Endothyra* и др.), **остракоды**, табулозои и некоторые другие организмы (Reid, Tempelmen-Kluit, 1987).

Спонгиоморфно-коралловые постройки могли формироваться и на довольно больших глубинах, в спокойной обстановке, где известковые водоросли были редки (встречались *Solenopora* и **Gymnocodium**). Такого типа банка отмечена для позднего нория района Аляски (G. Stanley, 1979). Банка сформирована *Spongiomorpha* и склерактиниями *Cyathocoenia*, *Coccophyllum*, *Gablonzeria*, **Margarastraea**, *Distichophyllia*, *Oppelismilia*, *Pamiroseris*, *Retiophyllia*. Жили здесь также брахиоподы, гастроподы, головоногие моллюски, морские ежи, криноидеи, встречены пелагические **гидрозои Heterastridium** и псевдопланктонные двустворки **Halobia**.

И.1.6. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРИАСОВЫХ ШЕЛЬФОВЫХ СООБЩЕСТВ

Экологический (этолого-трофический) состав **бентосных шельфовых сообществ** триасовых морей приведен в табл. I.1.2. Ярусирование **эпифауны** и **инфауны** сохранялось в таком же виде, как в позднем палеозое. Самый верхний ярус над грунтом (выше 10 см) занимали среди сестонофагов **криноидеи**, ярус от +5 до +10 см - губки, мшанки, некоторые двустворчатые моллюски, криноидеи, голотуroidеи, со второй половины триаса кораллы, от 0 до +5 см — губки, двустворчатые моллюски, мшанки, кораллы, криноидеи, **голотуриидеи**, офиуроидеи, морские звезды. Среди **инфаунных** сестонофагов, занимавших ярус от 0 до -6 см, были двустворчатые моллюски и **полихеты**, меньшую роль играли беззамковые **брахиоподы**, морские ежи, ракообразные, а наиболее глубокие ярусы (ниже -12 см) оккупировали лишь двустворки и черви (Ausich, Bottjer, 1990). Детритофаги также жили в различных горизонтах осадка (см. табл. I.1.2).

Распределение отдельных таксонов и **этолого-трофических** группировок по зонам моря показано в табл. I.1.3 и I.1.4, из которых видно, что во всех **раннетриасовых** морях (табл. I.1.3) систематический состав был значительно менее разнообразен, чем в средне- и позднетриасовое время, тогда как этолого-трофический был примерно одинаков.

Рассмотрим более подробно состав сообществ второй половины триасового времени в морях Тропической биогеографической области, где разнообразие бентоса было заметно **больше**, чем в морях Бореальной области (табл. I.1.4).

В лагунах и **придельтовых** участках при пониженной солености, как и в раннетриасовое время, жили двустворчатые и брюхоногие моллюски, брахиоподы, ракообразные и другие членистоногие (Briggs, Gall, 1990).

В прибрежной зоне господствовали двустворчатые моллюски и брахиоподы, характерными были губки и мшанки; меньшее значение имели **фораминиферы**, **хететиды**, **строматопороидеи**, склерактинии, **гастроподы**, **скафоподы**, головоногие моллюски, **серпулиды**, циррипедии, криноидеи, морские ежи. Из этолого-трофических группировок главную роль играли эпифаунные **сестонофаги** и растительная дна, питавшиеся водорослями, много было инфаунных и **семиинфаунных** сестонофагов; обычными были эпифаунные детритофаги и, в меньшей степени — **инфаунные**; встречались **нектобентосные** хищники.

В области мелководного шельфа, наряду с двустворчатыми моллюсками, многочисленными были гастроподы, брахиоподы и головоногие моллюски, обычными - фораминиферы, склерактинии, криноидеи, морские ежи, а остальные таксоны встречались реже. Преобладали эпифаунные сестонофаги, растительная дна и нектобентосные хищники; характерными были **семиинфаунные** сестонофаги; инфаунные сестонофаги и детритофаги встречались часто.

Что касается органогенных построек, представленных рифами и **рифидными** структурами, то в начале триасового времени они отсутствовали. Наиболее древними были анизийские небольшие рифы, формировавшиеся у северных берегов Тетиса (Flügel, 1981, 1982; Fois, Gaetani, 1984; Ho et al., 1980; G. Stanley, 1988 и др.). Рифовые экосистемы восстанавливались дольше, чем сообщества ровного дна (Sheehan, 1985).

В развитии триасовых рифовых сообществ прослеживается определенная этапность. В начале среднего триаса отмечались лишь немногочисленные кальциспонгии, кораллы, табулозои и известковые водоросли, формировавшие корки, а также редкие фораминиферы и мшанки. В конце среднего и начале позднего триаса значительно увеличилась роль **кальциспонгий**, Tubiphytes и водорослей, несколько возросло значение табулозои, кораллов, фораминифер и мшанок, появились спонгиоморфы, **дизъектопориды**, зеленые и красные водоросли и **микророблемы**.

Таблица 112. Этолого-трофические группировки беспозвоночных приасовых морей¹

ЭПИФАУНА		Этологический тип		Этологический тип		Этологический тип		Этологический тип	
Свободные	Прикрепленные	Высокого уровня	Среднего и низкого уровней	Эпифауна		Хищники	Зеркальная и смешанного типа питания	Растительные	
				Сортирующая	Несортирующая				
Форманиниферы Девстворчатые моллюски Гастроподы Хиолиты (T ₁) Ангелиды Ракообразные Кринидеи Стегалеридеи Офиуридеи Гологуридеи Брахиоподы	Кораллы – альционарии Криноидеи Форманиниферы Губки Хететиды Строматопороидеи Фриктозои Липрозои Альционарии Скрематинии (сT ₁) Девстворчатые моллюски Гастроподы Серпулиды Брахиоподы Мишанки Циррипедии Криноидеи	Кораллы – альционарии Криноидеи	Форманиниферы Губки Хететиды Строматопороидеи Фриктозои Липрозои Альционарии Скрематинии (сT ₁) Девстворчатые моллюски Гастроподы Серпулиды Брахиоподы Мишанки Циррипедии Криноидеи	Сортирующая	Несортирующая	Хищники	Зеркальная и смешанного типа питания	Растительные	
									Монопаккофоры Гастроподы Девстворчатые моллюски Хиолиты (T ₁) Остракоды Офиуридеи

ОХФАУНА	Зарывавшиеся	Неглубоко	Двустворчатые моллюски Аннелиды Беззамковые брахиоподы	Гастроподы Двустворчатые моллюски Скафоподы Остриакоды Полихеты Малакостраки Офиуроидеи Голотуриоидеи Конодонтфориды	Полихеты Приапулиды Сипункулиды Офиуроидеи Голотуриоидеи	?Гастроподы Полихеты Приапулиды Малакостраки Меростоматы	Гастроподы Остриакоды Голотуриоидеи Офиуроидеи	X
		Глубоко	Двустворчатые моллюски Аннелиды	?	Черви	?	X	X
	Сверлильщики	Губки Черви Тгуранитес Циррипедии ?Двустворчатые моллюски	X	X	X	X	X	X
		Нектобентос	?Конулярииды (Г ₁)	X	X	Головоногие моллюски Конодонтфориды	X	X
Планктобентос и эпипланктон	Двустворчатые моллюски (эпипланктон) ?Брахиоподы (эпигл.)	X	X	X	X	X	X	
Пелагический планктон	Конодонтфориды Криноидеи (р)	X	X	Головоногие моллюски Меростоматы	Фораминиферы Радиолярии Инфузории Сифозои Сифонофоры Птероподы Остриакоды	X	X	

¹ Жирным шрифтом обозначены преобладавшие в данной группировке таксоны; в разрядку - часто встречавшиеся; р - редкие.

Таблица 1.1.3. Распределение наиболее распространенных таксонов и **этолого-трофических** группировок в различных зонах **раннетриасовых морей**¹

Краевая зона (лагуна, литораль)	Прибрежная зона	Отмели (зона органогенных построек)	Мелководный шельф	Глубоководный шельф
<p>Двустворчатые моллюски Гастроподы Брахиоподы (в том числе лингулиды) Ракообразные</p> <p>Сестонофаги эпифаунные, инфауны е, семиинфаунные</p> <p>Детритофаги сортирующие эпифаунные Растительнойядные</p>	<p>Фораминиферы Двустворчатые моллюски Гастроподы Брахиоподы (в том числе лингулиды) Мшанки Ракообразные</p>	<p>Фораминиферы Губки Двустворчатые моллюски Гастроподы Брахиоподы Мшанки Криноидеи Морские ежи Циррипедии Сестонофаги эпифаунные, редко инфаунные и семиинфаунные Детритофаги сортирующие эпифаунные Растительнойядные</p>	<p>Фораминиферы Двустворчатые моллюски Гастроподы Головоногие моллюски Брахиоподы Остракоды и другие ракообразные Криноидеи Морские ежи</p> <p>Сестонофаги эпифаунные, семиинфаунные, инфаунные</p> <p>Детритофаги сортирующие эпифаунные и инфаунные Детритофаги и/или падалеяды эпифаунные и инфаунные Растительнойядные Хищники нектобентосные</p>	<p>Двустворчатые моллюски Гастроподы Скафоподы Головоногие моллюски Брахиоподы (в том числе лингулиды) Конодонтфориды</p> <p>Сестонофаги эпифаунные, семиинфаунные, ?псевдопланктонные, реже инфаунные Детритофаги инфаунные, реже эпифаунные Хищники нектобентосные, редко эпифаунные</p>

¹ Жирным шрифтом выделены таксоны и **этолого-трофические** группировки, составлявшие ядро сообществ; в разрядку отмечены часто встречающиеся таксоны и группировки; р - редкие.

Таблица I.1.4. Распределение наиболее распространенных таксонов и этолого-трофических фулпировок в различных зонах морей Тропической биогеографической области во второй половине триасового периода¹

Краевая зона (лагуна, литораль)	Прибрежная зона (внутренний шельф)	Зона органогенных построек	Мелководный открытый шельф	Глубоководный шельф
<p>Двустворчатые моллюски Гастроподы Брахиоподы Ракообразные и другие членистоногие</p>	<p>Фораминиферы Губки Хететиды Строматопороидеи Склерактинии Двустворчатые моллюски Гастроподы Скафопады Головоногие моллюски Брахиоподы Мшанки Серпулиды Циррипедии Криноидеи Морские ежи</p>	<p>Фораминиферы Губки*¹ Хететиды (р) Строматопороидеи (р) Склерактинии* Спониоморфиды* Дизъектопоряды* Двустворчатые моллюски Гастроподы Головоногие моллюски Брахиоподы Мшанки* Серпулиды</p>	<p>Фораминиферы Губки (р) Склерактинии Двустворчатые моллюски Гастроподы Скафопады (р) Головоногие моллюски Брахиоподы Остракоды (р) Криноидеи Морские ежи Местами - водоросли красные и зеленые и цианобактерии</p>	<p>Склерактинии Двустворчатые моллюски Гастроподы Скафопады Головоногие моллюски Брахиоподы Циррипедии (р) Криноидеи Морские ежи Конодонтофориды Редкие красные водоросли</p>
<p>Водоросли красные и зеленые</p>	<p>Цианобактерии</p>	<p>Циррипедии Криноидеи Морские ежи Известковые водоросли* зеленые, красные; кальцибионты*, цианобактерии* Микропроблематика*</p>		
<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семинфаунные, детритофаги эпифаунные и реже инфаунные Растительноядные Нектобентосные хищники</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, в основном неподвижно прикрепленные Детритофаги эпифаунные и детритофаги и/или падалеяды (редкие) Растительноядные Нектобентосные хищники</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, семинфаунные, инфаунные Детритофаги инфаунные, реже эпифаунные, как и детритофаги/падалеяды Растительноядные Хищники Нектобентосные</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, семинфаунные и ?псевдопланктонные Детритофаги инфаунные Нектобентосные хищники реже эпифаунные детритофаги и хищники и инфаунные Сестонофаги</p>	

¹ См. сноску к табл. I.1.3, звездочкой отмечены каркастроители.

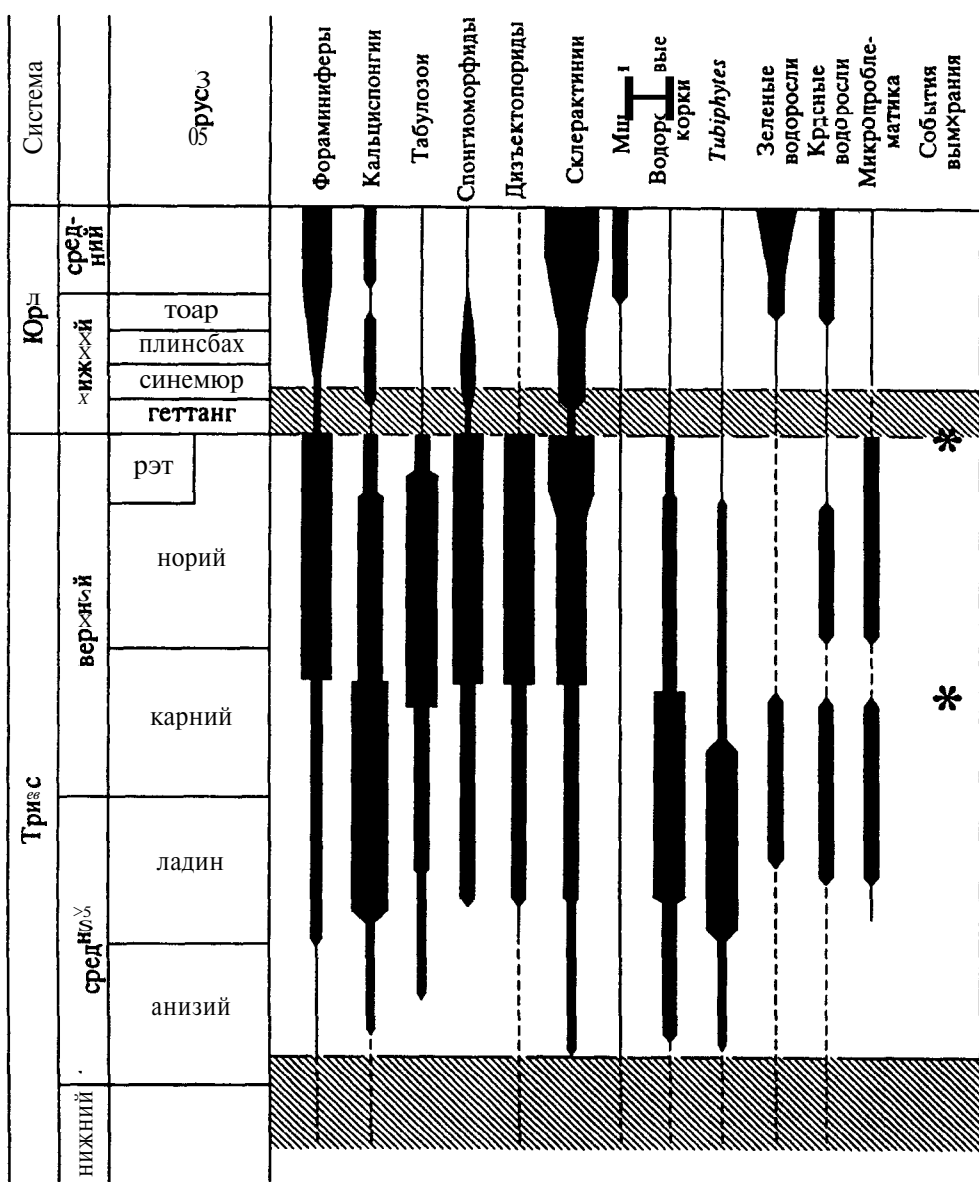


Рис. I.1.20. Относительное значение и разнообразие рифовых организмов и их вымирания в триасе и первой половине юрского периода (G. Stanley, 1988, рис. 3)

Заштрихованные участки отмечают интервалы, в течение которых рифы и рифовые сообщества отсутствовали

тика. Наибольшего разнообразия рифовые сообщества достигли во второй половине позднего триаса (конец **карния** - **норий**), когда наряду с **кальциспонгиями** массовое развитие получили табулозои, **спонгиоморфы**, **дизъектопориды**, кораллы, **фораминиферы**, тогда как красные и зеленые водоросли сохранили свое значение, а водорослевые и **цианобактериальные корки** и **Tubiphytes** сократили распространение (G. Stanley, 1988, рис. 3) (рис. I.1.20). Органогенные постройки были приурочены к прибрежному мелководью, отмелям и краям шельфа. Из

других групп обычными были **фораминиферы**, двустворчатые моллюски, криноидеи. Селились здесь также **гастроподы**, **брахиоподы**, **серпулиды**, **циррипедии**, морские ежи, **нектобентосные** головоногие моллюски. Господствовали **эпифаунные** неподвижно прикреплявшиеся сестонофаги, а **рифолюбы** относились к разным **этолого-трофическим** группировкам - **эпифаунным** подвижно прикреплявшимся и свободно лежавшим сестонофагам, эпифаунным мобильным **детритофагами/или** падалядами, растительнойядным, **нектобентосным** хищникам и/или падалядам, более редким **инфаунным** детритофагам и сестонофагам и **семиинфаунным** сестонофагам.

В области глубоководного шельфа преобладали двустворчатые и головоногие моллюски, причем среди первых было много **?псевдопланктонных** форм. Обычными были нектобентосные **конодонтофориды**; остальные группы (склерактинии, гастроподы, **скафоподы**, брахиоподы, криноидеи, морские ежи) имели меньшее значение. Основную роль играли сестонофаги (эпифаунные, семиинфаунные, **?псевдопланктонные**) и нектобентосные хищники; много было **инфаунных** детритофагов, а **инфаунные** сестонофаги, эпифаунные детритофаги и хищники были более редкими формами.

В морях Бореальной области господствовали двустворчатые моллюски, везде встречались головоногие и брюхоногие моллюски, менее частными были фораминиферы, губки, склерактинии, мшанки, серпулиды, **остракоды**, морские ежи, конодонтофориды. На мелководном шельфе, включая прибрежные районы, преобладали эпифаунные подвижно прикреплявшиеся, реже свободно лежавшие и инфаунные **сестонофаги**; много было растительнойядных и инфаунных детритофагов, а семиинфаунные сестонофаги, инфаунные и эпифаунные детритофаги и/или **падаляды** и нектобентосные хищники играли значительно меньшую роль.

В области глубоководного шельфа жили, в основном, двустворчатые моллюски (**?псевдопланктонные** и эпифаунные подвижно прикреплявшиеся сестонофаги и инфаунные детритофаги), вместе с которыми селились брахиоподы, гастроподы, скафоподы, нектобентосные головоногие моллюски и редкие конодонтофориды. В целом, здесь равную роль играли **?псевдопланктонные** и эпифаунные сестонофаги, инфаунные детритофаги и нектобентосные хищники; редкими были инфаунные сестонофаги и эпифаунные детритофаги и хищники.

1.2. ЮРА (185±5-132±5 или 213-144млнлет)

1.2.1. ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ, КЛИМАТ И ГИДРОЛОГИЯ

В течение юрского периода происходили раскол Пангеи, возникновение **Прото-Атлантического** океана между Африкой и Северной Америкой и разделение **Гондваны** и Лавразии (Smith, **Briden**, 1977; Stevens, 1980; **Barron et al.**, 1981; **Howarth**, 1981, рис. 13.6 и 13.9; **Палеомагнитология**, 1982, рис. 4.15; Ziegler et al., 1982; Зоненшайн и др., 1987а, рис. 13; Тимофеев, Еремеев, 1987, 1989; Hocutt, 1987, рис. 3; Ронов и др., 1989, карты на стр. 55, 57, 59). Представления же о ходе этого процесса различны у различных авторов. Так, предполагается существование уже в первой половине юрского времени эпиконтинентального моря-пролива ("Испанского коридора") между восточной частью Северной Америки и Южной Америкой — Африкой, через центральную часть современной Атлантики и Центральную Америку, которое обеспечивало широкий обмен морскими фаунами в периоды высокого стояния уровня моря (в частности в конце ранней - начале средней юры, см. **Barron et al.**, 1981, pl. 2 и в поздней юре - **Howarth**, 1981, рис. 13.9); при регрессиях этот пролив мог исчезать (**Hallam**, 1983, рис. 2 и 3; **Smith**, **Tipper**, 1986; **Nauss**, **Smith**, 1988). В позднеюрское время такого же рода

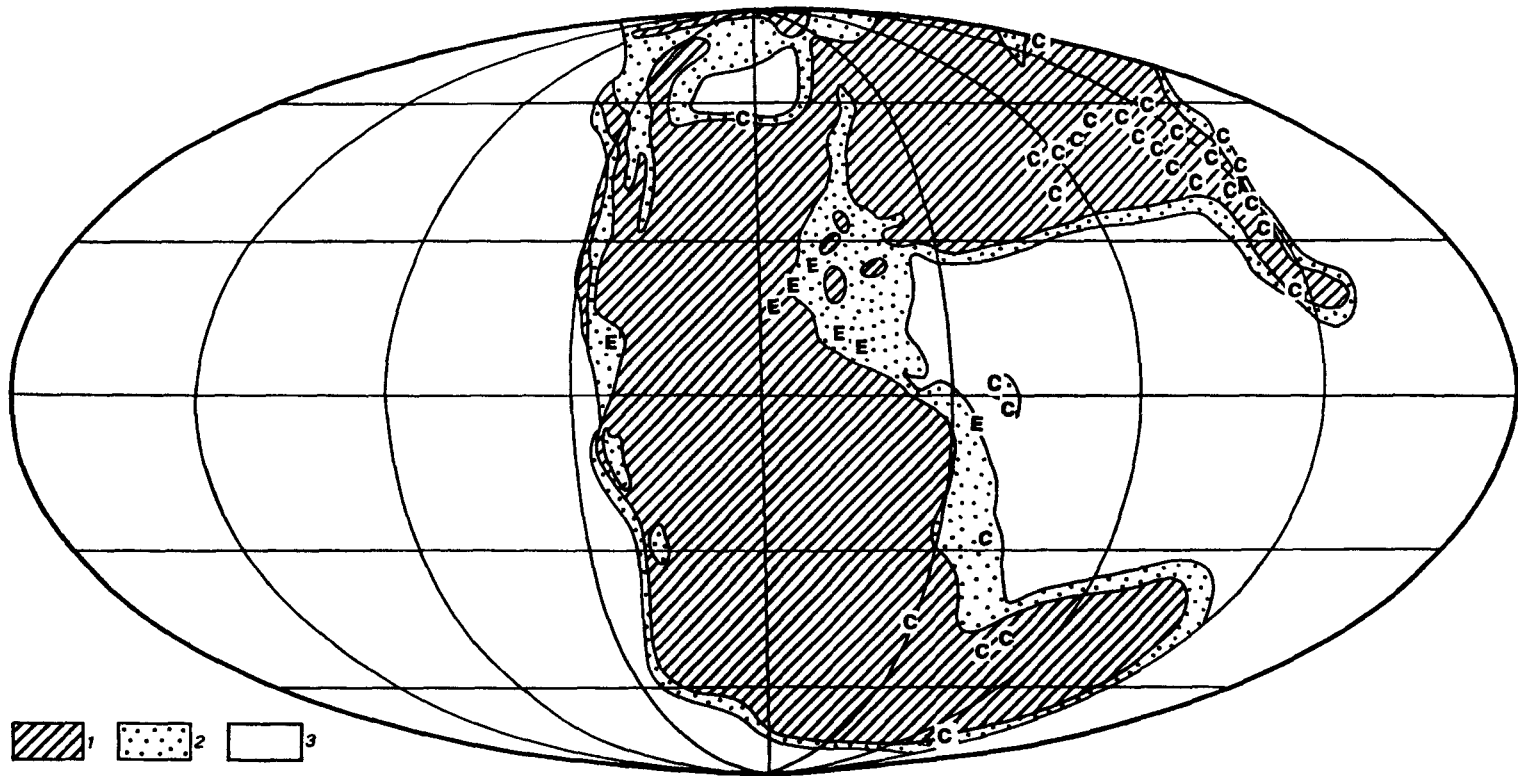


Рис. 1.2.1. Палеогеографическая схема и распространение эвапоритов (E) и углей (C) в раннеюрское (плинсбах) время (Parrish et al., 1982, рис. 10)

1 - суша; 2 - эпиконтинентальные и краевые моря; 3 - глубоководные области

эпиконтинентальный пролив, вероятно, возник между югом Южной Америки и Южной Африкой, с одной стороны, и Антарктидой, с другой (Stevens, 1967; Barron et al., 1981, pl. 3; Hallam, 1983; рис. 1; Hocutt, 1987, рис. 3; Ронов и др., 1989). Таким образом, Гондвана в конце юры разделилась на западную (Южная Америка, Африка) и восточную (Антарктида, Австралия, Индия) части.

Есть предположения о существовании уже с начала юрского времени на месте современного Атлантического океана обширных морских бассейнов и на севере и на юге (Худолей, 1988, рис. 2). Во всяком случае к концу юрского времени западная часть Тетиса соединялась с Палео-Тихим океаном **эпиконтинентальным** или настоящим океаническим проливом (Berggren, 1982; Hallam, 1983, 1985), что привело к развитию глобальной циркумэкваториальной системы течений (Berggren, 1982).

Что касается "океана" Тетис, то, по последним данным, в мезозое он представлял собой **внутриконтинентальное** море шельфового типа и состоял из ряда сообщавшихся мелководных морей, разделявшихся узкими глубоководными проливами (трогами), так что не являлся единой и однородной океанической впадиной (Маловицкий и др., 1982; Ahmad, 1982; Pantič et al., 1983; Архипов, 1984, 1987). В течение **юрского** времени контуры и структура моря, в частности соотношение глубоководных и мелководных зон менялись, но общая картина сохранялась (Архипов, 1984; Зоненшайн и др., 1987б).

Южный полюс был расположен к югу от Антарктиды и Австралии, а Северный - в пределах северо-востока России (Гольберг и др., 1968; **Палеомагнитология**, 1982) или в восточной части современного Арктического бассейна (Палеогеография Севера СССР в юрском **периоде**, 1983). Экватор проходил через северную часть Южной Америки, север Африки, Аравию, Индонезию. Тектоническая активность в течение юрского периода была значительной, особенно усиливаясь в середине и конце этого времени (Ронов, Хаин, 1962; Hallam, 1969b; Ронов и др., 1989). С значительной вулканической деятельностью было связано повышение содержания углекислого газа в атмосфере (**Будыко** и др., 1985). Наиболее интенсивные проявления вулканизма были приурочены к **циркумтихоокеанскому** геосинклинальному поясу и к **Крымо-Кавказскому** региону тетического пояса (Hallam, 1969b).

Климат в юрское время в целом был достаточно теплым и влажным, с минимумом в ранней юре (на границе **геттанга** и **синемюра**, на границе тоара и аалена) и в конце средней юры (бат) и максимумами в конце ранней юры (тоар), середине средней юры (байос) и конце поздней (конец кимериджа и ранневожское время) (Аркелл, 1961; Тейс и др., 1968; Fabricius et al., 1970; Hallam, 1975a, 1982, 1985a; Ясаманов, 1976, 1985, 1989; Ager, 1981; Гольберг, 1983; Frakes, 1986; **Величко**, 1987; Ронов и др., 1989).

Гумидные зоны в **раннеюрское** время в основном занимали высокие широты (северо-восток и Дальний Восток России, север Северной Америки и Южной Африки, восток Австралии, приполярная часть Антарктиды). В промежуточной области господствовали **сезонно-влажные** условия (Западная Европа, юго-восточная Азия, запад **Индии**, восточная Аравия и др.). Обширная область эвапоритовой седиментации при аридных условиях была в центре Пангеи, где существовала серия **солеродных эпиконтинентальных** и **окраинно-континентальных** бассейнов. Эта область занимала северо-запад и запад Африки, часть Западной Европы и северной Атлантики, шельфовую зону Северной Америки от Ньюфаундленда до Кубы, **шельфовую** зону Тетиса, восток Африкано-Аравийского континента, а также западную часть Северной Америки, где **солеродные** бассейны были связаны с палео-**Тихим** океаном (Parrish et al., 1982; Жарков, 1989б, рис. 1.2.1).

В **среднеюрское** время усилилась **гумидность**, и аридные зоны значительно сократились в размерах и сохранились лишь в ограниченных районах Северной Аме-

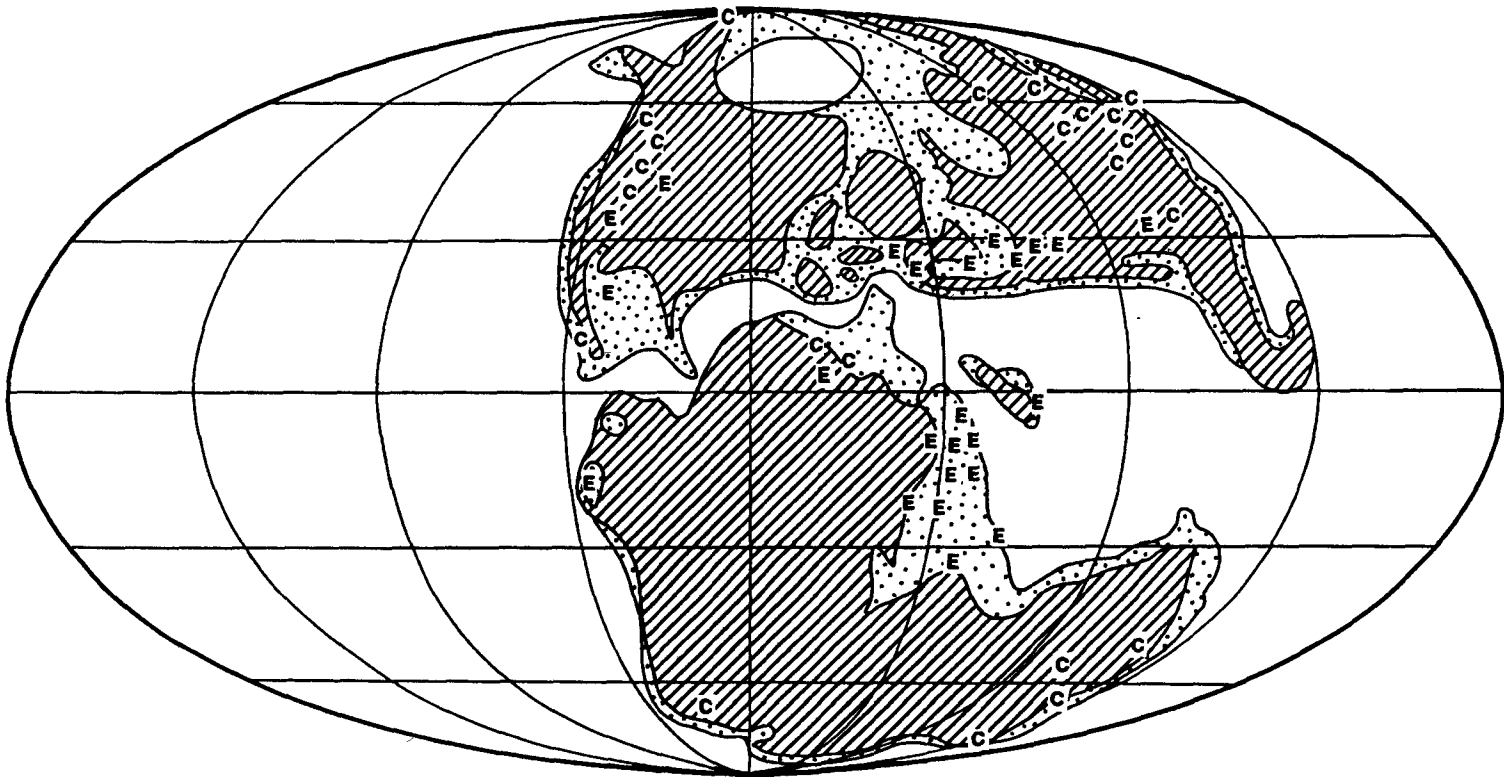


Рис. 1.2.2. Распространение эвапоритов (E) и углей (C) в позднеюрское (волжское) время (Parrish et al., 1982, рис. 11)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.1

рики, на севере Африки, в районе Карибского бассейна (Синицын, 1966; Ушаков, Ясаманов, 1984а, б; Ясаманов, 1985).

В позднеюрское время климат стал более аридным, аридные зоны расширились и увеличилось образование эвапоритов. Отмечались два пояса эвапоритовой седиментации, представленные бассейнами окраин **Гондваны** и Лавразии, отделявшимися от океана крупными островами и мелководными участками, местами с рифами. Северный пояс распространялся от Центральной и Средней Азии до Великобритании и от Ньюфаундленда и Новой Шотландии до Мексиканского залива вдоль Северной Америки. Южный пояс протягивался от северо-восточных районов Африки через Аравийский п-ов и северо-западную Африку в Бразилию, Венесуэлу и Колумбию до Чилийских Анд и верховьев Рио-Негро в Аргентине, на западе Южной Америки, т.е. по прибрежным и **шельфовым** зонам Гондваны, прилегающим к Тетису и палео-Тихому океану. **Гумидные** условия были распространены в тех же районах, что и в ранней юре (Синицын, 1966; Жарков, 1981, 1989б; Ронов, Балуховский, 1981; Parrish et al., 1982; Ушаков, Ясаманов, 1984б; Hallam, 1985b - рис. 1.2.2). Уровень содержания кислорода в атмосфере в связи с высокой гумидностью в течение большей части юрского времени был высоким, а также, как отмечалось ранее, повышенным было и содержание углекислого газа (Сакс и др., 1972б; Будыко и др., 1985).

Так как климатическая зональность при низком климатическом градиенте была слабо выражена (Сакс и др., 1972б; Hallam, 1981b; Voucot, 1983; Chumakov, 1985), большая часть континентов и морей относилась к тропической и субтропической зонам, а зона умеренно-теплого климата имела незначительную площадь, охватывая лишь наиболее высокие широты, где температуры были ниже, чем в средних и низких широтах, и отмечались сезонные изменения температур (Синицын, 1966; Будыко, 1984; Ушаков, Ясаманов, 1984а, б). Тем не менее даже вблизи полюсов произрастали представители теплоумеренной растительности (Гольберт и др., 1968; Chumakov, 1985), а сезонные колебания температуры были значительно ниже, чем ныне (Сакс и др., 1972б).

Однако высказывается предположение о том, что в плинсбахе и в средней юре температура вод северных полярных морей была не выше 0°C, о чем свидетельствуют находки глендонитов (псевдоморфоз кальцита) в соответствующих отложениях севера Сибири (Каплан, 1978, 1986).

К экваториальной и тропической зонам принадлежали почти вся Южная Америка и Африка, Центральная Америка, Аравия, Индия, юг Северной Америки и Евразии, север Австралии, моря океана Тетис и часть палео-Тихого океана, прилегающая к Северной и Южной Америке. К субтропической зоне относились большая часть Антарктиды, центральная Австралия, Канада, Гренландия, север Евразии, кроме Северо-Востока России. Умеренная зона была очень ограничена: в нее входили Аляска, самый север Канады и Гренландии, Северо-Восток России, юго-восток Австралии, Новая Зеландия, южные районы Антарктиды (Ушаков, Ясаманов, 1984а, б; Ясаманов, 1985).

Хотя в самом начале юрского времени уровень океана был достаточно низким, он начал подниматься уже в геттанге, и весь период можно считать талассократическим, т.е. периодом преобладания моря над сушей, низкого стояния уровня океана и крупных трансгрессий, особенно в тоаре, байосе и келловее-киммеридже. Этот подъем уровня был прерывисто-непрерывным. Трансгрессии чередовались с регрессивными эпизодами, из которых наиболее отчетливыми были конец плинсбаха, начало аалена, бат, самый конец поздней юры, но ниже современного (на 1-2 десятка м) уровень океана был только в самом начале юры (геттанг), а в периоды наиболее высокого стояния он достигал 150 м и даже несколько больше, т.е. общий подъем уровня в юрское время был около 200 м (Hallam, 1969b, 1978, 1981b, d, 1984а, 1986; Хэллем, 1978; Ager, 1981; Howarth, 1981; Haq et al., 1987). Возможно,

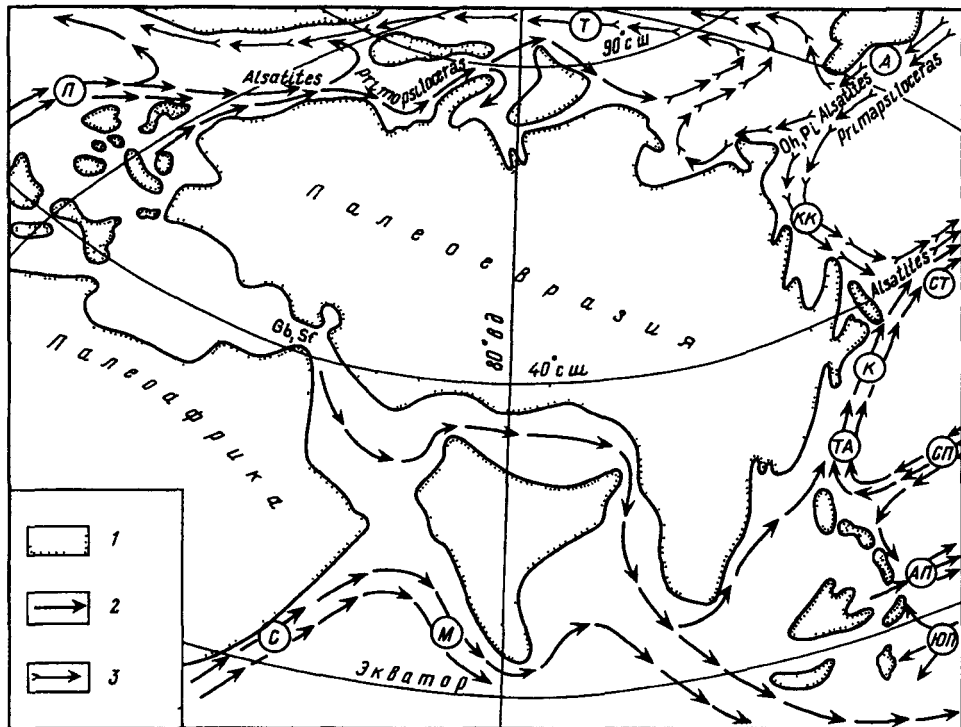


Рис. 1.2.3. Схема течений в геттангское (ранняя юра) время, восстановленная на основании распространения аммоноидей и брахиопод (Худолей, Прозоровская, 1985, рис. 1)

1 - суша, 2 - холодные морские течения (Т - Трансарктическое, А - Аляскинское, КК - Курило Камчатское), 3 - теплые морские течения (Я - Палеогольфстрим, СТ - Северо-Тихоокеанское, К - Куроисио, ТА - Тайванское, СП - Северное пассатное, АП - Антипассатное, ЮП - Южное пассатное, М - Муссонное, С - Сомалийское) Полностью даны названия родов аммоноидей, мигрирующих с помощью течений, сокращенно - брахиопод (Gb - *Gibbirhynchia*, Oh - *Ochotorhynchia*, Pt - *Ptarorhynchia*, Sf - *Spirifenna*)

основные трансгрессии юрского времени были связаны с тектоническими движениями и в частности - с образованием Среднеатлантического хребта в раннем тоаре и поднятием хребта Дарвина в палео-Тихом океане в келловее-кимеридже (Hallam, 1969b, 1978; Хэллем, 1978; Ager, 1981).

В конце ранней юры (тоар) почти повсеместно в океанах и морях отлагались черные илы, затем давшие начало черным сланцам (Ager, 1981). Их образование объясняется наличием затрудненной циркуляции глубинных вод и дефицита кислорода на глубинах, возникших в теплых климатических условиях, обусловивших стратификацию вод. При повышении уровня океана и широкой трансгрессии в тоарский век произошло перемешивание глубинных обескислороженных вод с водами шельфов, что и вызвало общий дефицит кислорода на всех глубинах (Wilde, Berry, 1984, 1986, 1990; Фишер, 1986; Jenkins, 1988). Такие эпизоды обескислороживания придонных вод наблюдались и в другие периоды крупных трансгрессий - в раннем синемюре, келловее, раннем титоне (Hallam, 1981d, 1984a).

Система океанических течений для отдельных этапов юрского времени восстановлена К. Стевенсом (Stevens, 1980 - см рис. 1.2.3), К.М. Худолеем и Е.Л. Прозоровской (1985 - см. рис. 1.2.4). Г. Вестерманном (Westermann, 1981).

Существует и другая интерпретация формирования черных сланцев в ранне-тоарское время, которая связывается с падением солености и температуры морских вод в это время (Prauss, Riegel, 1989).

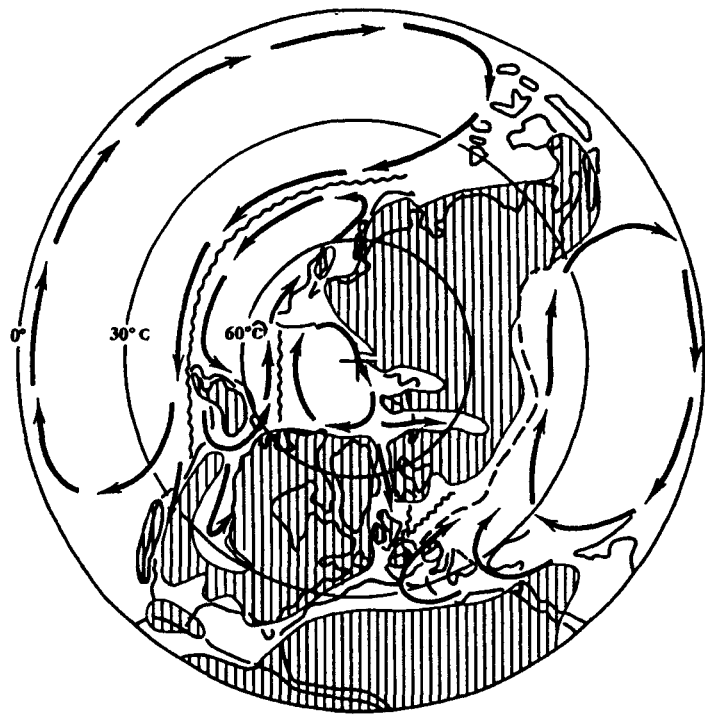
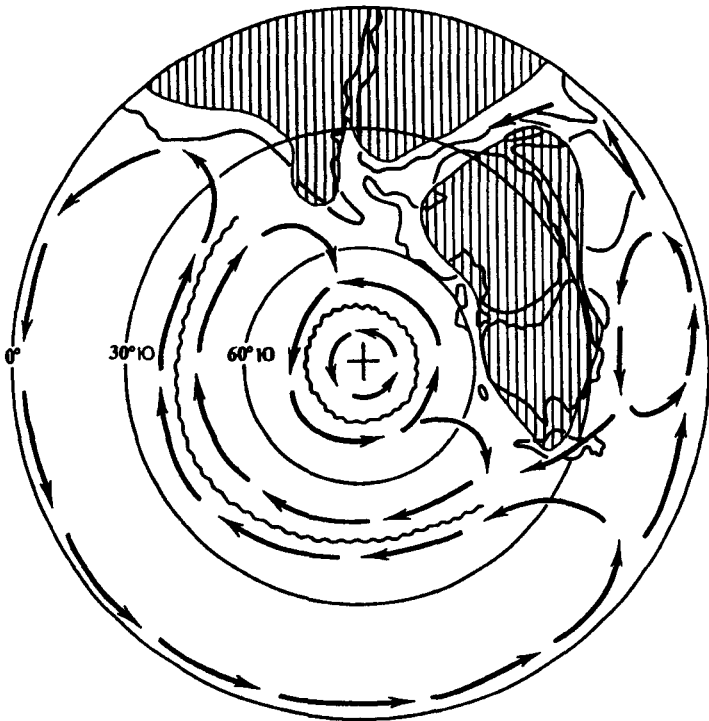


Рис. 1.2.4. Гипотетическая система течений в средне-позднеюрское время (Stevens, 1980, рис. 3)

Волнистой линией показаны зоны конвергенции океанической системы течений

12.2. ХАРАКТЕР ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ¹

По данным А.Б. Ронова, В.Е. Хаина и А.Н. Балуховского (1989), в раннеюрское время в Северной Америке платформенные моря занимали южную, северо-западную и северную часть платформы и узкой полосой протягивались вдоль восточного побережья США. На западе эти моря открывались в океан, на шельфе которого, как и в платформенных морях, отлагались **терригенные** — глинистые, **песчано-глинистые**, песчаные и в меньшей степени — терригенно-карбонатные осадки. Местами были распространены **эвапориты**. Карбонатонакопление происходило лишь в море юго-запада платформы. Платформенные моря востока и севера Индии, Аравии, севера Африки, южной Европы представляли собой краевые моря океана Тетис, где преимущественно накапливались карбонатные (в том числе доломитовые) и **терригенно-карбонатные** отложения. С этими морями были связаны **эпиконтинентальные** моря Центральной и Западной Европы и юга Восточноевропейской платформы с преимущественно **терригенным** осадконакоплением. В районах севера Западной Европы, Норвежского и Баренцева морей также располагался обширный мелководный **эпиконтинентальный** бассейн, в котором господствовало терригенное осадконакопление. Сходный характер имело море Сибирской платформы, продолжавшееся и в район моря Лаптевых, а также на запад за пределы Западной Сибири.

Северо-Восток и Дальний Восток России, Японские острова и прилегающие моря занимали моря активных окраин палео-Тихого океана, на шельфах которых формировались терригенные отложения. Такого же типа шельфы занимали большую часть юго-восточной Азии, где были распространены карбонатные, терригенно-карбонатные и в меньшей степени терригенные осадки.

На Южно-Африканской **платформе**, кроме северных районов, о которых уже говорилось, платформенные моря существовали на востоке и вдоль западного побережья на севере, где карбонатные осадки отлагались наряду с терригенно-карбонатными и **эвапоритовыми**.

На территории Южной Америки узкие **шельфовые** моря располагались вдоль западной окраины платформы; на севере в них преобладало карбонатонакопление, а в южных районах — терригенное, местами в последних формировались эвапориты.

На Австралийской платформе моря располагались вдоль юго-восточного побережья и к югу от современного материка, причем в этих морях отлагались терригенные осадки.

Краевое море с мелководным шельфом примыкало к северо-западной окраине Антарктиды; здесь формировались терригенные толщи.

В конце ранней юры (тоар) в морях и на внешних краях океанических шельфов очень широкое распространение получили илистые осадки, формировавшиеся в условиях дефицита кислорода, что было обусловлено подъемом уровня океана и перемешиванием обескислороженных глубинных вод с **шельфовыми**.

В среднеюрское время моря Северной Америки претерпели некоторые изменения. Так, западное платформенное море центра материка **распространилось** далеко на восток и в нем были широко развиты **эвапоритовые** отложения, чередовавшиеся с **терригенными** и карбонатными. Началось формирование Мексиканского залива, на месте которого и севернее располагался водоем, в котором формировались эвапориты и терригенные отложения. Наоборот, севернее в море восточного побережья США образование **эвапоритов** прекратилось.

Расширились моря и на Африканской платформе, особенно в ее восточной части, где так же, как и в прилегающих районах Средиземного моря и в Северо-

¹ Раздел составлен Е.Н. Невесским.

индийских морях, преобладали карбонатные (в западной части доломитовые) и **карбонатно-терригенные** грунты. Моря Южной, Центральной и Западной Европы были непосредственным продолжением средиземноморской части **Тетиса**, и здесь на юге также отлагались карбонатные осадки, сменявшиеся на север терригенными. На месте **Альпийско-Карпатско-Кавказской** области возникло достаточно мелководное море с такими же осадками, что и в соседних платформенных морях. Это море протягивалось к востоку в район Копетдага.

На Восточно-Европейской платформе море значительно расширилось по сравнению с ранней юрой и занимало южную и центральную часть платформы, ограничиваясь на востоке Уральскими горами; осадки этого моря были в основном **терригенными**, в прибрежной полосе они переслаивались с угленосными.

Обширный бассейн существовал на севере Сибири и на месте современного моря Лаптевых. На востоке это платформенное море переходило в море, относившееся к зоне активных окраин, шельф которого занимал обширные площади Северо-Востока России и Аляски, ограничиваясь с севера Гиперборейской платформой. Во всех этих бассейнах господствовало терригенное осадконакопление.

Шельфы морей активных окраин оконтуривали сушу юго-восточной Азии и северо-восточное побережье Австралии, а с севера и северо-запада от Австралии располагалось платформенное море, открывавшееся к северу в океан. В большинстве этих морей формировались **терригенные** глинистые отложения, а карбонатные и карбонатно-терригенные осадки были ограничены некоторыми участками северного океанического шельфа.

В Южной Америке узкие шельфы морей активных окраин сохранили тот же характер, что и в раннеюрское время. Небольшой платформенный бассейн возник на Фолклендском выступе платформы.

На Антарктической платформе отмечался небольшой платформенный бассейн на северо-западе, переходивший в краевое море района моря Беллинсгаузена. Осадки в этих бассейнах были **песчано-глинистыми**.

В позднеюрское время моря на Северо-Американской платформе покрывали северную окраину Мексиканского залива и прилегающие районы, центр Мидконтинента, северное побережье материка и располагались вдоль восточных его берегов, где они открывались в прото-Атлантику. В первом из них продолжалось формирование эвапоритов, чередовавшихся с терригенными осадками. В бассейне центра Мидконтинента отлагались терригенные глинистые осадки, на юге переходившие в **терригенно-карбонатные**, а к северу - в чередование **терригенных** и угленосных. В северных морях преобладали терригенные отложения, в восточных — на севере терригенные, а южнее - карбонатные. К западным берегам платформы примыкали шельфы краевых морей с **терригенным** на севере и **карбонатно-терригенным осадконакоплением** на юге.

Платформенные моря покрывали **большую** часть Европы (в том числе Восточно-Европейской **платформы**), Баренцево и Карское моря, Западную Сибирь, северную часть Восточной Сибири. На юге Европы господствовали карбонатные и карбонатно-терригенные отложения, в северных районах Европы и в Сибири - терригенные. С Восточно-Европейской платформы море протягивалось в Среднюю Азию и Афганистан, где широко были распространены **эвапориты**. Эвапоритовые осадки образовывались местами и в европейских морях.

По внешнему краю платформенного шельфа морей Скифской и Туранской плит (Крым, Кавказ, Средняя Азия) формировались органогенные постройки, слагающие гряды рифовых и **биогермных** массивов типа барьерных рифов, - продолжение таких же построек окраин шельфа морей Южной и Центральной Европы. Именно эти структуры отделяли многочисленные окраинные и **внутриплатформенные** бассейны, в которых шло накопление эвапоритов.

Бореальные бассейны широко соединялись с **тетическими**.

В районе Средиземноморья существовал бассейн, шельфы которого характеризовались карбонатонакоплением, развитием **биогермных** построек; у берегов формировались **терригенные** отложения; местами происходило образование эвапоритов.

На Африканской платформе наиболее обширные моря были на севере и востоке, где главным образом отлагались карбонатные и **карбонатно-терригенные** осадки. Узкие краевые моря располагались вдоль северо-западного и юго-восточного берегов платформы; в первых из них преобладали карбонатные, а на юго-востоке — терригенные отложения. Крупный бассейн занимал весь Аравийский п-ов и в нем наряду с карбонатными отлагались **эвапоритовые** осадки.

На северо-востоке Азии платформенные моря севера Сибири открывались в бассейн активной окраины океана, шельф которого располагался на территории востока Якутии и северо-запада Магаданской области; осадки шельфа были представлены песками и глинами, а местами - эвапоритами. Узкие шельфы морей такого же типа оконтуривали южноазиатскую сушу; на них формировались отложения разного типа - карбонатные, карбонатно-терригенные и терригенные.

Платформенные моря Австралии, расположенные в прибрежных районах с запада, севера и северо-востока, открывались в краевые океанические моря; на шельфах всех этих морей отлагались терригенные, преимущественно глинистые, осадки, кроме некоторых участков, где преобладали карбонатные и карбонатно-терригенные отложения.

В Южной Америке моря, расположенные вдоль западного побережья платформы, временами испытывали регрессии и сокращались в размерах, в них отлагались терригенные, карбонатно-терригенные и местами эвапоритовые осадки. Платформенное море в районе **Фолклендов** расширилось, достигнув материка; в нем формировались терригенные и **терригенно-карбонатные** осадки.

Шельф моря примыкал к Антарктиде с юга, в его пределах господствовало терригенное осадкообразование.

Подводя итоги, можно сказать, что для тропического пояса были характерны карбонатные, а в аридных районах - сульфатно-карбонатные и эвапоритовые отложения.

В целом площадь мелководного (до 50 м глубины) шельфа постепенно увеличивалась в течение юрского периода (Wyatt, 1987). На мелководье были широко развиты карбонатные банки, сложенные ракушечниками и биогермными образованиями; здесь же формировались рифовые структуры. Особенно значительной стала роль "карбонатных платформ" (отмелей и банок с отдельными рифами и другими биогермными постройками) в позднеюрское время (Ager, 1981; Казанский, 1987; Назаревич, 1988; Конюхов, 1988). Для морей субтропических и умеренных зон обычными были **песчаноглинистые**, часто бескарбонатные осадки.

1.2.3. СОСТАВ ФАУНЫ И ФЛОРЫ ШЕЛЬФОВ

О вымирании на границе триасового и юрского времени говорилось в очерке по триасу.

В начале юрского периода появился ряд отрядов: **Hydrocorallina** среди гидроидных, **Ammonitida**, **Lytocerotida**, **Teuthida** — среди головоногих моллюсков, **Tanaidacea** - среди **ракообразных-малакострак**, **Orthopsida**, **Pygasteroidea**, **Salenoidea** (может быть, еще в позднем триасе), **Temnopleuroidea**, **Phymosomatoida**, **Holectypoida**, **Cassiduloida** — среди морских ежей, так что наиболее явственная диверсификация отмечалась лишь для головоногих и морских ежей.

Таблица 1.2.1. Распространение таксонов высокого уровня морских беспозвоночных в юре

Таксоны	T ₃	J ₁	J ₂	J ₃	K ₁
Тип Protozoa					
Класс Sarcodina					
Подкласс Foraminifera					
Отряд Allogromiina					
Отряд Textulariina					
Отряд Miliolina					
Отряд Rotaliina					
Подкласс Radiolaria					
Класс Infusoria					
Подкласс Ciliata					
Отряд Spirotrichia					
Тип Porifera					
Класс Porifera					
Отряд Hexactinellida					
Отряд Demospongia					
Отряд Calcarea					
Отряд Sclerospongia					
Отряд Chaetetida					
Класс Sphinctozoa					
Класс Stromatoporoidea					
Тип Coelenterata					
Класс Hydrozoa					
Подкласс Hydroidea					
Отряд Spongiomorphida					
Отряд Hydroida					
Отряд Sphaeractinida					
Отряд Hydrocorallina					
Подкласс Syphonophora					
Класс Scyphozoa					
Класс Anthozoa					
Подкласс Alcionaria (Octocoralla)					
Подкласс Hexacoralla					
Отряд Scleractinia					
Отряд Actinaria					
Тип Mollusca					
Класс Monoplacophora					
Класс Polyplacophora					
Класс Solenogastres					
Класс Gastropoda					
Подкласс Prosobranchia					
Отряд Archaeogastropoda					
Подотряд Bellerophonina					
Подотряд Macluritina					
Подотряд Pleurotomariina					
Подотряд Patellina					
Подотряд Trochina					
Подотряд Neritopsina					
Отряд Caenogastropoda					
Подкласс Opisthobranchia					
Класс Bivalvia					
Отряд Ctenodontida					
Отряд Solenomyida					
Отряд Actinodontida					
Отряд Cyrtodontida					

Таблица 1.2.1. (продолжение)

Таксоны	T ₃	J ₁	J ₂	J ₃	K ₁
Отряд Pectinida					
Отряд Pholadomyida					
Отряд Astartida					
Отряд Carditida					
Отряд Hippuritida					
Отряд Venerida					
Класс Scaphopoda					
Класс Cephalopoda					
Отряд Orthocerida		-----			
Отряд Nautilida					
Отряд Ammonitida					
Отряд Phylloceratida					
Отряд Lytoceratida					
Отряд Belemnitida					
Отряд Sepiida				7	?
Отряд Octopodida					
Отряд Teuthida					
Отряд Phragmot euthida					
Vermes					
Тип Nemathelminthes					
Класс Priapulida	-----	-----	-----	-----	-----
Тип Annelida					
Тип Brachiopoda					
Класс Inarticulata					
Отряд Lingulida					
Отряд Craniida					
Отряд Acrotretida					
Класс Articulata					
Отряд Rhynchonellida					
Отряд Spiriferida					
Отряд Terebratulida	-----				
Тип Bryozoa					
Отряд Cyclostomida					
Отряд Stenostomida					
Отряд Chcilosotmida					
Тип Arthropoda					
Класс Merostomata					
Отряд Limulida					
Класс Onichophora					
Класс Crustacea					
Подкласс Gnathostraca					
Отряд Phyllopoda					
Подкласс Maxillopoda					
Отряд Sorcypoda		-----	-----	-----	-----
Отряд Cirripedia					
Подкласс Cephalocarida	-----	-----	-----	-----	-----
Подкласс Malacostraca					
Отряд Anaspidacea					
Отряд Mysidacea					
Отряд Tanaidacea					
Отряд Isopoda					
Отряд Decapoda					
Подкласс Ostracoda					
Отряд Myodocopida					

Таблица I.2.1. (окончание)

Таксоны	T ₃	J ₁	J ₂	J ₃	K,
Отряд Podocopida					
Отряд Podocopa					
Тип Echinodermata					
Подтип Crinozoa (Pelmatozoa)					
Класс Crinoidea					
Отряд Articulata					
Подтип Asterozoa					
Класс Stelleroidea					
Подкласс Asteroidea					
Подкласс Ophiuroidea					
Подтип Echinozoa					
Класс Echinoidea					
Отряд Cidaroida					
Отряд Orthopsida					
Отряд Echinothuroidea					
Отряд Diadematoidea					
Отряд Pcdinoida					
Отряд Pygasteroidea					
Отряд Arbacioidea					
Отряд Salenioida	?				
Отряд Temnopleuroidea					
Отряд Hemicidaroida					
Отряд Phymosomatoida					
Отряд Hellectypoida					
Отряд Cassiduloida					
Отряд Holasteroidea					
Отряд Spatangoida					
Класс Holothurioidea					
Тип Hemichordata					
Подтип Stomochordata					
Отряд Rhabdopleurida (Pterobranchia)					
Тип Chordata					
Подтип Urochordata					
Подтип Cephalochordata					

В целом же в юрское время бентос был обеднен, что особенно отразилось на рифовых структурах, развитие которых в **геттанге** и синемюре было подавлено за счет того, что основные рифостроители (кальциспонгии, кораллы, **гидроидные-спонгiomорфиды**) сильно пострадали во время вымирания конца триаса.

Дальнейшее повышение разнообразия большинства **бентосных** групп произошло за счет увеличения числа семейств, родов и видов. Это в первую очередь относится к двустворчатым и брюхоногим моллюскам. Среди мшанок в поздней юре появился новый отряд Cheilostomata, состав отрядов головоногих моллюсков пополнился за счет отряда Octopotida (середина средней юры), а среди морских ежей возникли еще четыре отряда - Arbacioidea, Holasteroidea, Spatangoida (начало средней юры) и **Echinothurioidea** (начало поздней юры).

Широкое распространение в юрских морях имели моллюски (двустворки, гастроподы, головоногие), кораллы-склерактинии, особенно ставшие разнообразными со **среднеюрского** времени, что, возможно, было связано с развитием симбиоза с зооксантеллами (G. Stanley, 1988), а также **фораминиферы**, губки, **брахиоподы**, мшанки, **серпулиды**, **остракоды**, криноидеи, морские ежи. Остальные группы (см. табл. I.2.1) были менее многочисленны.

Водная донная растительность была представлена водорослями - зелеными и красными (Thayer, 1983; Vambach, 1983; Шиманский, 1987; G. Stanley, 1988 и др.); большую роль играли цианобактерии.

В составе фитопланктона преобладали **динофлагеллаты** и **кокколитофориды**, встречались **акритархи** и некоторые другие водоросли, среди зоопланктона господствовали радиолярии, в конце юры стало много **тинтиннид**; планктонные **фораминиферы** (Globigerinidae) и некоторые другие группы были редкими (Downie, 1967; Tappan, 1968, 1986; Lips, 1970; Tappan, Loeblich, 1972, 1973).

Следует подчеркнуть, что с юрского времени более разнообразными стали хищники (Vermeij, 1977): кроме **бентосных** и **нектобентосных** позвоночных и головоногих моллюсков, появилось много **эпифаунных** и **инфаунных** хищников, которые были представлены гастроподами (**мурициды** и др.) и ракообразными (в частности крабами).

Вымирание таксонов высокого ранга в течение юрского периода не отмечалось, а к концу исчезли только два отряда - **спирифериды** среди брахиопод и **спонгиоморфиды** среди гидроидных, хотя на более низком уровне изменения таксономического состава были значительными и обычно связаны с периодическими изменениями условий. Так, увеличение скорости диверсификации пелагической **биоты** ассоциировалось с высокими температурами, эвстатическим подъемом уровня моря и широким распространением **аноксных** обстановок, тогда как с интервалами более низких температур **вод**, понижения уровня моря, более активного перемешивания вод и хорошей аэрации обычно совпадали вымирания и падения разнообразия (Fischer, Arthur, 1977; Roth, 1989). Параллельно изменениям в составе пелагической биоты происходили изменения бентоса, особенно **стенобионтных** организмов, таких как головоногие моллюски, тогда как **эврибионтные** (двустворчатые моллюски, например) значительно слабее реагировали на смену условий (Hallam, 1976, 1977, 1978, 1984a, b; Ager, 1981). Иногда же вымирание бентоса могло вызываться возникновением в начале трансгрессии бескислородных условий в придонном слое воды (плинсбах - ранний тоар - Hallam, 1976, 1977, 1981a), о чем уже говорилось выше. Однако, по-видимому, эти явления не были глобальными (Hallam, 1989).

Граница юрского и мелового периодов не отмечена никакими особыми изменениями морских фауны и флоры (В. Захаров, 1968; Сакс и др., 1972a, 1980; Друщиц, Вахромеев, 1976; Сакс, 1976a). Наблюдавшееся в отдельных регионах вымирание было, вероятно, локальным (Hallam, 1989).

1.2.4. БИОГЕОГРАФИЯ

Биогеографическим зонированием юрских морей занимались многие исследователи, начиная с М. Неймайра (Neumayr, 1878), особенно же интенсивными эти исследования стали с **50–60-х** годов нашего века, со сводки В. Аркелла (Arkell, 1956; Аркелл, 1961).

По А. Буко (Boucot, 1983), выделяются три основные **палеозоогеографические** области ("**царства**"): Тропическая, или Тетическая, и субтропические умеренные Бореальная и **Австралийная** (Маорийская, по Stevens, 1980). Однако большинство исследователей отмечает наличие только двух первых областей (Макридин, 1964; Сакс, **Нальняева**, 1966, 1975, 1979; В. Захаров, 1966, 1970; Stevens, 1967, 1971a, b; Hallam, 1969a, 1971a, 1972, 1975a, 1984b; Сакс и др., 1971, 1972b; Сакс, 1972, 1976a, б; Reid, 1973; А.С. Дагис, 1974; Меледина, Нальняева, 1974; Шульгина, 1974; Басов, 1974; Gordon, 1975, 1976; Хэллем, 1978; **Шевырев**, 1979; Месежников, 1981; Худoley, Прозоровская, 1985; Doyle, 1987 и др.), в связи с тем, что Австралийная, Маорийская или Нотальная, область, охватывавшая моря, расположенные вблизи Южного полюса, почти не фиксируется по находкам ископаемых

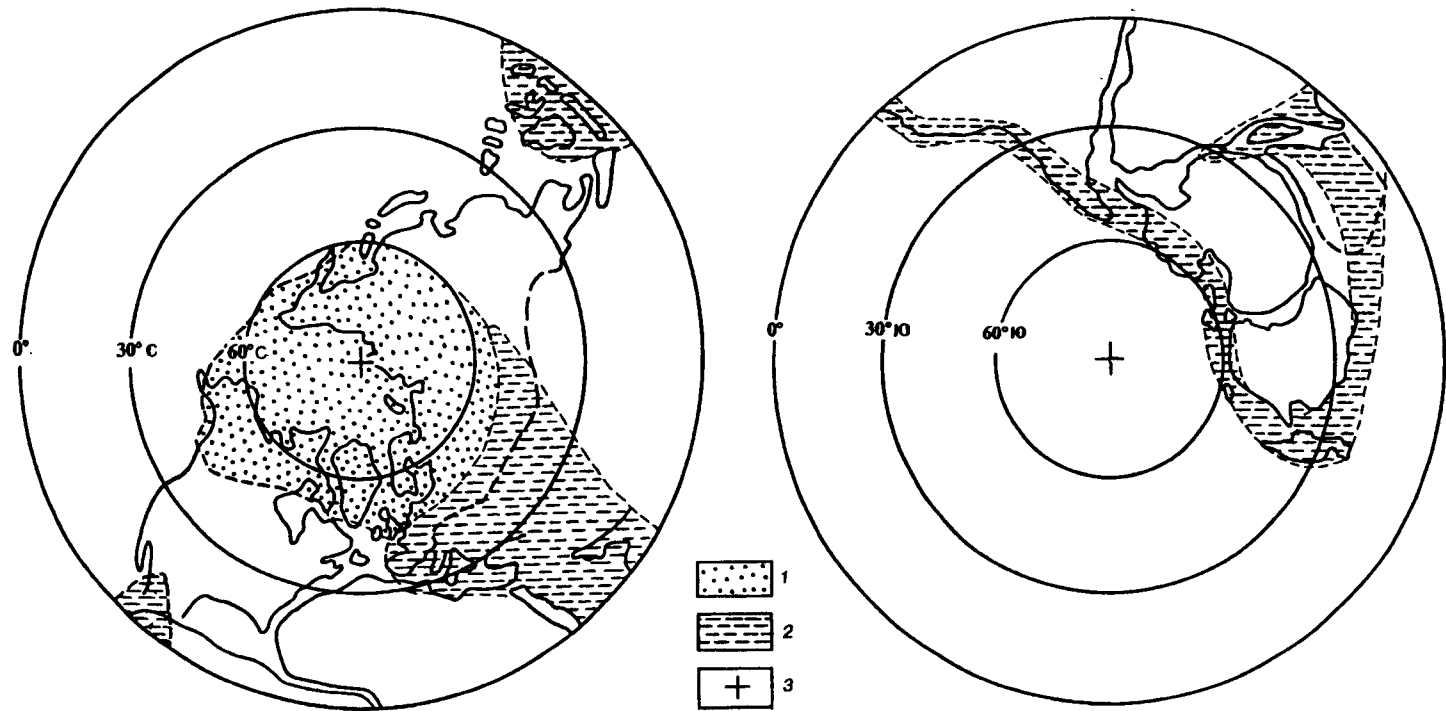


Рис. 1.2.5. Схема распределения основных биогеографических областей в **позднеюрское** (кимеридж - титон) время (Stevens, 1980, рис. 2)

1 - Бореальная область; 2 - Тетическая область; 3 - полюс

фаун, так как ныне **отложения**, их заключающие, находятся в глубоководных частях юга Тихого океана. Только районы Новой Зеландии и Новой Каледонии могут быть отнесены к этой **надобласти** (Stevens, 1971a, 1980, рис. 2; Басов и др., 1972) (рис. I.2.5). В позднеюрское время здесь жили **нотальные** роды двустворчатых моллюсков **Malayomaorica**, **Australobuchia** и **Jeletzkiella** (В. Захаров, 1981; Крейм, 1990).

Тропическая Тетическая область в начале ранней юры еще слабо отличалась от Бореальной области, так как фактически в низких широтах комплексы фауны были лишь несколько более разнообразны, чем в морях, расположенных ближе к полюсам. Со второй половины **раннеюрского** времени в сформировавшуюся Тетическую область входили моря Южной Европы, Северной Африки, Памира, Юго-Восточной Азии, Японии, юга США, Центральной и Южной Америки. В них были распространены амmonoидеи семейств **Harpoceratidae** (**Arieticeratinae**, **Harpoceratinae**), **Hildoceratidae** и некоторые **Dactyloceratidae** (**Reynoceras**), многочисленные **Phylloceratidae** и **Lycoceratidae**. В тоаре характерными в морях этой области были роды семейств **Bouleiceratidae** (**Bouleiceras**), **Dactyloceratidae** (**Dactyloceras**, **Peroniceras**, **Nodicoeloceras**, **Transicoeloceras**), **Hildoceratidae** и др. Среди фораминифер господствовали представители семейств **Lituolitidae** и др. (**Labyrinthina**, **Orbitopsella**, **Lituosepta** и др.), из двустворок были характерны **Lithiotis**, **Opisoma**, **Daharina**, **Gervilleiperna** и др., а из брахиопод — **Cirpa**, **Hesperithyris**, **Prionorhynchia**.

В среднеюрское время комплексы Тетической области стали более разнообразными. Из амmonoидеи характерными были в аалене представители семейств **Graphoceratidae**, **Hammatoceratidae**, **Hildoceratidae**, **Lycoceratidae**, **Harpoceratidae**, в байосе — **Parkinsoniidae**, **Morphoceratidae**, **Hammatoceratidae**, **Naoloceratidae**, **Strigoceratidae**, **Otoitidae**, **Oppeliidae**, **Stephanoceratidae**, а в бате — **Parkinsoniidae**, **Sphaeroceratidae**, **Clydoniceratidae**, **Tulitidae**, **Naoloceratidae**, **Stephanoceratidae**, **Oppeliidae**, среди среднеюрских белемноидеи отмечались представители **Belemnopsidae** (**Hibolites**, **Belemnopsis**), **Belemnitidae** (**Holcobelus**), некоторые **Megateuthidae**. В комплексах фораминифер большую роль играли представители эндемичных семейств **Pavonitidae** (**Kurnubia**, **Pfenderina**, **Meyendorffina**) и **Sortidae** (**Rhapydionina**). Среди брахиопод наиболее характерными были **Stolmorhynchia**, **Spenorhynchia**, **Loboidothyris**, **Plectothyris** и др.

В первой половине позднеюрского времени (келловей - Оксфорд) в морях Тетической области обитали представители семейств головоногих моллюсков **Reineckeidae**, **Oppeliidae**, **Aspidoceratidae**, **Macrocephalitidae**, **Perisphinctidae**, **Belemnopsidae** и др. С позднего Оксфорда здесь широко распространились **рифобразующие** кораллы - склерактинии, появились (в области Средиземноморья) **рудисты** семейства **Diceratidae** (двустворчатые моллюски) и **рифолюбивые гастроподы - неринеиды**; из брахиопод обычными были **кранииды** и некоторые **ринхонеллиды** (**Septocrurella**, **Somalirhynchia**, **Acanthorhynchia**).

В кимеридже характерными были амmonoидеи **Ataxioceratinae** и **Virgatosphinctinae** (семейство **Perisphinctidae**), **Stebilitinae** (семейство **Oppeliidae**), **Simoceratidae**, белемноидеи **Hibolites**, **Belemnopsis**, **Dicoelites**, рудисты **Diceras**, **Plesiodiceras**, **Epidiceras** и др., а в титоне - из амmonoидеи **Ataxioceratinae** и **Virgatosphinctinae** из перисфинктид, **Naoloceratidae**, **Aspidoceratidae**, **Oppeliidae**, **Berriasellidae**, из белемноидеи — **Belemnopsis**, **Hibolites**, **Duvalia**, из рудистов — перешедшие в берриас **Heterodiceras**, **Paradiceras**, **Megadiceras** и общий с кимериджем род **Mesodiceras**. Из брахиопод характерными были **Burmhirhynchia**, **Kallirhynchia** и др. Среди фораминифер в позднеюрское время в Тетической области преобладали представители семейств **Pavonitidae** (**Kurnubia**, **Kilianina**), **Lituolinidae** (**Labyrinthina**), **Spirocyclinidae** (**Anchispirocyclus**) и др.; часто встречались планктонные **Globigerinidae** (Макридин и др., 1968; Gordon, 1970; Hallam, 1972, 1986; Басов, 1974; Хэллем, 1978; Шевырев, 1979; Westermann, 1981; Янин, 1982, 1989; Худолей, Прозоровская, 1985; Smith, Tipper, 1986; Худолей, 1988).

Бореальная область в течение всего юрского времени отличалась значительно меньшим разнообразием головоногих моллюсков, чем Тетическая, редкостью **сте-нобионтных** групп бентоса - кораллов, мшанок, криноидей, брахиопод, а также наличием ряда эндемичных таксонов разного ранга. В начале раннеюрского времени Бореальная область, как уже отмечалось, выделялась слабо, включала, по-видимому, моря севера и северо-востока Азии, Аляски и Канады и отличалась от Тетической менее разнообразным комплексом **аммоноидей**, а также распространением представителей эндемичного семейства брахиопод Ochotorhynchiidae, двустворок **Otapiria**, *Pseudomytiloides* и др., белемноидеи **Sachibelus** и *Pseudocoelites*. Во второй половине раннеюрского времени (плинсбах) в обособившейся **Бореальной** области широкое распространение имели аммоноидей семейств *Amaltheidae* (*Amaltheus*) и *Liparoceratidae* (*Pleuroceras*), белемноидеи семейства *Passaloteuthidae*, *Pseudodicoelitidae* и *Hastitidae*, а также двустворчатые моллюски родов **Harpa**, *Homomya* и др. В тоаре для морей этой области были типичны роды *Tiloniceras*, *Eleganticer*, *Kedonicer*, *Zygodactylites*, **Pseudolioceras**, *Catacoeloceras*. Семейство *Amaltheidae* подверглось вымиранию. Среди белемноидеи продолжали существовать те же семейства, что и в плинсбахе. В открытых частях бореальных морей господствовали формы с длинными **веретенновидными** и булавовидными рострами (*Pseudodicoelites*, *Lenobelus*, *Hastites*, *Sachibelus* и др.) (Сакс, Нальнзева, 1979). Среди брахиопод отмечалось эндемичное семейство *Boreiothyriidae*. Среди **двустворок** преобладали **Meleagrinnella**, **Dacryomya**, *Pseudomytiloides* и др.

В среднеюрское время в состав Бореальной области входили моря Сибири, северо-востока Азии, севера Канады и Аляски. **Бореальные** фауны были наиболее обособлены от тетических, здесь были распространены эндемичные роды аммоноидеи **Erycitoides**, *Tugurites*, *Arkelloceras*, **Arctocephalites**, *Boreocephalites*, *Pseudolioceras*, *Cranocephalites* и др., а среди белемноидеи характерными были *Cylindroteuthidae*, *Hastitidae*, *Passaloteuthidae*, *Pseudodicoelitidae*. Из двустворчатых моллюсков здесь были распространены - *Retroceramidae*, *Arctotis*, *Mytiloceras* и др. Среди фораминифер, состав которых был сильно обеднен по сравнению с тетическими фаунами, преобладали представители семейств **Nodosariidae** и *Ammodiscidae*.

В позднеюрское время к Бореальной области относились бассейны Гренландии, **Шпицбергена**, арктических морей, севера Сибири и Канады, Урала, северо-запада Европы, Польши, Европейской части России (кроме Кавказа), Украины (кроме Карпат и Крыма), северного Казахстана, моря Дальнего Востока (кроме самых южных), Западной Канады и внутренних штатов запада США. В первой половине позднеюрского времени (келловой — Оксфорд) в Бореальной области были распространены аммоноидей семейств *Cardioceratidae* и *Kosmoceratidae* и белемноидеи семейства *Cylindroteuthidae* (*Cylindroteuthis*, *Pachyteuthis*, *Arctoteuthis*). В кимеридже продолжалось господство *Cardioceratidae* и значительное распространение получили представители *Perisphinctidae*. В титоне (волжский век) для бореальных морей были характерны **перисфинктиды** подсемейств *Pseudovirgatitinae* и *Dorsoplanitinae* и представители семейства *Craspeditidae*, а также белемноидеи *Cylindroteuthidae* (*Cylindroteuthis*, *Pachyteuthis*, *Lagonibelus*). В течение всего позднеюрского времени в бореальных морях жили **брахиоподы** семейства *Boreiothyriidae* и ряд эндемичных родов других семейств, а также двустворки родов *Buchia*, *Arctotis*, *Boreionectes* и др. В комплексах фораминифер продолжали господствовать *Nodosariidae* (крупные **скульптурированные** *Lenticulina*, *Marginulina*, *Astacolus*, *Saracenaria*, *Marginulinopsis*, *Nodosaria* и др.) и *Ammodiscidae*, большую роль играли представители *Epistominidae* (*Epistomina*, *Naeglundina* и др.), *Miliolidae* (*Ophthalmidium*, *Quinqueloculina*), **Poly-***morphidae*, *Involutinidae*, подсемейства *Haplophragmoidinae* семейства *Lituolitidae* (*Haplophragmoides*, *Ammobaculites*), **Textulariidae** (Stevens, 1967; А.С. Дагис, 1968; Gordon, 1970; Сакс, 1972; Hallam, 1972, 1986; Басов, 1974, 1980; Хэллем, 1978; Ше-

вырев, 1979; Сакс и др., 1980; **Месежников**, 1981; **Westermann**, 1981; **В. Захаров**, 1983; Худoley, Прозоровская, 1985; Doyle, 1987).

Обособление Бореальной области от Тетической было обусловлено широтной климатической зональностью (**Stevens**, 1971a; Gordon, 1975 и др.), а не пониженной соленостью первой (**Hallam**, 1969a; Хэллем, 1978). Температура вод в этих областях отличалась примерно на 5-7°C (**Stevens**, 1980; **Hallam**, 1981b; **Boucot**, 1983; **Месежников**, 1989).

Следует иметь в виду, что границы Бореальной и Тетической областей не были постоянными и сдвигались в течение времени в зависимости от изменения климата и палеогеографических связей, так что моря пограничных районов в разные интервалы времени могли относиться то к одной, то к другой области (**Stevens**, 1971a; **Захаров**, 1987 и др.). Менялась я степень различия фаун этих областей, т.е. степень провинциализма и космополитизма, причем в начале раннеюрского времени и в конце ранней — начале средней юры фауны отличались наибольшим космополитизмом, а в конце средней и в конце поздней юры — наибольшей провинциальностью. В целом же в фауне юрских морей преобладали **космополитные** формы.

Каждая из областей может быть подразделена на подобласти и провинции; в основном это деление проводилось по распределению головоногих моллюсков и отличается у разных авторов (**Шульгина**, 1966; Сакс, **Нальняева**, 1966, 1975, 1979; **В. Захаров**, 1966б, 1970; **Stevens**, 1967; **Краснов**, 1968; **А.С. Дагис**, 1968, 1974; **А.А. Дагис**, 1974; **Макридин и др.**, 1968; Сакс и др., 1971, 1972б; **Янин**, 1971, 1979, 1989; **Вахрамеев и др.**, 1972; **Шульгина**, 1974; **Gordon**, 1976; **Fursich, Sykes**, 1977; **Шевырев**, 1979; **Худолей и др.**, 1980; **Худолей**, 1981, 1988; **Westermann**, 1981; **Месежников**, 1981; **Меледина**, 1983; **Худолей**, Прозоровская, 1985; **Smith, Tipper**, 1986; **Doyle**, 1987; **Коротков**, 1989 и др.).

I.2.5. ШЕЛЬФОВЫЕ СООБЩЕСТВА ОТДЕЛЬНЫХ МОРЕЙ

МОРЯ БОРЕАЛЬНОЙ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

К этой области принадлежали моря, занимавшие северные районы России, Западной Европы и Северной Америки. Они могут быть отнесены к разным подобластям. Так, моря севера России были выделены в качестве Северо-Сибирской (**Шульгина**, 1966), или Арктической (**А.С. Дагис**, 1968; Сакс и др., 1972б; **Шульгина**, 1974; Сакс, 1976б и др.) подобластей, моря севера Западной Европы, восточного побережья Северной Америки и северной Атлантики — в качестве Бореально-Атлантической (**Шульгина**, 1974; Сакс, 1976б; **Шевырев**, 1979), или **Суббореальной** (**Fursich, Sykes**, 1977) подобласти, а моря Дальнего Востока России и западной части Северной Америки — в качестве Бореально-Тихоокеанской подобласти (**Шульгина**, 1974).

МОРЯ АРКТИЧЕСКОЙ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ПОДОБЛАСТИ

К Арктической подобласти относился Арктический бассейн (**Сакс**, 1961a), расположенный на месте современных арктических морей и северных районов России. В первой половине юрского периода краевые моря этого бассейна занимали северную часть Средней Сибири (Сибирское море) и Северо-Восток России (Колымское море), а в позднеюрское время Арктический бассейн расширился в западном направлении, образовав Западно-Сибирское море (**В. Захаров**, 1983). Арктический бассейн соединялся как с европейскими морями, так и с тихоокеанскими, причем степень развития этих связей была различной в разное время (**Howarth**, 1981, рис. 13.8, 13.11). Так, в раннеюрское время пролив, ведущий из

Арктического бассейна в Северную **Пацифику**, был скорее всего узким и мелководным, а на западе связь с европейскими морями в начале этого времени отсутствовала и возникла только с позднего плинсбаха, но была весьма ограниченной. В среднеюрское время до середины бата западного пролива не было, он возник только в позднем бате. На востоке связь с палео-Тихим океаном продолжала существовать, но была ограниченной. В позднеюрское время сообщение с европейскими морями расширилось, а на востоке сократилось в связи с тектоническими движениями на Северо-Востоке Азии (Сакс, 1976б; Палеогеография Севера СССР..., 1983; В. Захаров, 1983).

Климат Арктической биогеографической подобласти был умеренным, в южных ее районах иногда - субтропическим (тоар, поздняя юра) (Берлин, Найдин и др., 1966; Сакс и др., 1972б; Сакс, 1976б; Ясаманов, 1976; Каплан, 1978; Палеогеография Севера СССР..., 1983; Захаров, Шурыгин, 1984; В. Захаров и др., 1994). Соленость вод была, по-видимому, заметно ниже нормальной только в среднеюрское время, а в остальное время - близка к нормальной (Сакс, 1972; Сакс, Нальняева, 1975; Найдин, Тейс, 1977; Захаров, Сакс, 1980; Палеогеография Севера СССР..., 1983; Захаров, Шурыгин, 1984).

Для Арктической подобласти были характерны из аммоноидей *Amaltheus*, *Zugodactylites*, *Pseudolioceras*, *Arkelloceras* и др., из белемноидей - подсемейства *Pas-saloteuthinae* и *Nannobelinae* (семейство *Cylindroteuthidae*), двустворчатые моллюски родов *Otariria*, *Buchia*, *Mytilocerasmus*, *Inoceramus*, *Harpax*, *Arctotis*, *Voreioxytoma*, брахиоподы семейства *Voreiothyriidae*, из гастропод - *Chetaella*; среди фораминифер в средне-позднеюрское время господствовал **нодозариево-аммонодисцидовый** комплекс (Захаров, 1983).

Северо-Сибирское море

Биота Северо-Сибирского моря состояла из разнообразных **бентосных** организмов - двустворчатых и брюхоногих моллюсков, полиплакофор, брахиопод, фораминифер, **остракод**, мшанок, морских ежей, криноидей, скафопод, ракообразных, бесскелетных организмов, оставивших следы жизнедеятельности, **нектобентосных** и **нектонных** головоногих моллюсков, рыб, пресмыкающихся, планктонных радиолярий и фитопланктона. Наиболее подробно прослежено изменение бентосных сообществ, в том числе именно их основных компонентов - двустворчатых моллюсков в течение всего юрского времени (Каплан и др., 1973; Сакс, Нальняева, 1975; В. Захаров, Шурыгин, 1978, 1979, 1984, 1985; Шурыгин, 1979; В. Захаров, 1981, 1995; Лутова, 1981; Палеогеография Севера СССР..., 1983; Девятов, Сальяник, 1989).

В начале раннеюрского времени (**геттанг** - синемюр) это море имело довольно широкие связи с тихоокеанскими морями, а на западе оно было замкнутым, тогда как в позднем плинсбахе и тоаре, по-видимому, существовал неширокий мелководный пролив, соединявший Арктический бассейн с европейскими морями (Сакс, 1961б; Шульгина, 1966; А.С. Дагис, 1968; В. Захаров, Сакс, 1980; Палеогеография Севера СССР..., 1983; Шурыгин, Никитенко, 1995).

Биота всего Арктического бассейна, в том числе и Северо-Сибирского моря, в течение юрского времени несколько раз испытывала кризисы, которые обычно совпадали с регрессиями: наиболее значительные из них отмечались в раннем плинсбахе, на границе плинсбаха и тоара, в конце тоара - начале аалена и в раннем байосе (Сакс и др., 1980; В. Захаров, Сакс, 1980).

В геттанге и синемюре на песчаных и **песчано-алевритовых** грунтах прибрежного мелководья и лагун, т.е. в верхней сублиторали Северо-Сибирского моря доминировали двустворчатые моллюски: неглубоко **зарывавшиеся** сестонофаги *Tancredia*, *Cardinia*, **биссусные** сестонофаги *Kolymonectes*, *Chlamys*, реже инфантные детритофаги *Malletia*, *Glyptoleda*; отмечались следы *Arctichnus*, *Rhizocorallium*.

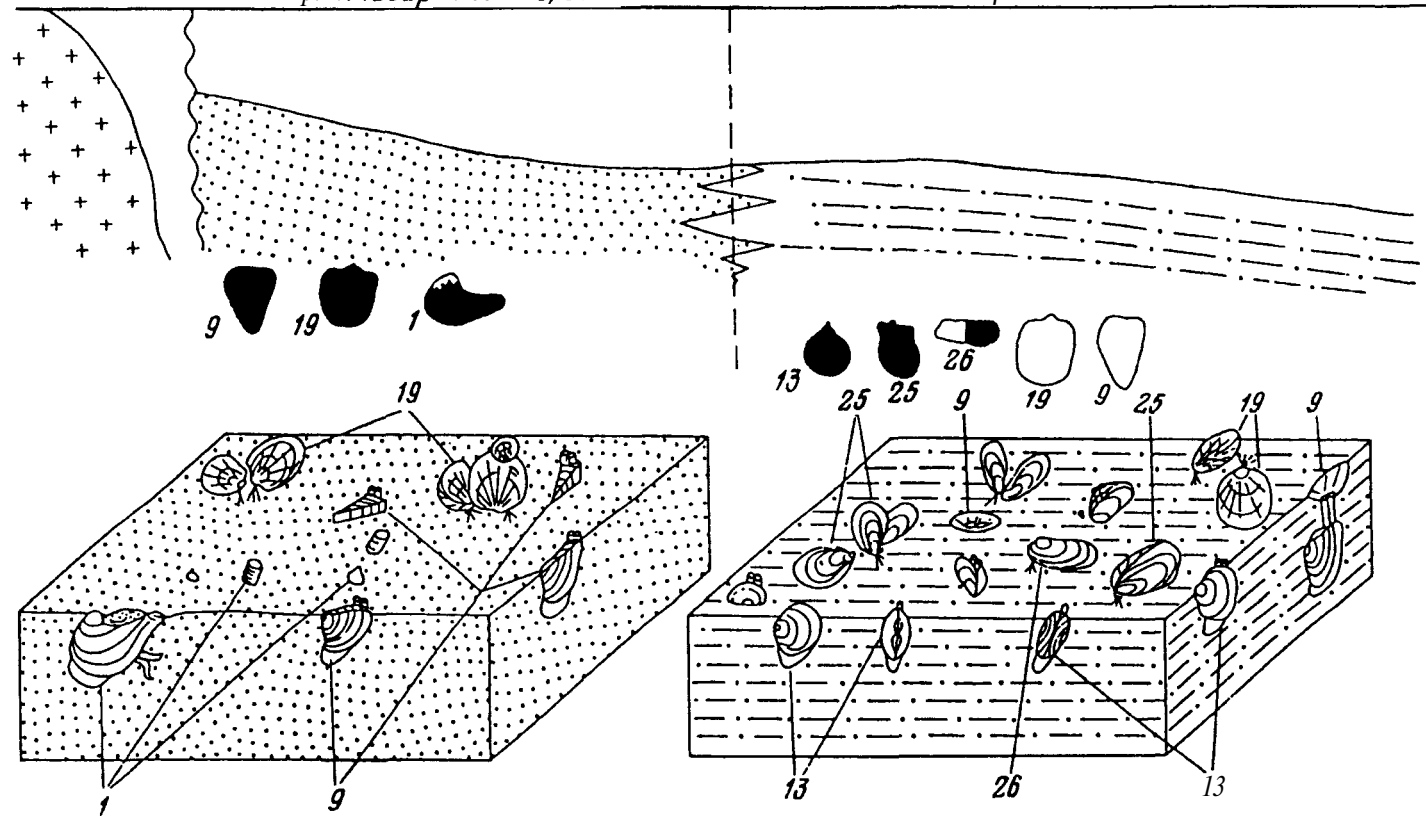


Рис. 1.2.6. Распределение и состав сообществ *Meleagrinella* - *Tancredia* и *Pseudomytiloides* - *Modiolus* верхней и средней сублиторали тоарского Северо-Сибирского моря (Захаров, Шурыгин, 1978, рис. 16а)

Условные обозначения на рис. 1.2.9

Дальше от берега, на алевритовых и глинисто-алееритовых грунтах - исключительнo сестонофаги: неглубоко зарывавшиеся *Tancredia* и *Myophoria*, глубоко зарывавшиеся **Номотуа** и **эпифаунные биссусные *Meleagrinnella***. В плинсбахe на прибрежной сублиторали на грубозернистых грунтах - *Myophoria*, *Tancredia*, **Номотуа**, *Pleuromya*, прикреплявшиеcя биссусом **Награх**, а дальше от берега в низах верхней сублиторали на мягких грунтах и глубинах до 50 м преобладали **Номотуа** и свободно лежавшие **Награх** или *Tancredia* и *Meleagrinnella*; локально встречались глубоко зарывавшиеся *Pleuromya*, эпифаунные биссусные **Еорестен**, *Radulonectites*, *Lima*, а также **брахиоподы** (*Orlovirhynchia*, *Rudirhynchia*, *Rimirhynchia*), **гастроподы**, **фораминиферы**, **остракоды**, криноидеи, **черви** - **илоеды**, редко **нектобентосные** аммоноидеи *Amaltheus*. Для лагуи были характерны **инфаунные** сестонофаги со слизистой трубкой - *Lucinidae*.

В **плинсбах** - тоарское время в обстановке верхов верхней сублиторали у берегов на песчаных, галечных, глинисто-песчаных грунтах располагались сообщества *Liostrea* и *Liostrea* - *Meleagrinnella*, т.е. **эпифаунных** сестонофагов, а дальше от берегов в низах верхней сублиторали - на глинисто-песчаных грунтах - сообщество *Meleagrinnella* - *Tancredia* (рис. I.2.6). Среди фораминифер преобладали *Ammobaculites*, *Ammodiscus*, *Glomospira*.

Для средней сублиторали (глубина 50-100 м), алевритовых и глинисто-алееритовых грунтов в **геттанге** и синеморе были характерны биссусные сестонофаги *Pseudomytiloides*, *Limea*, *Chlamys* и инфаунные детритофаги *Taimyrodon*, в плинсбахe в зоне, приближенной к берегу, на **песчано-алееритовых** грунтах верхов средней сублиторали - инфаунные детритофаги *Nuculoma* или *Dasymya* и эпифаунные биссусные сестонофаги *Radulonectites*, а в удалении от берега, в низах средней сублиторали, на глинисто-алееритовых и пелитовых грунтах - семиинфаунные **эндобиссусные** (*Modiolus*), эпифаунные биссусные (*Pseudomytiloides*) и инфаунные (**Номотуа**) сестонофаги; встречались эпифаунные биссусные сестонофаги *Eorecten*, *Lima*, *Meleagrinnella*, инфаунные детритофаги *Dasymya* и сестонофаги *Pleuromya* и *Tancredia*, брахиоподы *Rudirhynchia*, *Orlovirhynchia* и др., криноидеи, аммоноидеи. В тоаре в зоне средней сублиторали на глинистых и глинисто-песчаных грунтах ближе к берегу были распространены сообщества *Dasymya* - *Meleagrinnella*, *Dasymya* или *Dasymya* - *Tancredia*, а дальше от берега на глинистых илах низов средней сублиторали - *Pseudomytiloides* - *Modiolus*, (см. рис. I.2.6) или *Modiolus* - **Номотуа**, в которых обычны были *Lucinidae*. Из фораминифер были характерны **Trochammina**.

Нижняя сублитораль с глубинами 100-150 м и глинистыми, иногда битуминозными илами была занята в геттанге - синеморе сообществами, в которых преобладали тонкостенные биссусные *Otapiria*, *Pseudomytiloides*, *Meleagrinnella*, *Colymbocetes*, криноидеи, а при дефиците кислорода в придонном слое - инфаунные детритофаги *Glyptoleda*, **Malletia** и криноидеи. В плинсбахe в этой зоне располагалось сообщество **инфаунных** детритофагов *Taimyrodon* и глубоко зарывавшихся сестонофагов **Номотуа**, к которым присоединялись *Lucinidae*. Из фораминифер здесь отмечались тонкостенные мелкие **Trochammina** и *Glomospira*.

В среднеюрское время в условиях несколько пониженной солености и более низкой, чем в тоаре, температуры (на 4-5° по Саксу, 1976), в сообществах появились иммигранты из северной части палео-Тихого океана (*Mytilocerasmus* и др.), сообщение же с европейскими морями было весьма затрудненным. Повысился эндемизм двустворок и брахиопод за счет появления эндемичных видов и родов.

В раннем аалене в зоне прибрежного мелководья на песчаных грунтах начали господствовать вместо *Meleagrinnella* относившиеся к той же экологической группировке эпифаунные **биссусные** сестонофагов представители рода *Arctotis*, к которым в позднем аалене присоединились неглубоко зарывавшиеся *Arctica* (рис. I.2.7), здесь также жили *Tancredia*, встречались *Mytilocerasmus* (биссусные эпифаунные

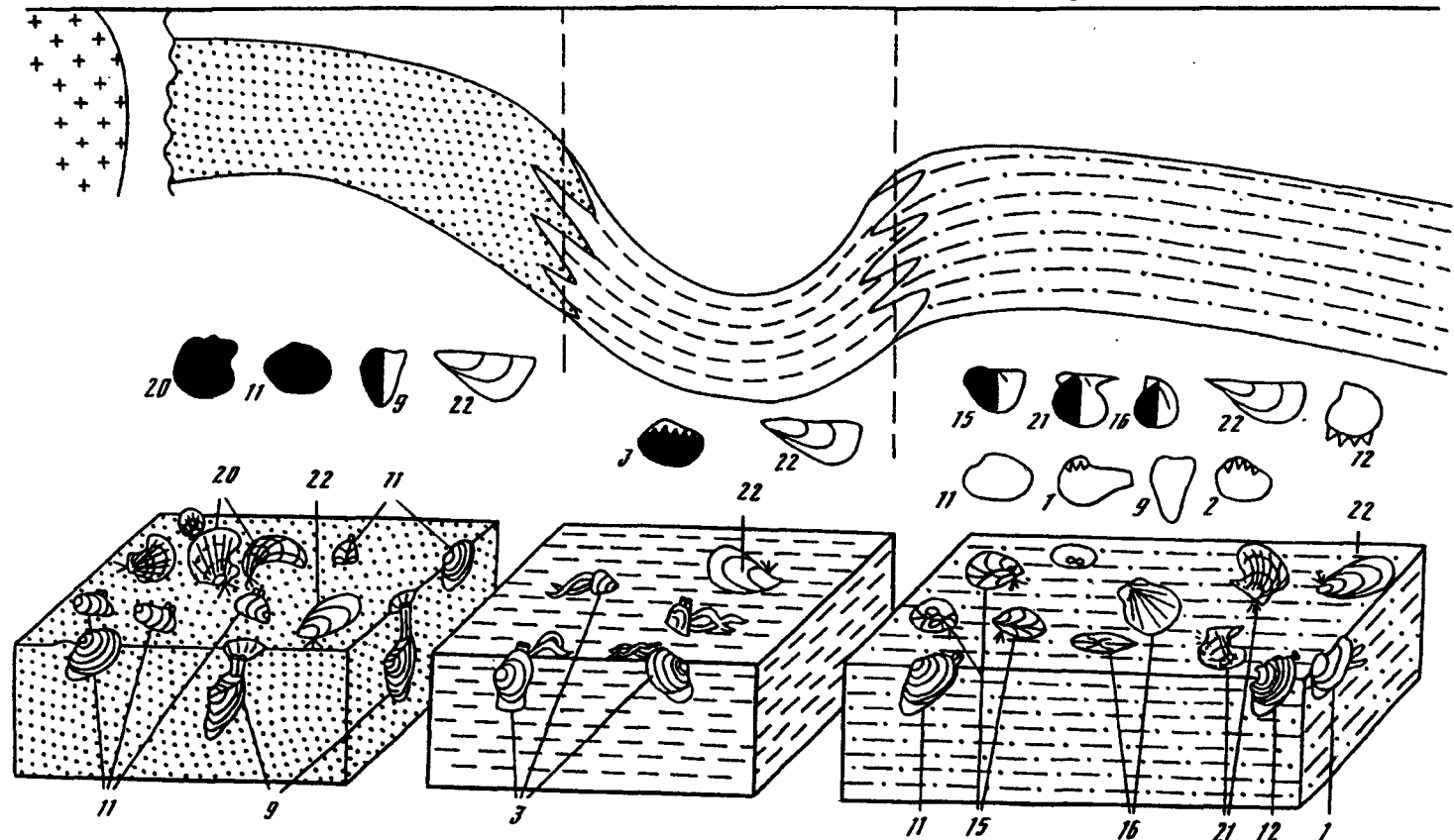


Рис. 1.2.7. Распределение и состав сообществ сублиторали Северо-Сибирского моря в позднеааленское время (Захаров, Шурыгин, 1978, рис. 166)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.9

сестонофаги). Низы верхней сублиторали, где были распространены илисто-песчаные грунты, занимало сообщество **Dasryomya** (инфаунные детритофаги), а среднюю сублитораль в раннем аалене, как и в тоаре, - сообщество *Pseudomytiloides*, а в позднем аалене - сообщество *Boreionectes* - *Oxytoma*, руководящие формы которых относились также к **биссусным эпифаунным сестонофагам**; кроме них были характерны представители этой же экологической группировки *Parva-mussium* и **Mytiloceramus**, а также неглубоко зарывавшиеся сестонофаги **Astarte**, *Arctica*, *Tancredia* и детритофаги *Dasryomya* и *Malletia*. В нижней сублиторали на глинистых илах господствовали инфаунные детритофаги *Nuculana*, а местами встречались **Mytiloceramus** и *Malletia* (I.2.7).

Кроме **двустворок**, бентос состоял из **гастропод**, фораминифер и **остракод**. В раннем байосе отмечалось уменьшение разнообразия бентоса (кризис) и преобладали мелководные сообщества. Во всех зонах сублиторали господствовали *Mytiloceramus* и глубоко зарывавшиеся сестонофаги *Nomomya*. К ним присоединялись на прибрежном мелководье *Arctotis*, *Arctica*, *Tancredia*, в средней сублиторали *Modiolus*, в нижней сублиторали детритофаги *Nuculana* и *Malletia*. Кроме двустворок было много скафопод. В позднем байосе кратковременно многочисленными стали *Solemya* (инфаунные детритофаги) и *Boreionectes*, а также *Pleuromya*. Обеднение и неустойчивость сообщества, вероятно, были связаны с понижением температуры и, возможно, опреснением.

В батское время донные сообщества Арктического бассейна стали более разнообразными и дифференцированными, чем байосские. На песчаном прибрежном мелководье было распространено сообщество *Arctotis*, в котором встречались *Isognomon*, *Mytiloceramus*, *Arctica* и др., а на илисто-песчаных грунтах низов верхней сублиторали были многочисленными *Arctotis*, *Arctica*, *Mytiloceramus*, *Nomomya*, *Pleuromya*, **скафоподы** *Dentalium*, встречались *Tancredia*, *Boreionectes*, *Gresslya*, **Meleagrinnella**, *Isognomon*, *Entolium*, *Protocardia*. На илистых с примесью песчаного материала грунтах средней сублиторали господствовало сообщество *Modiolus* - *Nomomya*, в котором характерными были *Isognomon*, *Mytiloceramus*, частыми - *Arctotis*, *Boreionectes*, *Arctica* и др. На глинистых илах нижней сублиторали, кроме **сестонофагов** (*Nomomya*), были многочисленными детритофаги *Malletia* и *Nuculana*, сопутствующими здесь являлись *Mytiloceramus* (рис. I.2.8). К **нектобентосу** в ранне- и **среднеюрском** Арктическом бассейне относились некоторые аммоноидеи, а также белемноидеи с коротким ростром (**Nannobelus** и др.), к нектону - аммоноидеи и **длинноростровые** белемноидеи (**Holcobelus**, *Pseudodicoelitinae* и др.) (Сакс, **Нальнева**, 1975).

В позднеюрское время расширились связи Арктического бассейна с северо-европейскими морями, с запада теплое течение (**палео-Гольфстрим**) доходило до Западно-Сибирского моря и, вероятно, оказывало влияние и на Северо-Сибирское море. Связь с северной частью **палео-Тихого** океана была затрудненной. Соленость Северо-Сибирского моря была близка к нормальной (**30–36‰**), аэрация хорошая вплоть до поздневожского времени.

В раннем келловее на песчаных грунтах верхней сублиторали Северо-Сибирского моря распространились *Meleagrinnella*, вытеснившие представителей рода *Arctotis*, а численность *Mytiloceramus* сократилась за счет расселения *Isognomon*. В сообществах верхней сублиторали, кроме *Meleagrinnella*, господствовали глубоко зарывавшиеся *Nomomya* и **денталиумы** (инфаунные детритофаги), им сопутствовали инфаунные сестонофаги *Arctica*, *Pleuromya*, *Gresslya*, *Tancredia* и **эпифаунные биссусные** сестонофаги *Grammatodon*, *Boreionectes* и *Entolium*, а также редкие *Vuchia*. Из фораминифер на песчаных грунтах мелководья - только редкие *Recurvovides* и *Ammobaculites*. В средней сублиторали на **алеврито-песчаных** грунтах на глубинах до 20–50 м обитали сестонофаги - инфаунные *Nomomya* и *Thracia* и эпифаунные *Grammatodon* и *Entolium* и многочисленные **фораминиферы** *Nauphrag-*

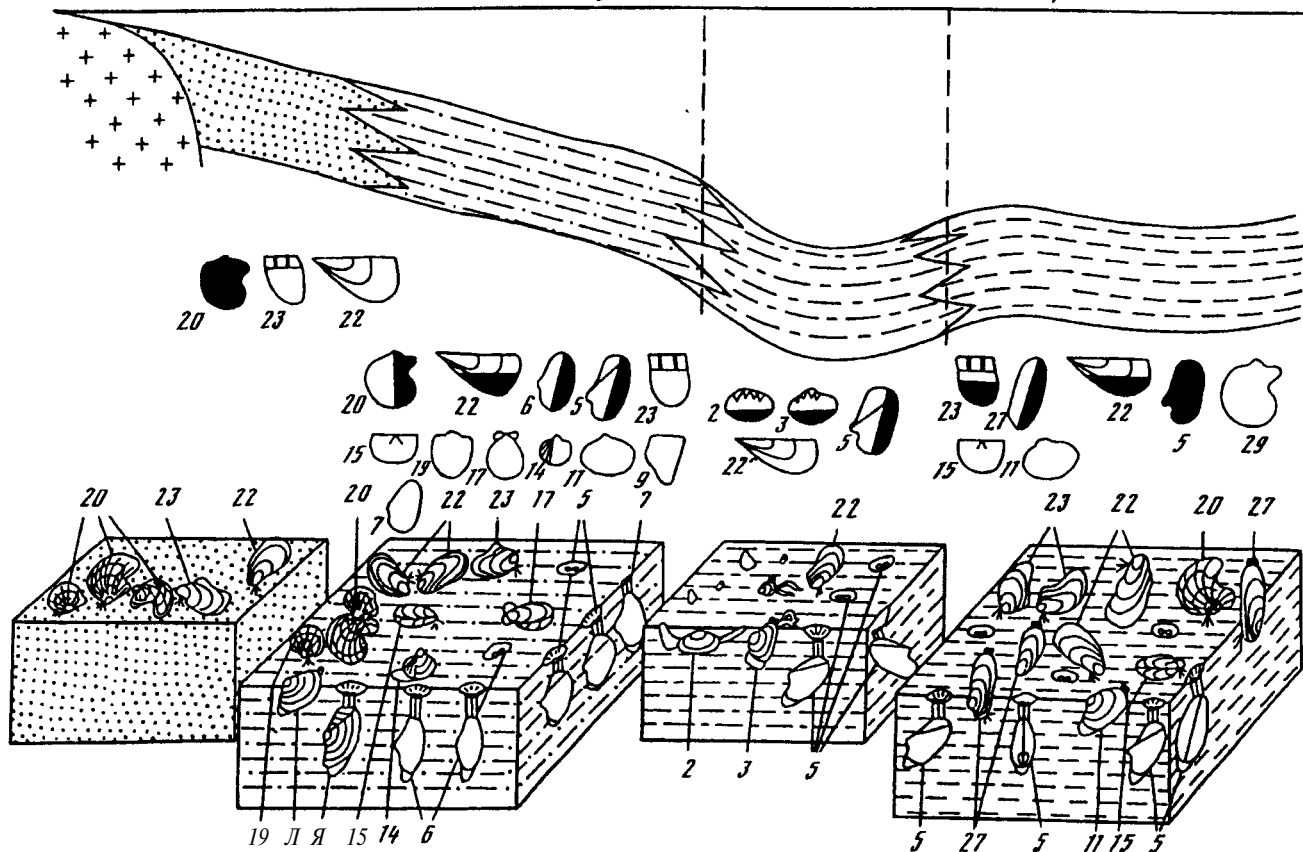


Рис. 1.2.8. Распределение и состав сообществ сублиторали Северо-Сибирского моря в батыское время (Захаров, Шурыгин, 1978, рис. 16в)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.9

moides, Ammobaculites, **Glomospira**, **Ammodiscus**, **Recurvoidea** и другие более редкие. На несколько больших глубинах, в условиях относительно низкой гидродинамики и большой примеси глинистого материала вместо литуолидного сообщества отмечалось трохамминидо-литуолидное, в котором также преобладали агглютинирующие формы. В нижней сублиторали располагалось сообщество **инфауных** детритофагов *Nuculana* и *Malletia*.

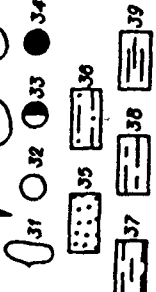
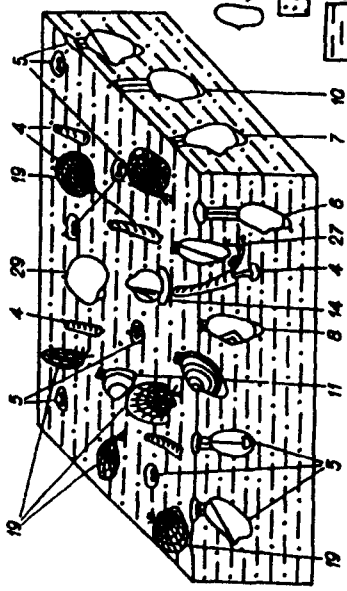
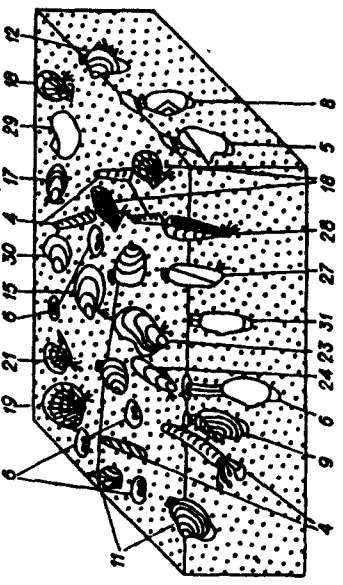
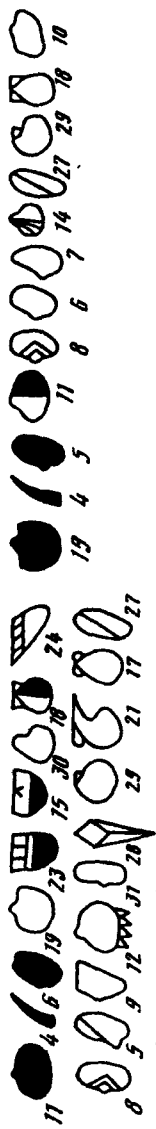
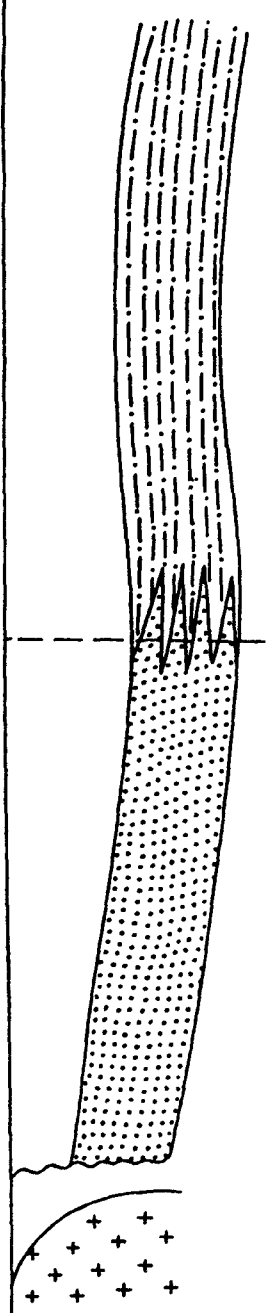
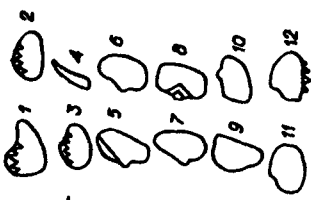
В позднекембрийское время на песчаных грунтах верхов верхней сублиторали было распространено сообщество *Arctica* - *Liostrea*, в котором были многочисленны также **Pleuromya** и **денталиумы**, часто встречались *Isognomon*, *Boreionectes*, *Camptonectes*, реже - *Meleagrinea*, *Aguilerella*, *Pinna*, *Plagiostoma*, *Oxytoma*, **Entolium**, *Musculus*, *Astarte*, *Tancredia*, *Goniomya*, **Solecterus** и др., из **гастропод** *Chetaella*, из фораминифер - *Glomospira*, *Glomospirella* и др. более редкие. На илесто-песчаных грунтах низов верхней сублиторали располагалось сообщество *Meleagrinea* — *Pleuromya*, в котором многочисленными также были *Homomya* и *Dentalium*, а сопутствующими - **инфауные** *Arctica*, *Goniomya*, *Gresslya*, *Protocardia*, *Thracia*, **эндобиссусные** *Musculus*, **эпифауные биссусные** *Plagiostoma*, *Camptonectes*. Среди фораминифер на **алеврито-песчаных** и **алеврито-глинистых** грунтах господствовали агглютинирующие формы родов *Trochammina*, *Recurvoidea*, *Glomospirella*, *Ammodiscus* и др., наряду с которыми встречались и известковые формы - *Astaculus*, *Conorboides*, *Globulina*, *Lenticulina* и др. На глинистых и алевритовых илах средней сублиторали отмечалось сообщество *Grammatodon* - *Thracia*, в котором присутствовали еще инфауные сестонофаги *Homomya*, реже *Protocardia*, иногда эпифауные сестонофаги *Camptonectes* и *Entolium*, а также редкие инфауные **детритофаги** *Nuculana* и **скафопады**. В нижней сублиторали, на глинистых илах господствовали инфауные детритофаги *Nuculana* и *Malletia*, наряду с которыми жили глубоко зарывавшиеся *Homomya* (рис. 1.2.9).

В Оксфорде на песках прибрежного мелководья располагались сообщества *Arctica* — *Pleuromya* или *Arctica* — *Gresslya*, в которые также входили *Astarte* и более редкие *Boreionectes*, *Buchia*, *Musculus*, *Meleagrinea*. Встречались **нектобентосные** аммоноидеи. В более удаленных от берега районах мелководья (низы верхней сублиторали) на песчаных грунтах господствовали *Astarte*, *Meleagrinea*, *Boreionectes*, *Pleuromya*, *Entolium*, а также денталиумы, реже встречались *Buchia*, *Musculus*, *Tancredia*, *Protocardia*, *Isognomon*, *Plagiostoma*, *Inoceramus*, *Homomya* и др., **брахиоподы (теревратулиды)**, **гастроподы** (*Sulcoacteon*, *Hudlestomella*), ракообразные, нектобентосные аммоноидеи и белемноидеи. На илесто-песчаных грунтах верхней сублиторали преобладали инфауные сестонофаги (*Pleuromya*, *Astarte*) и детритофаги (*Nuculoma*, *Palaeonucula*, реже *Taimyrodon*, *Mesosaccella*); более редко встречались *Entolium*, *Meleagrinea*, *Boreionectes*. В средней сублиторали на алевритовых илах существовали сообщества *Meleagrinea* - **Modiolus** и *Pleuromya* - *Musculus*, в которых присутствовали *Buchia*, денталиумы, нектобентосные аммоноидеи и белемноидеи. На глинистых илах низов средней сублиторали были распространены *Nuculoma*, *Nuculana*, *Palaeonucula*, **Dacryomya**, *Taimyrodon*, *Malletia*, а также **бухииды**, **гастроподы** *Chetaella*, нектобентосные аммоноидеи, белемноидеи. Наконец, глинистые **илы** нижней сублиторали занимало сообщество инфауных детритофагов **Malletia-Nuculana**.

В кимериджском Северо-Сибирском море в верхней сублиторали на песчаных грунтах жили многочисленны сестонофаги - инфауные *Arctica*, *Tancredia*, *Pleuromya*, *Astarte* и прикреплявшиеся биссусом эпифауные *Boreionectes*, *Entolium*, *Buchia*, *Isognomon*, **Limatula**, реже цементированные *Liostrea* и эндобиссусные *Grammatodon*, частыми были **гастроподы** *Chetaella*, а также нектобентосные аммоноидеи и белемноидеи. Это сообщество можно определить как сообщество *Arctica* - *Tancredia* (рис. 1.2.10). В позднем кимеридже в низах верхней сублиторали отмечалось еще сообщество *Buchia* - *Tancredia*. В средней сублиторали **раннекимериджского**

р. Чернозр-Белая

о. Бол. Бешчеб



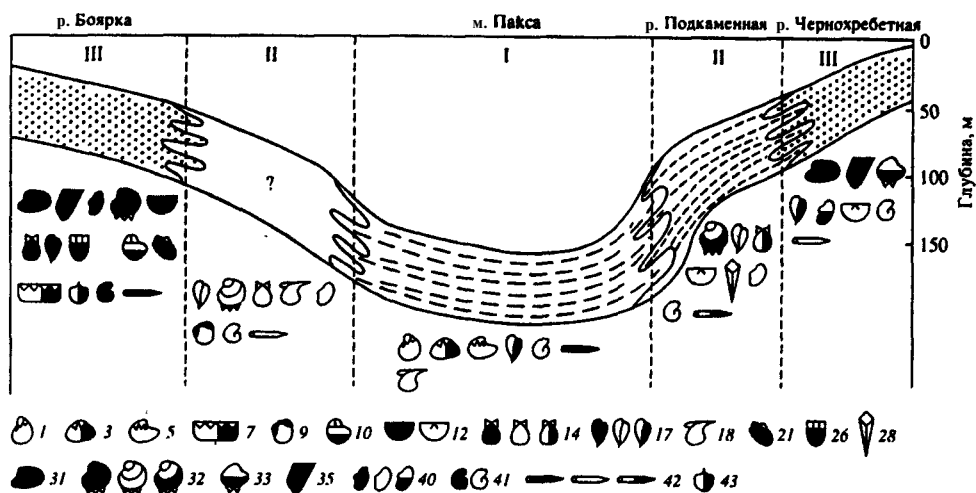


Рис. 1.2.10. Схема фаций, батиметрический профиль и сообщества беспозвоночных в раннекимериджском Северо-Сибирском море (Захаров, 1981, рис. 112)

/ - относительно глубоководная зона; // - умеренно-глубоководная зона; /// - мелководная зона; / - *Nuculoma* - *Palaeonucula*; 2 - *Dacryomya*; 3 - *Malletia*; 4 - *Taimyrodon*; 5 - *Jupiteria*; 6 - *Sarepta*; 7 - *Grammatodon*; 8 - *Cosmetodon*; 9 - *Cucullaea*; 10 - *Liostea*; 11 - *Praeexogyra*; 12 - *Boreionectes*; 13 - *Camptonectes*; 14 - *Entolium*; 15 - *Aequipecten*; 16 - *Pseudamussium*; 17 - *Buchia*; 18 - *Oxytoma*; 19 - *Arctotis*; 20 - *Meleagrinnella*; 21 - *Limatula*; 22 - *Limea*; 23 - *Pseudolimea*; 24 - *Plagiostoma*; 25 - *Inoceramus*; 26 - *Isognomon*; 27 - *Aguilerella*; 28 - *Pinna*; 29 - *Musculus*; 30 - *Modiolus*; 31 - *Arctica*; 32 - *Astarte*; 33 - *Neocrassina*; 34 - *Prorokia*; 35 - *Tancredia*; 36 - *Thracia*; 37 - *Protocardia*; 38 - *Lucina*; 39 - *Gresslya*; 40 - *Pleuromya*; 41 - аммониты; 42 - белемниты; 43 - *Chetaella*; 44 - лингулиды; 45 - **теревратулиды**; 46 - ракообразные. Остальные обозначения см. на рис. 1.2.9

моря отмечались сообщества *Buchia* - *Entolium* и *Astarte* - *Entolium*, в которые входили также *Pleuromya*, *Oxytoma*, *Boreionectes*, *Meleagrinnella*. В низах средней сублиторали в позднем **кимеридже** располагалось сообщество *Palaeonucula* - *Meleagrinnella*, в котором наряду с **сестонофагами** присутствовали **детритофаги**. Глинистые илы нижней сублиторали занимало сообщество *Malletia* - *Buchia*, в котором детритофаги играли большую роль: кроме *Malletia* здесь жили *Nuculoma*, *Palaeonucula*, *Jupiteria*, **гастроподы** *Eucyclus*, **черви-илоеды**; много было белемноидей (**нектобентосные** или **нектонные** формы), встречались еще **сестонофаги** *Oxytoma* (см. рис. 1.2.10).

В ранневолжское время отмечалась кратковременная регрессия, а в средне-поздневолжское произошла максимальная **позднеюрская** трансгрессия. Соленость была близка к нормальной, море относительно теплое. В верхней сублиторали на песчаных и **песчано-илистых** грунтах в средневолжское время располагались сообщества *Tancredia* - *Arctica* и *Tancredia* - *Arctica* - *Pleuromya*, в которые входили еще *Astarte*, *Buchia*, *Arctotis*, *Isognomon*, *Praeexogyra*, *Boreionectes*. Средняя сублитораль, где господствовали илистые грунты, была занята сообществами **Праехо-**

Рис. 1.2.9. Распределение и состав сообществ сублиторали Северо-Сибирского моря в келловейское время (Захаров, Шурьгин, 1978, рис. 16 г)

/ - *Dacryomya*; 2 - *Malletia*; 3 - *Nuculana*; 4 - **скафоподы**; 5 - *Homomya*; 6 - *Pleuromya*; 7 - *Gresslya*; 8 - *Goniomya*; 9 - *Tancredia*; 10 - *Thracia*; 11 - *Arctica*; 12 - *Astarte*; 13 - *Lucina*; 14 - *Protocardia*; 15 - *Boreionectes*; 16 - **Parvamussium**; 17 - *Entolium*; 18 - *Camptonectes*; 19 - *Meleagrinnella*; 20 - *Arctotis*; 21 - *Oxytoma*; 22 - **Mytiloceramus**; 23 - *Isognomon*; 24 - *Aguilerella*; 25 - *Pseudomytiloides*; 26 - *Modiolus*; 27 - *Musculus*; 28 - *Pinna*; 29 - **Plagiostoma**; 30 - *Liostea*; 31 - **Solecurtus**; 32 - редко, часто; 33 - очень часто, много; 34 - очень много, изобилие; 35 - пески; 36 - илистые пески; 37 - илы; 38 - глинистые илы; 39 - глины

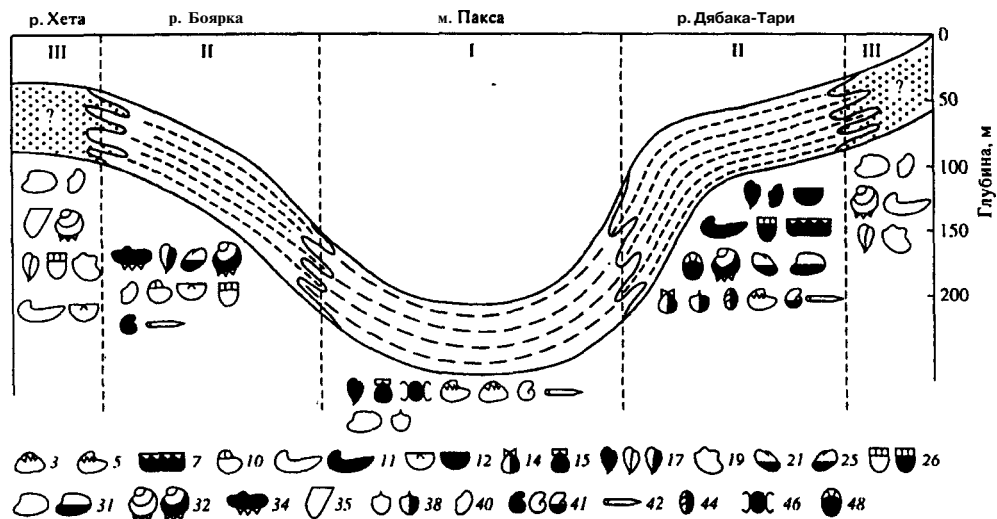


Рис. 1.2.11. Схема фаций, батиметрический профиль и сообщества беспозвоночных в средневожском Северо-Сибирском море (Захаров, 1981, рис. 113)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.9 и 1.2.10

гура - *Pleuromya* - *Isognomon* или *Prorokia* - *Buchia* - *Inoceramus*. В первом были еще многочисленные *Buchia*, *Boreionectes*, *Grammatodon*, теребратулиды, частые *Astarte*, *Limatula*, *Arctica*, *Entolium*, люциниды, лингулиды, т.е. господствовали сестонофаги, а из детритофагов отмечались только редкие *Dasypomys*; встречались нектобентосные амmonoидеи и редкие белемноидеи. Для второго сообщества был характерен род *Astarte*, реже встречались *Pleuromya*, *Liostrea*, *Boreionectes*, *Isognomon*, многочисленны были амmonoидеи, а белемноидеи редки. В нижней сублиторали на глинистых илах многочисленны были сестонофаги высокого уровня *Buchia* и *Aequipecten*, остальные двустворки — зарывавшиеся сестонофаги *Arctica* и люциниды и детритофаги — *Malletia* и *Jupiteria* были более редкими, много здесь было ракообразных, а нектобентосные амmonoидеи и белемноидеи - редки, встречались агглютинирующие фораминиферы. На глубинах около 200 м и ниже мог иметь место дефицит кислорода, тогда бентос практически отсутствовал, кроме *Aequipecten*, которые, возможно прикреплялись к плавающим водорослям и относились к псевдопланктону (рис. 1.2.11).

В поздневожское время состав сообществ был близок к средневожскому. В верхах верхней сублиторали на песчано-алевритовых грунтах располагалось сообщество *Tancredia* - *Arctica* - *Pleuromya*, в низах верхней сублиторали на такого же типа грунтах - сообщество *Praeexogyra* - *Pleuromya* - *Isognomon*, в средней сублиторали на алевритовых илах - *Pleuromya* - *Buchia*, а на глинисто-алевритовых грунтах — *Prorokia* — *Inoceramus* или *Boreionectes* — *Entolium*, встречались здесь также *Nomomya*, *Oxytoma*, *Limatula*, *Isognomon*. Для глинистых илов нижней сублиторали было характерно сообщество *Buchia* - *Malletia*, а для битуминозных глинистых илов - сообщество *Aequipecten*, которые могли быть псевдопланктонными.

Кроме двустворок в сублиторали вожского моря жили гастроподы, брахиоподы, фораминиферы, ракообразные, иглокожие, к нектону и нектобеитосу относились головоногие моллюски, костистые рыбы, ихтиозавры; планктон также был достаточно богат и разнообразен.

В лагунах при несколько пониженной солености сообщества характеризовались низким разнообразием и слабой структурированностью: доминировали

сестонофаги - двусторчатые моллюски (*Buchia*, *Ostreidae*, *Astarte*) и брахиоподы - **теревратулиды**.

Таким образом, в целом в юрских сообществах верхов верхней сублиторали Северо-Сибирского моря преобладали **эпифаунные биссусные** или цементировавшиеся и неглубоко зарывавшиеся сестонофаги, в низах верхней сублиторали также господствовали сестонофаги, среди которых **большую** роль, чем в верхах этой зоны, играли зарывавшиеся формы, а цементировавшиеся, наоборот, имели подчиненное значение; **детритофаги** редко приобретали руководящую роль. В средней сублиторали господствующее положение было у **инфаунных** и **семиинфаунных** сестонофагов, а эпифаунные виды реже относились к руководящим формам, так же, как детритофаги. Наоборот, для нижней сублиторали было характерно господство **двусторок** - инфаунных **детритофагов**. В условиях плохой аэрации могли существовать только **эвриоксибионтные** эпифаунные сестонофаги или же псевдопланктонные формы (кроме планктона и нектона). **Нектобентосные** хищники, представленные главным образом головоногими моллюсками и рыбами, были распространены во всех **шельфовых** зонах, кроме краевой.

Колымское море

Температуры в этом районе были ниже, чем в **Северо-Сибирском** море. Море в основном было мелководным, в осадках наблюдалась примесь вулканогенного материала. В **геттанге** и начале синемюра в комплексах верхней сублиторали преобладали биссусные эпифаунные двусторчки *Kolymonectes*, *Oxytoma*, *Lima*, **Otapiria**, им сопутствовали *Chlamys*, **Steinmannia**, *Meleagrinnella*, прираставшие *Anomia*, якорные брахиоподы *Ochotorhynchia*, криноидеи. Во второй половине синемюра разнообразие возросло, здесь распространились **семиинфаунные** *Modiolus* и инфаунные сестонофаги *Astarte*, **Pleuromya**, **Bureiomya**, *Pholadomya*, **Tancredia** и др.

В плинсбахе на **терригенно-вулканогенных** грунтах мелководья, окружавшего острова Омолонского архипелага, бентос состоял из **двусторок** - **эпифаунных биссусных** (*Meleagrinnella*, *Eopecten*, *Radulonecrites*), реже - прираставших (**Награх**) и инфаунных (**Myophoria**, *Bureiomya*, *Tancredia*) сестонофагов, брахиопод *Rudirhynchia* и **Orlovirhynchia**, а на открытом мелководье, на такого же типа грунтах были распространены эпифаунные сестонофаги - биссусные *Oxytoma*, *Chlamys*, *Lima* и прираставшие **Награх**, инфаунные детритофаги *Nuculoma*, местами — брахиоподы *Rudirhynchia*, **Cuneirhynchia** и **спириферины**. На отмелях в юго-восточной части моря — те же эпифаунные двусторчки и криноидеи.

В тоаре на **вулканогенно-терригенных** грунтах верхней и средней сублиторали жили эпифаунные биссусные *Meleagrinnella*, **Pseudomytiloides**, *Oxytoma*, на прибрежном мелководье Омолонского архипелага - те же формы, реже встречались неглубоко зарывавшиеся *Vaugonia*, цементировавшиеся *Ostrea*, жившие в углублениях **Arca**.

Во всех указанных раннеюрских комплексах много **нектобентосных** головоногих (аммоноидей и белемноидей).

В начале среднеюрского времени (аален) в верхней и средней сублиторали также преобладали эпифаунные биссусные сестонофаги - *Oxytoma*, *Propeamussium*, *Arctotis*, **Mytiloceramus**, меньше семиинфаунных (*Pinna*) и инфаунных (*Vaugonia*) форм; в верхней сублиторали Приомолонского района встречались еще цементировавшиеся *Liostraea* и инфаунные *Pleuromya*. В байосе в этом же районе - эпифаунные *Mytiloceramus*, *Arctotis*, реже *Camptonectes*; из инфаунных - **Arctica**.

В батское время во всех зонах исключительное распространение имели представители **эврибионтного** рода *Mytiloceramus*. В **позднеюрское** время Колымское море значительно сократилось, а затем вообще прекратило свое существование (Палеогеография Севера СССР..., 1983). В районе нижнего течения р. Колымы в кимериджское время, вероятно, существовал вулканического происхождения

остров, вокруг которого отлагались продукты извержений, а воды значительно прогревались, т.е. возникли условия, которые имеют место вокруг "черных курьельщиков". Бентос в это время состоял из разнообразных, главным образом **эпифаунных двустворок** - *Liostrea*, *Camptonectes* (**Maclearnia**), *Isognomon*, *Oxytoma*, *Melagrinnella*, *Chlamys*, *Pseudolimea*, *Plagiostoma* и более редких **инфаунных** *Mactromya*, *Astarte*, *Pleuromya* и **семиинфаунных** *Modiolus*, а также брахиопод и червей.

Встречались также **нектобентосные** головоногие моллюски. Некоторые двустворки (устрицы, **Maclearnia**) имели очень крупные размеры. Дальше от острова на больших глубинах господствовали лишь представители эпифаунных *Buchia* (Паракецов, Паракецова, 1991).

Западно-Сибирское море

Западно-Сибирское эпиконтинентальное море сформировалось только в позднеюрское время. Особенно подробно изучен волжский этап развития его фауны (В. Захаров, Месежников, 1974; Киприянова и др., 1975, 1979; Палеобиофауны..., 1978; Козлова, 1983; Комиссаренко, Тылкина, 1981а, б; Захаров, Сакс, 1983; Палеогеография Севера СССР..., 1983; Вайнц, 1983; Баженовский горизонт..., 1986; Брадучан и др., 1989). Для этого моря были характерны **терригенные** с большим количеством глауконита и **терригенно-карбонатные** грунты в районе прибрежного мелководья и черные битуминозные глинистые **илы** на открытом шельфе. Соленость была близка к нормальной. Климат в районе моря был субтропическим, **семиаридным** на юге и **семигумидным** на севере. Среднегодовая температура поверхностных вод на юге была около 20–22°C, а на севере - 13–16°C, а температура придонных вод не ниже 8–10°C. С открытой частью Арктического бассейна море соединялось на севере и северо-востоке, а с европейскими морями - на западе (см. Howarth, 1981, рис. 13.11). Вдоль западных берегов проходило теплое течение (палео-Гольфстрим) (Гольберт и др., 1968; Палеогеография Севера СССР..., 1983; Баженовский горизонт..., 1986).

Кроме **бентосных** организмов, распределение которых будет подробно рассмотрено ниже, в Западно-Сибирском море жили **нектонные** и нектобентосные головоногие моллюски (аммоноидеи, **теутиды**, редкие белемноидеи) и рыбы, планктонные радиолярии, и существовал многочисленный фитопланктон (кокколитофориды, **динофлагеллаты**, зеленые одноклеточные водоросли, диатомовые).

В верхней сублиторали (глубины 10–20 м) на песчаных грунтах, при хорошей аэрации бентос состоял из двустворчатых и брюхоногих моллюсков, скафопод, брахиопод (**лингюлиды**, **теребратулиды**), фораминифер, ракообразных. Из двустворок обычными были **сестонофаги** — **эпифаунные биссусные**, свободно лежавшие и мобильные "порхающие" *Plagiostoma*, *Limatula*, *Entolium*, *Oxytoma*, *Boreionectes*, *Aguilerella*, *Inoceramus*, *Buchia*, **семиинфаунные** *Isognomon*, *Pinna*, *Modiolus*, цементировавшиеся *Liostrea*, **инфаунные** неглубоко (*Arctica*, *Astarte*, *Mactromya*) и глубоко (*Pleuromya*) зарывавшиеся. Из фораминифер преобладали **Lenticulina** и **Ammobaculites**, кроме них встречались **Spiroplectamina**, **Marginulina**, **Saracenaria**, **Nodosaria** и др.; большей частью виды принадлежали к мобильным или подвижно прикрепленным или плавающим формам. Наиболее разнообразными сообществами, в которых присутствовали **тепловодные** элементы (*Trigoniidae*, *Ostreidae*, *Isognomonidae*, *Pinna* и др. **двустворки**), были сообщества западных и юго-западных побережий, где проходило теплое течение. Многочисленны во всех сообществах были хищные нектобентосные аммоноидеи и белемноидеи.

В средней литорали (глубины 60–80 м), на уплотненных песках жили главным образом эпифаунные двустворки - *Liostrea*, *Entolium*, *Buchia*, *Meleagrinnella*, а на **песчанолистых** и илистых грунтах — эпифаунные *Oxytoma*, *Limatula*, *Entolium*, *Buchia*, *Inoceramus*, *Meleagrinnella*, *Camptonectes*, **Parallelodon**, *Liostrea*, семиинфаунные

Modiolus, инфаунные **Pholadomya**, **Astarte**, **Tancredia**, **Thracia**, **Goniomya**, **Pleuromya**, из деритофагов - **Malletia**, **Dasycyma**. Среди **фораминифер** преобладали свободные, в том числе мобильные формы - **Ammobaculites**, **Spiroplectammina**, **Saracenaria**, **Lenticulina**, **Nodosaria**, **Marginulina**, **Dentalina** и др. Здесь же встречались **нектобентосные** аммоноидеи и белемноидеи.

В верхах нижней сублиторали (глубины 100–150 м) на илисто-песчаных и песчаных грунтах, в условиях хорошей, реже затрудненной, аэрации бентос был однообразен: из **двустворок** — **Buchia**, **Entolium**, **Modiolus**, из фораминифер — **Spiroplectammina**, **Dorothia**, **Ammobaculites**, **Нарлофрагмоидес**, **Аммодискус**, **Schleiferella** и др. На известковых илах на этих же глубинах в условиях затрудненной аэрации селились наиболее **эвриоксифонтные**, главным образом **эпифаунные** двустворчатые моллюски — **Buchia**, **Entolium**, **Inoceramus**, **Охытома**, **Самптонектес**, инфаунные **Astarte** и агглютинированные **фораминиферы**, те же, что и в вышеупомянутом сообществе; в **зоне** воздействия холодного течения преобладали **Trochammina**, другие же фораминиферы (**Нарлофрагмоидес**, **Evolutinella**) были редки.

На глубинах 150–300 м, на илистых грунтах, при обычно хорошей аэрации и температуре придонных вод не ниже 10 °С жили немногочисленные двустворки родов **Buchia** и реже **Inoceramus**, **брахиоподы**, **гастроподы**, обычно агглютинирующие **Schleiferella**, **Evolutinella**, **Spiroplectammina**, **Аммодискус**, **Ammobaculites**, **Dorothia** и др. Еще глубже, уже в пределах псевдоабиссали (более 300, до 500 м) на вязких битуминозных кремнистых или известковых илах, при дефиците кислорода и периодически возникавшем сероводородном заражении скелетный бентос был очень обеднен и представлен малочисленными **Buchia** и еще более редкими иноцерамидами. Поселения моллюсков были кратковременными и исчезали с развитием сероводородного заражения.

Моря Бореально-Атлантической подобласти

Эта подобласть характеризовалась сложной физиогеографической обстановкой - здесь существовала серия **эпиконтинентальных** бассейнов, большинство из которых были мелководными и разделявшимися многочисленными островами Европейского архипелага (Howarth, 1981, рис. 13.7 и 13.10). Это обусловило высокую степень изменчивости условий обитания и их гетерогенность, а также создавало преграды для миграции сюда тетических **стенобионтных** элементов. Преобладавшие течения имели направление с севера из арктических морей на юг, что еще усиливало ограниченность миграций из Тетиса (Fursich, Sykes, 1977), хотя соединение с Тетисом существовало (Худолей, 1988).

К Бореально-Атлантической подобласти относились моря западной, северо-западной и северной Европы - Англии, Дании, Гренландии, севера Франции и северной части Атлантического океана, составлявшие Западноевропейскую провинцию, а также моря Восточно-Европейской платформы, которые выделяются в качестве Восточно-Европейской провинции (Шевырев, 1979).

Море Англии и севера Франции

Среди морей Западно-Европейской провинции наиболее подробно изучены **бентосные** сообщества юрского моря, располагавшегося на территории Англии (Arkell, 1935; Hallam, 1960, 1961b, 1962, 1967, 1972, 1976, 1986; Hudson, 1963a, b, 1980; Farrow, 1966; Wobber, 1968; McKerrow et al., 1969; Holder, Hollmann, 1969; Hudson, Palframan, 1969; Sellwood, 1972; Talbot, 1973; Brookfield, 1973a; Sellwood, McKerrow, 1974; Duff, 1975; Palmer, Fursich, 1974; Fursich, Palmer, 1975; Fursich, 1976a, b, 1977; Hudson, Palmer, 1976; Хэллем, 1978; Palmer, 1979; Taylor, 1979; Morris, 1979, 1980, 1982; Palmer, Fursich, 1981; Morter, 1984; Oschmann, 1988; Stancliffe, 1989; Johnson, McKerrow, 1995; Hudson et al., 1995).

В раннеюрское время отмечался целый ряд трансгрессий и регрессий в районе Англии и смежных районах моря, что вызывало изменения фауны, в том числе и бентоса. Особенно крупными были эти изменения на границе плинсбаха и тоара, когда произошло вымирание многих видов двустворчатых моллюсков и брахиопод, вследствие сокращения местообитаний, вызванного регрессией и затем — распространения бескислородных условий (Hallam, 1986). Однако эти изменения, по-видимому, не коснулись родового состава и **этолого-трофологических** характеристик **бентосных** сообществ.

На прибрежном мелководье (глубина не более 20 м) тепловодного раннеюрского моря, на галечных, песчаных, ракушечных, оолитовых, глинисто-песчаных и глинисто-известковых грунтах, при высокой гидродинамике и часто значительном содержании в воде железа жили многочисленные двустворчатые моллюски, **брахиоподы**, гастроподы, криноидеи, реже **серпулиды**, мшанки, **остракоды**, **фораминиферы**, известковые губки, морские ежи, ракообразные (циррипедии), кораллы и бесскелетные организмы, оставившие следы своей жизнедеятельности. Из двустворок были характерны **эпифаунные** свободно лежавшие, биссусно или цементно прикреплявшиеся **Gryphaea**, **Oxytoma**, **пектинида** (*Entolium*, *Pseudopecten*), *Pseudolimea*, *Plicatula*, **Liostrea**, *Terquemia* и др. (некоторые из них образовывали скопления), **семиинфаунные** *Pinna*, а также **инфаунные** неглубоко зарывавшиеся *Protocardia*, *Tutcheria*, *Pseudotrachezium*, **Astarte**, *Cardinia*, *Hippopodium* и глубоко зарывавшиеся *Gresslya*, *Pleuromya*, *Pholadomya*. Среди брахиопод наиболее частыми были **Tetrarhynchia**, *Lobothyris*, *Homoeorhynchia*, **Rhynchonelloidea**, *Zeilleria*, **Gibbirhynchia**, **Spiriferina**. Брахиоподы часто формировали банки в более затишных участках. Из гастропод встречались *Procerithium*, *Pleurotomaria*, *Pseudomelania*, *Coelostylina*. Изредка здесь селились кораллы — *Thecosmilia*, *Isoastraea*, **Montlivaltia**. Характерными следами в этой зоне были *Thalassinoides*, *Rhizocorallium*, *Chondrites*, **Diplocraterion**. Обычны были **нектобентосные** головоногие моллюски. При низкой скорости осадконакопления иногда происходили уплотнение, а затем цементация осадков и формирование твердого дна ("**хардграунд**"), на котором селились многочисленные инкрустирующие **эпибионты** (серпулиды, устрицы, реже мшанки). Уплотненные и твердые грунты были благоприятны для прикрепления **биссусных** двустворок (*Pseudopecten* и др.), якорных брахиопод и мобильных (?) растительных гастропод (*Pleurotomaria*, **Talantodiscus** и др.) и морских ежей.

На скалистых участках побережья селились инкрустирующие кораллы, цементирующиеся устрицы и гастроподы, сверлящие двустворчатые моллюски и **анелиды**.

На **больших** глубинах (несколько десятков м) на известковых и глинисто-известковых грунтах открытого шельфа были обычны **двустворки** — инфаунные детритофаги **Nuculana**, *Palaeoneilo*, **Palaeonucula** и инфаунные **сестонофаги** *Astarte*, *Luciniola*, *Mactromya*, *Cardinia*, *Protocardia*, *Pholadomya*, *Pleuromya*, семиинфаунные *Pinna*, *Modiolus*, эпифаунные **Chlamys**, *Gryphaea*, *Liostrea*, *Pseudolimea*, мелкие гастроподы *Pleurotomaria*, *Procerithium*, фораминиферы (*Marginulina*, *Lenticulina*, *Dentalina* и др.), криноидеи *Isocrinus*, морские ежи (?детритофаги) *Diademopsis*, **Eodiadema**, **Polycidaris**, **Procidaris**, остракоды, мшанки, редкие кораллы (*Montlivaltia*) и брахиоподы (*Calcirhynchia*, *Zeilleria*, *Discinisca*, **Piarorhynchia**). Встречаются нектобентосные головоногие. Частые следы *Chondrites*, *Rhizocorallium*, *Thalassinoides*.

На **больших** глубинах на глинистых илах в условиях нормальной или близкой к нормальной аэрации господствовали инфаунные детритофаги - двустворки *Nuculana*, **Mesosaccella**, *Palaeonucula*, неглубоко зарывавшиеся сестонофаги *Astarte*, *Luciniola*, (?) псевдопланктонные **Bositra**, из следов жизнедеятельности были характерны *Chondrites* и **Zoophicos**.

Как уже отмечалось, в раннем тоаре широко распространились бескислородные условия, причем они господствовали не только на глубинах, но и на

мелководье, на глубине всего несколько метров. Дефицит кислорода мог иметь место в осадке только ниже **20–30** см от его поверхности, т.е. верхняя часть осадка и придонный слой воды содержали нормальное количество кислорода. Возможно, слой осадка с нормальным содержанием кислорода был очень тонким и захватывал только самую верхнюю часть осадка, а может быть, граница "обескислороженного" слоя поднималась до самой границы вода/осадок. При наибольшем дефиците кислорода наблюдалось и наибольшее количество органического вещества: формировались битуминозные глинистые **илы**, затем превратившиеся в черные битуминозные сланцы.

В первом случае ил был гомогенно биотурбирован, часто наблюдались следы **Chondrites**. Бентос был обилен и разнообразен; преобладали **двустворки** - эпифаунные сестонофаги (*Pseudolimea*, *Pseudopecten*, **Oxytoma**, *Plicatula*); инфаунные сестонофаги имели подчиненное значение (**Astarte**, *Gresslya*, *Protocardia*, *Pholadomya*), встречались инфаунные детритофаги (*Palaeonucula*) и **семиинфаунные** сестонофаги (*Modiolus*), довольно много было фораминифер (*Lenticulina*, *Vaginulina*, **Fronicularia**) и гастропод. Во втором случае инфаунные сестонофаги (*Gresslya*, **Astarte**) были редки, а преобладали инфаунные детритофаги, выдерживавшие некоторый дефицит кислорода (*Nuculana*, *Palaeoneilo*, реже *Rollieria*); обычными были **эпифаунные биссусные** сестонофаги *Posidonia*, *Pseudolimea*, **Meleagrinnella**, нектобентосные головоногие моллюски; встречались **гастроподы** *Coelodiscus*, **Procerithium**, редкие морские ежи, **брахиоподы**, фораминиферы. Следы (?) детритофагов (**Chondrites**) были редки. В последнем случае на глинистых илах в условиях отсутствия кислорода в осадке и на его поверхности инфаунные формы совершенно не могли существовать; бентос беден, малочислен и представлен только эпифаунными **сестонофагами**, прикрепившимися к возвышавшимся над дном раковинам аммоноидей, кускам дерева и др. предметам, - *Meleagrinnella*, *Posidonia*, *Pseudomyloloides* (Morris, 1979, 1980).

В **среднеюрское** время моря Англии испытали две основных трансгрессии — в байосе и в позднем бате, разделенные регрессией раннего бата (Хэллем, 1978).

В прибрежных лагунах (серия Great Estuarine) в наиболее опресненных участках на песках и глинистых и глинисто-известковых илах с ракушкой были многочисленными неглубоко зарывавшиеся **двустворки** *Neomiodon*, часто здесь отмечались следы *Pelecypodichnus* и *Planolites*. При более высокой солёности, но, по-видимому, не выше **20‰** (Hudson, 1963a) в сообществах двустворчатых моллюсков входили сестонофаги - эпифаунные биссусные *Mutilus*, **Pteroperna**, цементирувавшиеся *Lopha*, *Placunopsis*, семиинфаунные **эндобиссусные** *Modiolus*, *Praemytilus*, неглубоко зарывавшиеся *Neomiodon*, ?*Quenstedtia*, **Tancredia**, **Isocyprina**, гастроподы *Tornus*, *Globularia*, **Cylindrobullina**; местами много листоногих **Euestheria**; часто в этих условиях формировались устричные банки из *Praeexogyra* (Hudson, Palmer, 1976; Andrews, Walton, 1990). В наиболее морской части лагун также были характерны поселения **устриц** - *Praeexogyra*, а также других двустворок-сестонофагов: эпифаунных **биссусных** *Falcimytillus*, **Camptonectes**, **эндобиссусных** *Modiolus*, цементирующихся *Placunopsis*, зарывавшихся неглубоко *Astarte*, *Anisocardia*, ?*Quenstedtia*, *Corbula* и глубоко зарывавшихся *Pleuromya*, *Myopholas*. Здесь же жили брахиоподы *Kallirhynchia*, гастроподы *Procerithium*, *Zebrina*, *Globularia* и др., морские ежи, мшанки ("**Berenicea**", *Stromatopora*), **серпулиды** (*Dorsoserpula*), фораминиферы (**Nubecularia**).

В других лагунах (формация White Limestone, Great Oolite) в прибрежной части из двустворок были характерны **эпибиссусные** **Bakevella**, инфаунные? *Corbulidae*, *Protocardia* и некоторые другие. На некотором удалении от берега в местах, защищенных от волнений, двустворки были более разнообразны - эпифаунные биссусные **Gervillella**, *Pseudolimea*, **Costigervillia**, *Hypotrema*, *Camptonectes*, цементирувавшиеся *Praeexogyra*, семиинфаунные *Modiolus*, **Inoperna**, мелко зарывавшиеся

Anisocardia, **Sphaeriola**. Вероятно, существовали заросли водорослей. Много здесь было мшанок и серпулид, обраставших раковины двустворок, встречались **брахиоподы** Epithyris, Digonella, наблюдаются следы **тереллоидных** червей и др. (Palmer, 1979).

В замкнутых лагунах, возможно, с несколько повышенной соленостью были обычными только **остракоды**, листоногие Euestheria и некоторые **гастроподы** (**Hydrobia**, **Assimineae**, **Protocerithium**).

В приливно-отливной зоне на карбонатных **биотурбированных** грунтах жили **инфаунные** моллюски, черви и ракообразные (следы **Thalassinoides**, **Rhizocorallium**), а в каналах этой зоны на более стабильном субстрате - **брахиоподы** Epithyris, **эндобиссусные** двустворки Modiolus, **эпибиссусные** Trichites, **Bakevella**, Entolium, Lima, цементиовавшиеся устричные, инфаунные Anisocardia и Nucula, инфаунные гастроподы Aphanoptyxis, ракообразные, **аннелиды**, **эпифаунные** морские ежи (McKerrow et al., 1969).

На открытом мелководье (глубины не более 10 м) наблюдались различные сообщества, состав которых зависел главным образом от характера субстрата. На песках с примесью известкового ила и ракушей, по-видимому, несколько уплотненных, преобладали прикреплявшиеся биссусом и цементиовавшиеся двустворчатые моллюски - Praeexogyra, **Isognomon**, Lophia, **Gervillella**, **Camptonectes**, реже - **Pteroperna** и **Costigervillia**, а также прикреплявшиеся ножкой брахиоподы Epithyris. Из **семиинфаунных** форм встречались Modiolus и **Inoperna**, из неглубоко зарывавшихся - Anisocardia, Trigonina, Pseudotrapezium, Quenstedtia, Protocardia; реже встречались глубоко зарывавшиеся - Pholadomya, Goniomya, **Homomya**, Gresslya, Pleuromya, вероятно, не выносившие быстрого погребения осадком во время штормов. Жили здесь гастроподы, морские ежи Clypeus, ракообразные, оставившие следы типа **Spongeliomorpha** (=Thalassinoides). На нестабильном рыхлом субстрате — известковых песках реже отмечались поселения **эпифаунных** прикреплявшихся видов. Типичными были кораллы Chomatoseris, **гастроподы-неринеиды** (Nerinella и др.), из двустворок - неглубоко зарывавшиеся Eocallista, Vaugonia, Corbis, "**Lucina**", Pseudotrapezium, Protocardia, реже Trigonina, Quenstedtia, эпибиссусные Parallelodon и эндобиссусные Modiolus, глубоко зарывавшиеся Pleuromya. В условиях сильной гидродинамики на этого типа грунтах были обычными редкие крупные (?) растительноядные гастроподы **Purpuroidea** и некоторые могущие плавать **пектинида**. На рыхлых, иногда жидких илах преобладала инфауна - гастроподы - **сестонофаги** Aphanoptyxis, **Cossmannia**, Nerinella, неглубоко зарывавшиеся Trigonina, Lucina, Corbula, Eomiodon, Corbis, Protocardia, Vaugonia; встречались эпифаунные **биссусные** Bakevella и Parallelodon (Palmer, 1979). Из фораминифер на мелководье жили Lenticulina, Citharina, Ammobaculithes, а к зарослям водорослей были приурочены Reinholdella, **Conicospirillina**, Patellinella.

Местами на уплотненных грунтах формировались коралловые биогермы типа банок, основными рифостроителями которых были Thamnasteria и Isastraea, встречались также **Syathophora** и одиночные Montlivaltia; колонии обычно были ветвистыми, реже массивными. К колониям кораллов прикреплялись брахиоподы Epithyris и двустворки Praeexogyra, Eonavicula и Plagiostoma, часто образывавшие **гроздьевидные** скопления, реже Isognomon, Lophia и **ринхонеллиды**. Инкрустирующими были брахиоподы **Moorellina** и Rioultina, мшанки Stomatopora, **Callopora**, **Hyporosopora**, **Mesenteripora** и др., (?) склероспонгии Neuropora, **серпулиды** (**Dorso-serpula**, **Cycloserpula**, Spirorbis), **фораминиферы** (Placopsilina и др.), кальциспонгии и цементиовавшиеся двустворки (Liostrea, **Atreta**). Инкрустирующие эпифаунные виды обычно обрастали раковины двустворчатых моллюсков, в частности Plagiostoma. Встречались сверлильщики **Gastrochaenopsis**, реже другие. К коралловым биогермам были приурочены морские **ежи-обгрызатели** Acrosalenia и гастроподы

(обгрызатели и хищники), некоторые рыбы и **декаподы** (хищники и падалеяды). На илистых участках между колониями зарывались двустворки *Pholadomya*, *Protocardia*, морской еж *Clureus* (**детритофаг**), **гастроподы** *Globularia* (хищники) и **неринеиды** (растительоядные) (McKerrow et al., 1969; Palmer, 1979; Taylor, 1979).

Особыми сообществами были сообщества "твердого дна", или **"хардграунда"** (Holder, Hollmann, 1969; Palmer, Fursich, 1974; Fursich, Palmer, 1975; Palmer, 1979), возникшего в результате литификации **известковистых** песков, проходившей в мелководных условиях. Это твердое дно обрастали мшанки, **серпулиды** и устрицы, а на внешней его поверхности селились прираставшие кривоногие **Апиоскринусы**, серпулиды (*Dorsoserpula* и др.), двустворки *Liostrea*, **Exogyra**, *Lopha*, *Plicatula*, ? **Nanogyra**, *Atreta*, *Spondylus*, мшанки *Collapora*, *Plagioecia*, *Diastopora*, *Cerioscava*, *Terebellaria*, **фораминиферы** *Nubeculinella*. Поверхность "хардграунда", а также раковины и их обломки сверлили губки (cf. *Cliona*), (?) черви *Trypanites*, **Cicatricula**, двустворки *Lithophaga*, **форониды** *Talpina*, циррипедии. Это сообщество можно охарактеризовать как сообщество устриц - *Апиоскринус*. На внутренней поверхности полостей и трещин, образовавшихся после вымывания мягкого осадка, существовало сообщество серпулид - мшанок, в которое входили, кроме серпулид, мшанки *Plagioecia*, *Microecia*, *Mesenteripora*, *Stomatopora*, цементировавшиеся **брахиоподы** *Moorellina*, известковые губки *Limnorea* и др., двустворки *Plicatula*, *Liostrea*, *Exogyra*, *Lopha*, ? **Nanogyra**, сверлильщики *Trypanites*, *Lithophaga*, *Talpina*. В этом сообществе преобладали невысокие формы, относящиеся к известковым губкам, **тецидеидным** брахиоподам, серпулидам и инкрустирующим мшанкам, а в сообществе наружной поверхности твердого дна - возвышавшиеся над ним *Апиоскринус* и ветвистые *Collapora*, а также двустворки *Liostrea*, *Atreta*, *Spondylus* и сверлильщики. Кроме обраставших и сверлящих форм на "хардграунде" жили свободно передвигавшиеся мелкие гастроподы, морские звезды, морские ежи ("Cidaris"), прикреплявшиеся ножкой брахиоподы *Epithyris*, *Kallirhynchia*, *Dictyothyris*, *Cryptorhynchia* и др., **биссусные** двустворки *Plagiostoma*, *Oxytoma*, *Radulopecten*, **Parallelodon**, **пателлиморфные** гастроподы *Scurria*, мелкие кораллы *Anabacia*.

Позднеюрское время в этом регионе характеризовалось двумя основными трансгрессиями: в начале келловея продолжалась трансгрессия, начавшаяся в позднем бате, но **более значительной** была раннеоксфордская трансгрессия, в конце Оксфорда сменявшаяся регрессией, продолжавшейся до конца юрского периода (Хэллем, 1978). Эта регрессия, сопровождавшаяся сокращением мелководных обстановок, вызвала интенсивное вымирание двустворчатых моллюсков, хотя другие группы (фораминиферы, брахиоподы, наннопланктон) не показывают значительных изменений (Hallam, 1986).

В келлоеве на **алевритистых** и **глинистых** илах тихоходного мелководного шельфа (верхняя сублитораль) были широко распространены двустворчатые моллюски, составлявшие различные сообщества в зависимости от характера грунта, содержания в нем органического вещества и степени аэрации. На илах с низким содержанием органики, при хорошей аэрации и большой примеси алевроитового материала **инфаунные** (*Corbulomima*, *Protocardia*, *Trautscholdia*) и **эпифаунные** (*Bositra*, *Gryphaea*, *Meleagrinnella*) **сестонофаги** встречались примерно в равном числе, а **семиинфаунные** сестонофаги (*Pinna*), инфаунные детритофаги (*Palaeonucula* и др.), эпифаунные гастроподы (*Procerithium*) играли меньшую роль. На глинистых илах с умеренным количеством органического вещества, при хорошей аэрации в трофическое ядро входили инфаунные детритофаги (*Palaeonucula*, *Mesosaccella*, гастроподы *Dicroloma*), эпифаунные (*Bositra*, *Meleagrinnella*) и инфаунные (*Corbulomima*) сестонофаги и эпифаунные *Procerithium*, встречались брахиоподы - инфаунные сестонофаги *Lingula*, а также некоторые другие двустворки. На такого же типа грунтах и при хорошей аэрации, но в условиях пониженной скорости

осадконакопления резко преобладали **инфаунные** детритофаги. На глинистых илах с большим количеством органики преобладали детритофаги (*Palaeonucula*, *Mesosaccella*), кроме которых в трофическое ядро входили **эпифаунные** (*Bositra*, *Meleagrinnella*) и (?) **семиинфаунные** (*Grammatodon*) **сестонофаги** и *Procerithium*; меньшую роль играли инфаунные сестонофаги (*Thracia*, *Isocyprina*, **Corbulomima**) и не входившие в ядро **эпифаунные** сестонофаги (***Oxytoma***, ***Parainoceramus***). При замедленной седиментации в этих же условиях состав трофического ядра и сопутствующей фауны сохранялся, но разнообразие увеличивалось за счет **эпифаунных** (устрицы, ***Entolium***) и **инфаунных** (***Discomiltha***, ***Protocardia***, ***Trautscholdia***, ***Neocrassina***, ***Myophorella***) **сестонофагов**. На глинистых илах при пониженной аэрации доминировали "подвешенные" (? на водорослях) **эпибиссусные** сестонофаги (*Bositra*, *Meleagrinnella*), инфаунные детритофаги (*Mesosaccella*, *Palaeonucula*) и сестонофаги (*Corbulomima*, либо ***Lingula*** и *Solemya*), местами было много фораминифер (*Brotzenia*), встречались двустворки *Parainoceramus*, *Isocyprina*, *Oxytoma*, **гастроподы** *Dicroloma*, **скафоподы** *Prodentalium*. Местами, вероятно, среди водорослей, возникали скопления "подвешенных" **эпифаунных двустворок** *Meleagrinnella*.

На **известково-глинистых** илах с пониженным содержанием органического вещества и, возможно, при некотором дефиците кислорода наряду с **инфаунными** детритофагами (*Palaeonucula*, *Mesosaccella*) в трофическое ядро входили **эпибиссусные** сестонофаги (*Meleagrinnella*, *Bositra*, "*Entolium*") и **эпифаунные** *Procerithium*, реже встречались инфаунные сестонофаги (*Discomiltha*, *Isocyprina*, *Myophorella*, *Corbulomima*, ***Thracia***), **полихеты** ***Genicularia***.

В целом на глинистом мелководье преобладали инфаунные детритофаги и эпифаунные сестонофаги высокого уровня - "подвешенные" к свободно плававшему, не прикреплявшемуся ко дну водорослям (*Bositra*, *Meleagrinnella*, ***Oxytoma***, ***Parainoceramus***). Кроме двустворчатых моллюсков, здесь жили гастроподы, скафоподы, **нектобентосные** головоногие, **брахиоподы**, полихеты, ракообразные, редкие офиуроидеи. Хищники и **падаляды** (головоногие, **офиуроидеи**, ?ракообразные) составляли 10–15% всей фауны (Duff, 1975). Редкость глубоко зарывавшихся форм, по-видимому, была обусловлена анаэробным характером ила уже в нескольких см ниже поверхности осадка (Hudson, ***Palframan***, 1969; Morris, 1980).

На более плотных глинистых илах преобладали эпифаунные двустворки — устричные, **пектиниды**, *Oxytoma*, *Plicatula*, *Plagiostoma*, ***Parallelodon***, брахиоподы опорного типа *Aulacothyris*, ракообразные ***Goniocheirus***, семиинфаунные *Pinna*, реже инфаунные двустворки, много **нектобентосных** головоногих (Hudson, ***Palframan***, 1969).

Сообщества оксфордского моря Англии и Нормандии описаны в ряде работ (Arkell, 1935; Talbot, 1973; ***Fürsich***, 1975, 1976a, b 1977 - см. рис. I.2.12). К лагунам, имевшим затрудненное сообщение с открытым морем, было приурочено сообщество ***Pseudomelania*** (рис. I.2.13), обычно распространенное на известковых илах, при слабой гидродинамике. В трофическое ядро сообщества входили эпифаунные сестонофаги - двустворки *Nanoguga* и *Chlamys*, гастроподы — инфаунные сестонофаги *Pseudomelania*, (?)**растительоядные** *Nerinella*, инфаунные сестонофаги - морские ежи *Nucleolites* и глубоко зарывавшиеся двустворки *Pleuromya*. Кроме них, еще встречались двустворчатые моллюски — эпифаунные (**лимиды** и пектиниды, кроме *Chlamys*) и инфаунные (*Anisocardia*, *Isocyprina*) сестонофаги, эпифаунные гастроподы - детритофаги *Procerithium*, растительоядные, детритофаги и/или падаляды ***Bathrotomaria*** и *Ampullina*, губки *Rhaxella*. Инкрустирующих форм было немного - *Nanoguga*, ***Dorsoserpula***, **фораминиферы** *Nubecullinella*; сверльщики (*Lithophaga*, полихеты) также были редки. Встречаются разнообразные следы инфаунных **детритофагов** (*Teichichnus*, ***Cylindrichnus***, *Planolites*, *Chondrites*) и следы зарывания в поисках убежища ***Spongiomorpha*** (?) **декаподы**. Трофический состав сообщества был очень разнообразен, небольшое преобладание имели сестонофаги.

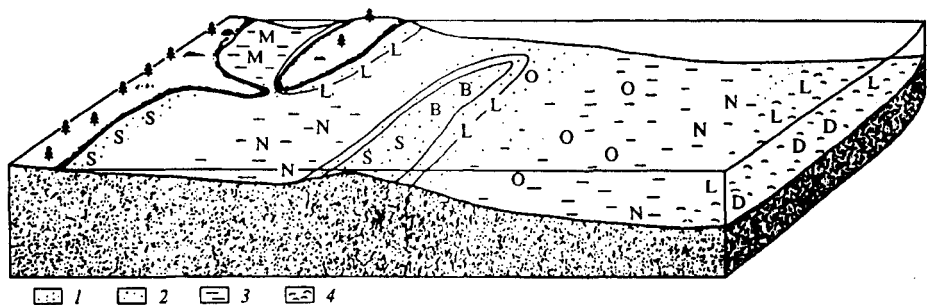


Рис. I.2.12. Распределение фаций и приуроченных к ним бентосных сообществ в оксфордском Англо-Нормандском море (Fursich, 1977, рис. 31)

Сообщества: *B* - *Pinna*, *D* - *Myophorella*, *L* - *Pleuromya*, *M* - *Pseudomelania*, *N* - *Corbulomina*, *O* - устриц - *Isognomon*, *S* - *Diplocraterion*; / - пески, 2 - алевриты; 3 - глины, аргиллитово-микритовые известняки; 4 - конденсированные песчаники и известняки

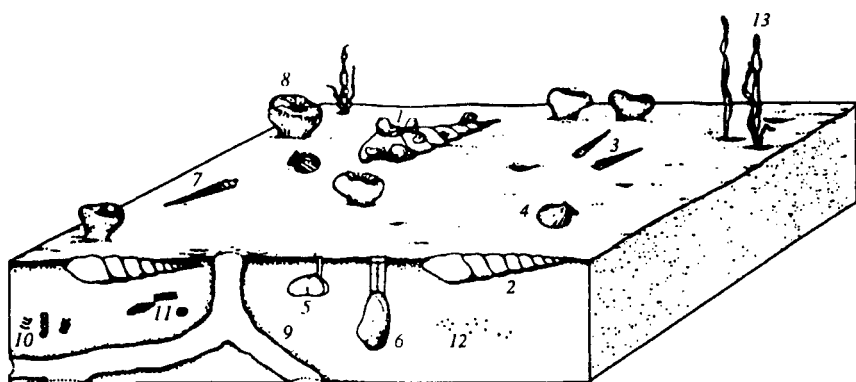


Рис. I.2.13. Реконструкция сообщества *Pseudomelania* (*M* - на рис. I.2.12) (Fursich, 1977, рис. 22)

/ - *Nanogyra*; 2 - *Pseudomelania*; 3 и 7 - *Nerinea*; 4 - *Chlamys*; 5 - *Nucleolites*; 6 - *Pleuromya*; 8 - губки *Rhaxella* (гипотетическая реконструкция); 9-12 - следы: 9 - *Spongiomorpha*; 10 - *Teichichnus*, // - *Cylindrichnus*, 12 - *Chondrites*; 13 - гипотетические бентосные водоросли

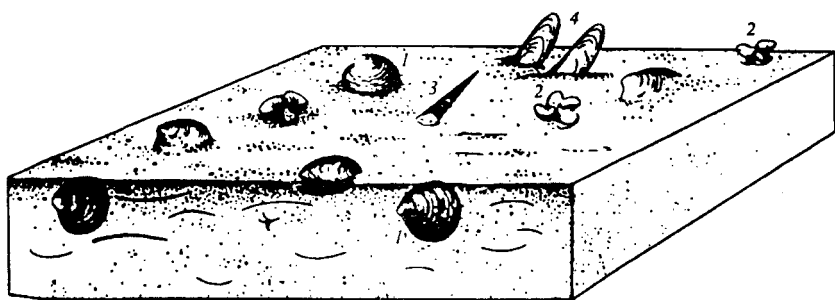


Рис. I.2.14. Реконструкция сообщества *Neocrassina* (Fursich, 1977, рис. 9)

/ - *Neocrassina*; 2 - *Nanogyra*; 3 - *Nerinea*; 4 - *Gervillia*

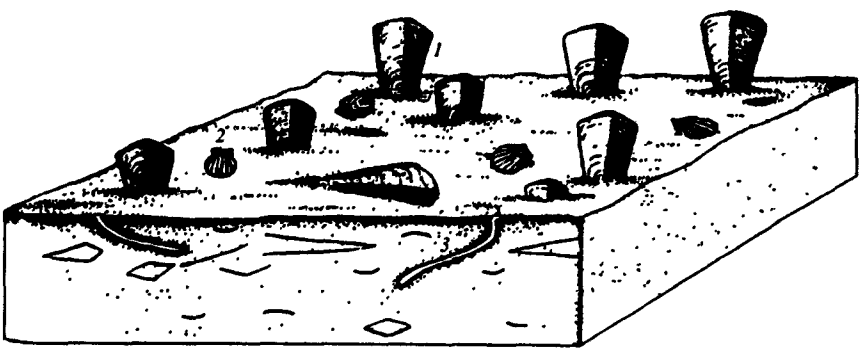


Рис. 1.2.15. Реконструкция сообщества Pinna (В - на рис. 1.2.12) (Fürsich, 1977, рис. 7)

/ - Pinna; 2 - Chlamys; 3 - Planolites

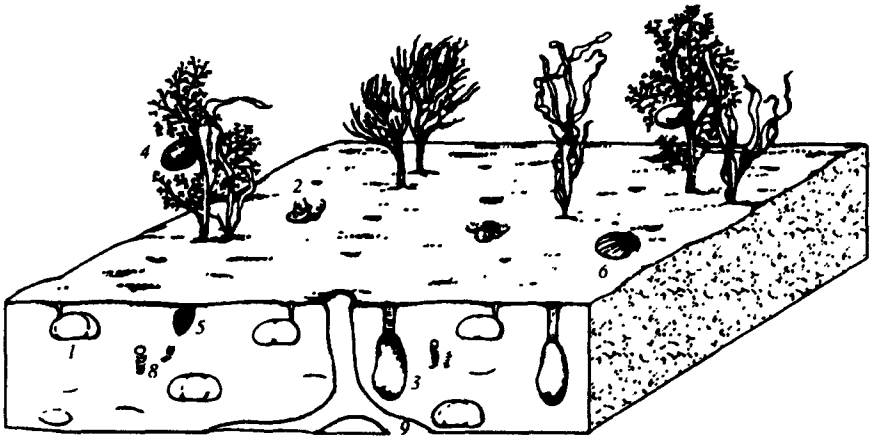


Рис. 1.2.16. Реконструкция сообщества Nucleolites (Fürsich, 1977, рис. 12)

/ - Nucleolites; 2 - Nanogyra; 3 - Pleuromyia; 4 и 7 - Meleagrella, 5 - Sowerbya; 6 - Chlamys; 8 - Teichichnus; 9 - Spongiomorpha; гипотетические бентосные водоросли и гидрозои/ангтозои

В приливно-отливной зоне на песках и оолитовых грунтах, по-видимому, жили только бесскелетные сестонофаги и **детритофаги** - ракообразные и (?) черви, оставившие следы — Diplocraterion, Arenicolites, **Spongiomorpha**, реже здесь отмечаются следы Planolites, **Chondrites**, **Cylindrichnus**. На прибрежном мелководье на **заилленно-оолитовых** грунтах были многочисленные неглубоко зарывавшиеся сестонофаги - двустворки Neocrassina, вместе с которыми жили цементировавшиеся (Nanogyra) и **эпибиссусные (Gervillella)** двустворки и **гастроподы Nerinella** (рис. 1.2.14). Обрастателями были Nanogyra и **Cycloserpula**. Господствовали сестонофаги. На песчаных грунтах в прибрежной зоне доминировали семиинфаунные сестонофаги Pinna и Modiolus и эпибиссусные **Chlamys** (рис. 1.2.15), реже здесь встречались **инфаунные** Pleuromyia и **эпифаунные Stenostreon** и (?) черви (следы Planolites). Преобладали сестонофаги. В прибрежных участках в условиях, неблагоприятных для других сообществ, на различного типа грунтах, чаще в зоне сильных волнений располагалось сообщество Nanogyra (цементирующий сестонофар), в котором другие двустворки (некоторые другие устрицы, эпибиссусные Chlamys, инфаунные Pleuromyia, **Discomiltha**, **Anisocardia**), а также гастроподы - эпифаунные детритофаги **Procerithium** и растительоядные и/или детритофаги Bathrotomagia были редки. Мало было и инкрустирующих форм (кроме Nanogyra - Loph,

серпулиды, фораминиферы Nubeculinella и **тецидеидные** брахиоподы), а также сверлильщиков (Lithophaga, **циррипедии**). Наблюдались следы ракообразных (**Spongiomorpha**) и (?) червей - **инфаунных детритофагов** (Teichichnus, **Cylindrichnus**). Преобладали **сестонофаги**.

В области открытого мелководного шельфа сообщества были разнообразны, хотя во всех господствовали двустворчатые моллюски (особенно часто **Nanogyra**), а роль брахиопод и **криноидей** была незначительной.

На карбонатных с примесью песка и ракуши грунтах в условиях активной гидродинамики отмечалось сообщество Chlamys - Nanogyra, в трофическое ядро которого, кроме **эпибиссусных** Chlamys и цементировавшихся Nanogyra, входили морской еж Nucleolites (**инфаунный детритофаг**) и неглубоко зарывавшиеся сестонофаги **Sowerbya**, реже встречались относящиеся к последней группе Trautscholdia, **Isocyprina**, глубоко зарывавшиеся Pleuromya, **семиинфаунные** Pinna и **Gervillella**, а также гастроподы, брахиоподы, редкие инфаунные детритофаги (Palaeonucula). К инкрустирующим относились серпулиды, Nanogyra, Placunopsis, мшанки, фораминиферы Nubeculinella, к сверлильщикам — Lithophaga и циррипедии. Среди скелетных форм преобладали сестонофаги. Встречались следы ракообразных (**Spongiomorpha**) и (?) червей (**Planolites, Cylindrichnus**). На известковых илах с примесью песка, детрита и ракуши, при изменчивой гидродинамике существовало сообщество Nucleolites, к трофическому ядру которого принадлежали, кроме морского ежа — инфаунного **детритофага** Nucleolites, цементировавшиеся Nanogyra, инфаунные Pleuromya и Sowerbya и **эпибиссусные** Meleagrinnella (?) подвешивавшиеся, прикрепляясь к кишечнополостным) и Chlamys (рис. 1.2.16). Преобладали инфаунные формы: кроме руковолящих - морской ежи Clypeus, Holoctypus, **двустворки** Anisconcha, гастроподы Pseudomelania. Инкрустирующими были **серпулы**, Nanogyra, мшанки Vereinicea. Много следов детритофагов и сестонофагов (Teichichnus, **Spongeiioromorpha**). Сестонофагов и детритофагов в сообществе Nucleolites было примерно одинаковое количество. Местами на **песчано-известковых** грунтах, при умеренной гидродинамике было много брахиопод, входивших в сообщество **Thurmanella** - Nanogyra, в котором обычными были из брахиопод "**Terebratula**", из **двустворок** - семиинфаунные Gervillella, реже Pinna и инфаунные Myophorella, криноидей Millericrinus, встречались эпибиссусные Chlamys, морские звезды. Встречались следы Spongeiioromorpha и Skolithos. Инкрустирующие (Berenicea, Nanogyra) были редки; отмечаются сверления полихет. Nanogyra и Thurmanella обычно образовывали небольшие скопления. Преобладали сестонофаги. На песчаных грунтах отдельных участков наряду с **эпифаунными** Chlamys и Meleagrinnella (?) прикреплявшиеся к кишечнополостным) селились инфаунные, питавшиеся с помощью слизистой трубки Discomiltha, вместе с которыми жили инфаунные неглубоко (Anisocardia) и глубоко (Pleuromya) зарывавшиеся и семиинфаунные (Pinna, Gervillella) двустворки (рис. 1.2.17). Кроме того здесь встречались цементировавшиеся Nanogyra, гастроподы и **бентосные** (или **нектобентосные**) **падаляеды** или хищники аммоноидеи - **перисфинктиды**, а также бесскелетные ракообразные и (?) черви, оставившие следы **Spongeiioromorpha** и Teichichnus, и инкрустирующие серпулиды. Трофический состав сообщества был очень разнообразен. На грубых оолитовых грунтах отмечалось сообщество, которое состояло из **семиинфаунных** Gervillella и цементировавшихся Nanogyra; меньшее значение имели эпибиссусные Chlamys, **эпифаунные** (Ampullina) и инфаунные (Pseudomelania) гастроподы, брахиоподы и свободно жившие серпулиды. Редко встречались инфаунные двустворки Isocyprina и эпи- или **эндобиссусные** Cucullaea и Plagiostoma, инкрустирующими формами были Nanogyra и серпулиды. В целом в сообществе доминировали сестонофаги. Следы (?) червей и ракообразных были представлены Chondrites, Planolites и **Spongiomorpha** (рис. 1.2.18). На уплотненных глинистых илах, в **условиях** изменчивой гидродинамики особями **Loph**a и Nanogyra формировались бан-

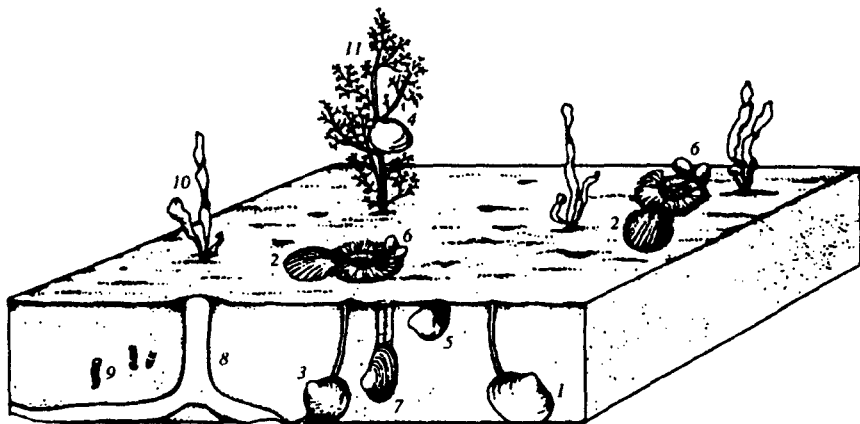


Рис. I.2.17. Реконструкция сообщества *Discomiltha* (Fursich, 1977, рис. 13)

1 и 3 - *Discomiltha*; 2 - *Chlamys*; 4 - *Meleagrinnella*; 5 - *Anisocardia*; 6 - *Nanogyra*; 7 - *Pleuromya*; 8 - *Spongiomorpha*; 9 - *Teichichnus*; 10 и 11 - гипотетические бентосные водоросли и гидрозон/антозои соответственно

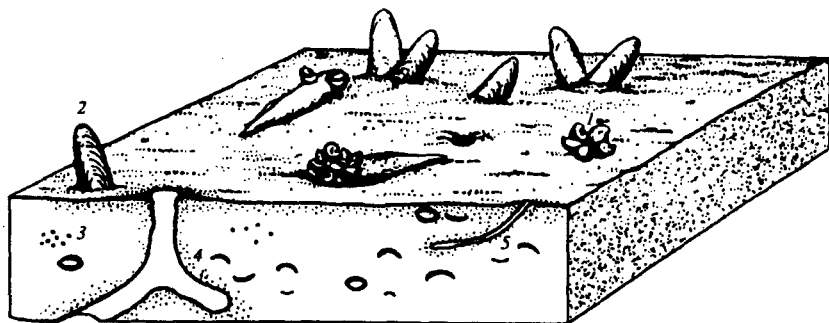


Рис. I.2.18. Реконструкция сообщества *Gervillella* (Fursich, 1977, рис. 18)

1 - *Nanogyra*; 2 - *Gervillella*; 3 - *Chondrites*; 4 - *Spongiomorpha*; 5 - *Planolites*

ки, на которых селились многочисленные инкрустирующие формы (*Nanogyra*, фораминиферы *Nubeculinella*, мшанки *Berenicea* и *Stomatopora*, серпулиды) и довольно редкие сверлильщики (*Lithophaga*, форониды). Кроме руководящих форм здесь жили немногочисленные брахиоподы, свободные серпулиды, инфантные двустворки, бесскелетные (?) **сипункулидные** (*Chondrites*) и др. червеобразные (*Planolites*). Преобладали сестонофаги. В более спокойных условиях на уплотненных **песчано-известковых**, известковых и глинисто-известковых осадках разнообразие бентоса было значительно выше. Здесь развивались сообщества *Modiolus* - *Pleuromya* и устричных - *Isognomon*. Трофическое ядро первого из них состояло из цементированных *Nanogyra*, *Lopha* и *Gryphaea*, **семиинфантных** *Modiolus*, инфантных *Pleuromya* и **эпибиссусных** *Chlamys*, кроме которых из **двустворок** здесь жили инфантные *Pholadomya* и **семиинфантные** *Pinna*. Подчиненное значение имели **гастроподы**, брахиоподы, серпулиды, морские ежи, обычными были нектобентосные аммоноидеи (*Cardioceras*, *Aspidoceras*). Многочисленными были инкрустирующие организмы (фораминиферы *Nubeculinella*, двустворки *Plicatula*, *Nanogyra*, *Lopha*, серпулиды) и сверлильщики (*Lithophaga*, **полихеты**, форониды *Talpina*). Среди скелетного бентоса преобладали сестонофаги. Следы принадлежали **инфантным детритофагам** - (?) червям (*Chondrites*, *Planolites*).

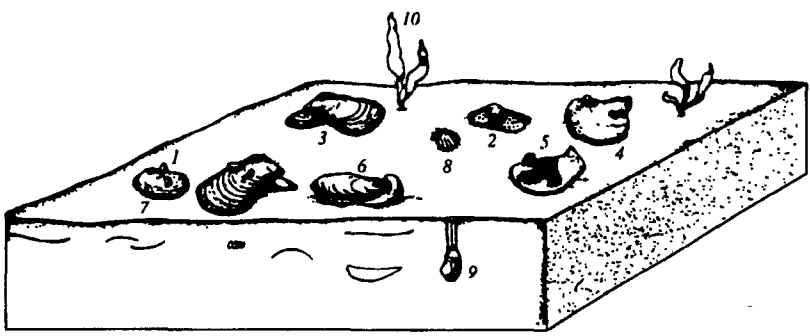


Рис. I.2.19. Реконструкция сообщества устриц - *Isognomon* (O - на рис. I.2.12) (Fürsich, 1977, рис. 24)

/ - *Nanogyra*; 2 - *Plicatula*; 3 - *Isognomon*; 4 - *Deltoideum*; 5 - *Lopha*; 6 - *Gryphaea*; 7 - "*Ostrea*"; 8 - *Chlamys*; 9 - *Pleuromya*; 10 - гипотетические бентосные водоросли

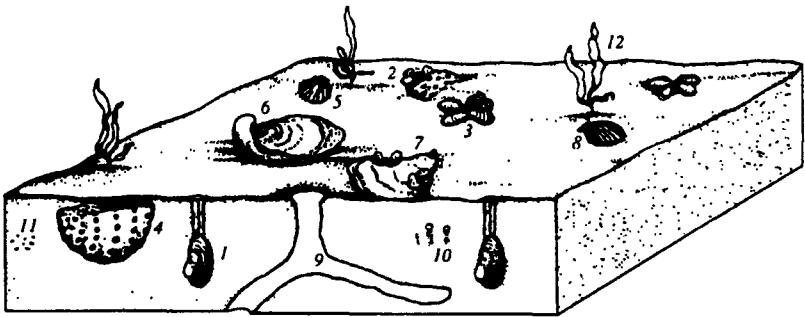


Рис. I.2.20. Реконструкция сообщества *Pleuromya* (L - на рис. I.2.12) (Fürsich, 1977, рис. 20)

1 - *Pleuromya*; 2 - молодь *Gryphaea*; 3 - "*Chlamys*"; 4 - *Myophorella*; 5 и 8 - *Chlamys*; 6 - *Gryphaea*; 7 - *Deltoideum*; 9 - *Spongiomorpha*; 10 - *Teichichnus*; 11 - *Chondrites*; 12 - гипотетические бентосные водоросли

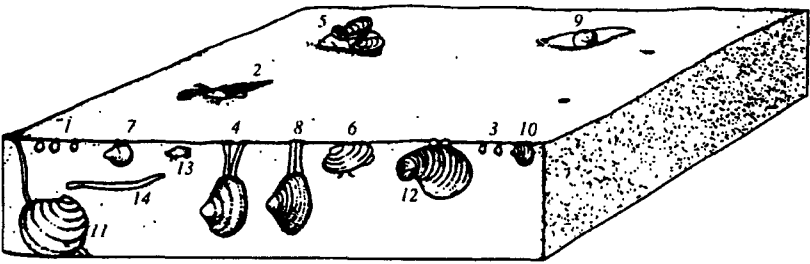


Рис. I.2.21. Реконструкция сообщества *Corbulomima* (N - на рис. I.2.12) (Fürsich, 1977, рис. 23)

/ и 3 - *Corbulomima*; 2 - *Protocerithium*; 4 - *Tancredia*; 5 - *Nanogyra*; 6 - *Palaeonucula*; 7 - *Protocardia*; 8 - *Thracia*; 9 - *Placunopsis*; 10 - *Trautscholdia*; 11 - *Discomiltha*; 12 - *Ceratomyopsis*; 13 - *Mesosacella*; 14 - *Planiolites*

В сообществе устричных - *Isognomon* трофическое ядро состояло из цементированных *Nanogyra* и *Plicatula* и эпибиссусных *Isognomon*; часто встречались цементированные *Deltoideum*, *Lopha*, "*Ostrea*", свободно лежавшие *Gryphaea*, эпибиссусные *Chlamys*, инфаунные *Pleuromya*, более редкими были цементированные *Placunopsis*, *Præехогуга*, семиинфаунные *Modiolus*, *Gervillella*, инфаунные *Pholadomya* (рис. I.2.19). Раковины обрастали двустворками же (*Lopha*, *Nanogyra*,

Plicatula, Placunopsis), **фораминиферами** (Nubeculinella), **серпулидами**, мшанками (Berinicea, Stomatopora), в них отмечены сверления Lithophaga, форонид и циррипедий. Преобладали **сестонофаги**; **инфаунные детритофаги** были представлены только бесскелетными (?) червями (следы Teichichnus, Cyldrlichnus, **Chondrites**). Наблюдаются также следы ракообразных (**Spongeliomorpha**).

В условиях умеренной гидродинамики, обычно на **песчаных** или **известково-песчаных** грунтах было развито сообщество **Pleuromya**, очень разнообразное по систематическому и экологическому составу: в трофическое ядро входили глубоко зарывавшиеся Pleuromya, цементиовавшие Nanogyra, **эпибиссусные "Mytilus"** и Chlamys, неглубоко зарывавшиеся Myophorella, свободно лежавшие Gryphaea и Deltoideum (рис. I.2.20); кроме них из **двустворок** здесь жили **эндобиссусные Modiolus**, Pinna, **Gervillella**, инфаунные, **зарывавшиеся** глубоко (**Pholadomya**, **Discomiltha**) и неглубоко (**Isocyprina**, **астартиды**), эпибиссусные Samptonectes и **Isognomon**, свободно лежавшие и плававшие **Entolium**; гастроподы были представлены инфаунными детритофагами (**Pseudomelania**) и **эпифаунными падалядами**. Встречались брахиоподы, иглокожие, **серпулиды**, **губки**. **Инкрустирующие** (Nubeculinella, Nanogyra, Lopho, "**Ostrea**", Placunopsis) и сверлящие (Lithophaga, **форониды**) были редки. Среди скелетных форм преобладали сестонофаги, причем **эпифаунные** и инфаунные были приблизительно равны по численности. Многочисленные и разнообразные следы оставили ракообразные (Spongeliomorpha) и черви и червеобразные инфаунные детритофаги (Chondrites, Teichichnus, Cyldrlichnus).

К глинистым илам заливов и открытого мелководья было приурочено сообщество Corbulomima (рис. I.2.21), в которое входили инфаунные сестонофаги (**Corbulomima** и Tancredia и менее частые Ceratomyopsis, Protocardia, Thracia, Pleuromya, **Cercomya**, Trautscholdia) и детритофаги (Palaeonucula, Mesosaccella, гастроподы Dicoloma), а также более редкие эпифаунные цементиовавшие Nanogyra и Placunopsis, **биссусные пектиниды** и **Ртеропета**, **гастроподы-детритофаги Procerithium**, инфаунные, питавшиеся с помощью **слизистой** трубки Discomiltha, детритофаги морские ежи Nucleolites, сестонофаги брахиоподы Lingula и **семиинфаунные** Pinna. Преобладали инфаунные виды, среди которых было много **детритофагов**, к ним относились и бесскелетные (?) черви, оставившие следы Chondrites, **Planolites**, Teichichnus. Отмечаются следы ракообразных Spongeliomorpha. **Инкрустирующие** и сверлильщики были редки. На уплотненных глинистых **илах**, в условиях низкой гидродинамики располагалось сообщество **Serpula** (рис. I.2.22), в трофическое ядро которого входили в основном эпифаунные сестонофаги — цементиовавшие **двустворки** Nanogyra, свободно лежавшие или несколько зарывавшиеся Deltoideum, свободно лежавшие **Serpula**, брахиоподы **Torquirhynchia** и двустворки **Stenostreon**, а также инфаунные Pleuromya и **Anisocardia**. Более редкими были эпибиссусные Isognomon, Chlamys, инфаунные Goniomya, Pholadomya, Protocardia, Isocyprina, **семиинфаунные Modiolus**, гастроподы **Bathrotomaria** и **Pleurotomaria**. Местами отмечались мелкие изолированные колонии **кораллов**, главным образом **Thecosmilia** и **Thamnasteria**. Раковины были инкрустированы фораминиферами **Nubeculinella**, **двустворками** Nanogyra, серпулидами и просверлены **литофагами**, **циррипедиями**, **полихетами**, **форонидами**. Господствовали эпифаунные сестонофаги.

На **известково-песчаных** и глинисто-известковых уплотненных грунтах особенно широко было распространено сообщество Myophorella, в трофическое ядро которого входили сестонофаги - неглубоко зарывавшиеся Myophorella, цементиовавшие Nanogyra и эпибиссусные Chlamys (рис. I.2.23). Кроме них из двустворчатых здесь еще жили инфаунные Trautscholdia, **Discomiltha**, Pleuromya, Pholadomya, редкие Palaeonucula, семиинфаунные Gervillella и Cucullaea, из **гастропод** - эпифаунные Procerithium. К **обрастателям** относились **Nanogyra**, Plicatula, Serpula, **фораминиферы** Nubeculinella, к сверлильщикам - циррипедий, **полихеты**, форониды. Господствовали сестонофаги; разнообразие **эпифаунных** и **инфаунных** было

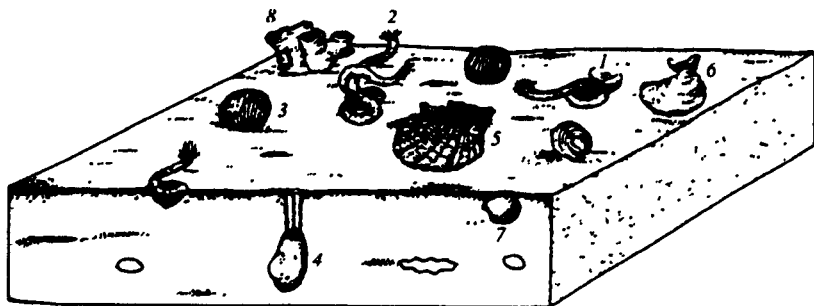


Рис. 1.2.22. Реконструкция сообщества *Serpula* (Fürsich, 1977, рис. 25)

1 - *Nanogyra*; 2 - *Serpula*; 3 - *Torquirhynchia*; 4 - *Pleuromya*, 5 - *Ctenostreon*; 6 - *Deltoideum*; 7 - *Amsocardia*;
8 - кораллы

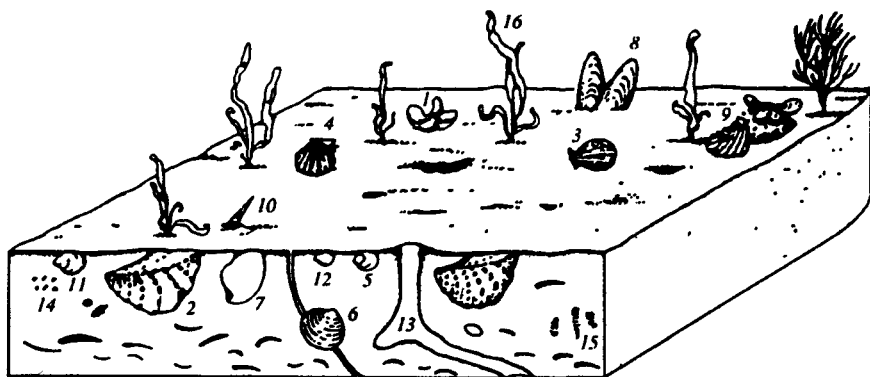


Рис. 1.2.23. Реконструкция сообщества *Myophorella* (D - на рис. 1.2.12) (Fürsich, 1977, рис. 10)

1 - *Nanogyra*; 2 - *Myophorella*; 3 и 4 - *Chlamys*; 5, 11, 12 - *Trautscholdia*; 6 - *Discomiltha*; 7 - *Cucullaea*;
8 - *Gervillella*; 9 - *Plicatula*; 10 - *Procerithium*; 13 - *Spongeliomorpha*; 14 - *Chondrites*; 15 - *Teichichnus*;
16 - гипотетические бентосные водоросли

приблизительно одинаково. Следы многочисленны и довольно разнообразны - следы зарывания ракообразных (*Spongeliomorpha*) и червей и червеобразных (*Chondrites*, *Teichichnus*, *Planolites*).

На мелководье, на глубинах около 10 м несколько глубже, на приподнятых участках дна местами формировались "останцовые" рифы, которые были сложены кораллами: массивными *Thamnasteria* и *Isastraea* и ветвистыми *Thecosmilia*, реже *Rhabdophyllia* и *Cladophyllia*, очень редко - *Montlivaltia*, *Stylina* и *Latimoeandrarria*. К рифам были приурочены многие эпифаунные двустворчатые моллюски - цементиовавшиеся *Nanogyra*, *Exogyra*, *Plicatula*, биссусные *Trichites*, *Plagiostoma*, *Chlamys*, *Barbatia*, инкрустирующие фораминиферы *Nubeculinella*, серпулиды, мшанки *Berenicea* и *Stomatopora*, сверлильщики-полихеты, форониды, *Lithophaga*, мобильные гастроподы - растительоядные, падалеяды, детритофаги (*Metriomphalus*, *Procerithium*, *Nerinella*, *Ampullina*), морские ежи *Cidaridae*. Массивные колонии кораллов преобладали в участках с более активной гидродинамикой, а ветвистые - в затишных. Между рифами на известковых и глинисто-известковых илах жили эпифаунные и редкие инфаунные двустворки - *Chlamys*, *Plicatula*, *Nanogyra*, *Plagiostoma*, *Exogyra*, *Protocardia* и др., инфаунные (*Nucleolites*, *Pygaster*) и эпифаунные (*Cidaridae*) морские ежи, гастроподы те же, что на рифах, и *Pseudomelania*. Встречались отдельные колонии кораллов *Thecosmilia* (Arkell, 1935; Fürsich, 1977).

В сублиторали, главным образом на карбонатных осадках, иногда с примесью глинистого вещества жили также бентосные **фораминиферы - нодозарииды** (*Dentalina*, *Astacolus*, ***Lenticulina***), **эпистоминиды** (*Epistomina*, *Trocholina*) и некоторые песчаные формы.

В кимериджское время в этом же море (**Brookfield**, 1973a; Oschman, 1988) в приливно-отливной зоне и верхах сублиторали на песчаных **биотурбированных** грунтах бентос был обеднен и состоял из **инфаунных** двустворок (*Anisocardia*, *Pleuromya*, ***Goniomya***), брахиопод и еще более редких **эпифаунных**, могущих свободно передвигаться (плавать) двустворок (**пектиниды**). На плохо отсортированных песках подводного бара преобладали **эпифаунные** формы - брахиоподы, в основном прикреплявшиеся ножкой - "***Terebratula***", ***Ornithella***, ***Aulacothyris***, из которых последние часто формировали банки, **двустворки** - цементировавшиеся *Exogura* и *Nanogura*, биссусно прикрепленные ***Gervillia***, ***Chlamys***, ***Velata***, ***Entolium***, ***Camptonectes***, ***Isognomon***, **гастроподы** ***Bathrotomaria***, ***Amberleya***, "***Natica***", **серпулиды** ***Cycloserpula***. Подчиненную роль играли **инфаунные** виды - брахиоподы *Lingula*, двустворки *Myophorella*, *Pleuromya*, *Astarte*, *Trigonia*, гастроподы *Dicroloma*, встречались **нектобентосные** головоногие *Rasenia*. На одних участках преобладали брахиоподы и эпифаунные двустворки, возможно, селившиеся на губках, а инфауна отсутствовала, в других местах было много **гастропод**, из двустворок в основном эпифаунные формы, но встречались и инфаунные, брахиоподы же, кроме *Aulacothyris*, были редкими. Местами устричные *Nanogura* формировали банки.

На открытом мелководном шельфе, в условиях умеренной гидродинамики, на тонкозернистых песках бентос был более разнообразным и многочисленным. Преобладали эпифаунные формы, но много было и инфаунных. Из брахиопод здесь жили *Aulacothyris* и *Lingula*, из двустворок - эпифаунные цементировавшиеся и **биссусные** *Ostrea*, *Exogura*, *Gervillia*, *Entolium*, *Camptonectes*, *Chlamys*, *Velata*, инфаунные *Trigonia*, *Anisocardia*, *Astarte*, *Pholadidea*, *Isodonta*, *Opis*, *Pleuromya*, *Pholadomya*, **семиинфаунные** *Modiolus*. Гастроподы были представлены теми же родами, что и в сообществе подводного бара. Встречались серпулиды, **декаподы** ***Eguma***, морские ежи *Nucleolites*, а также нектобентосные хищники - головоногие моллюски *Rasenia* и ***Paranoceras*** и рыбы. Среди бентоса преобладали **сестонофаги**, а детритофаги, растительоядные, **падаляды**, хищники имели меньшее значение (**Brookfield**, 1973a).

В районах Южной Англии в позднем кимеридже и раннем титоне (Oschman, 1988) на алевритовых и тонкопесчаных грунтах сублиторали отмечался ряд сообществ моллюсков, руководящими формами которых были сестонофаги - эпифаунные ***Liostrea***, *Nanogura*, ***Isognomon***, *Entolium*, *Camptonectes*, семиинфаунные *Musculus* и *Pinna*, реже инфаунные *Corbulomima* и инфаунные детритофаги - гастроподы ***Quadrinervus*** (рис. I.2.24-I.2.28). В состав отдельных сообществ, кроме руководящих, входили и другие формы, в том числе брахиоподы. В одних сообществах преобладали эпифаунные сестонофаги (*Isognomon* - *Pinna*), в других - инфаунные и семиинфаунные сестонофаги (*Corbulomima* - *Musculus*), в третьих - различные группировки были представлены в равных количествах (*Musculus* - *Entolium*). К мягким карбонатным илам были приурочены другого типа сообщества, в которых преобладали инфаунные и семиинфаунные сестонофаги - *Corbulomima*, *Pleuromya*, *Pinna*, *Laevetrigonia* и другие, реже здесь встречались эпифаунные сестонофаги - *Nanogura*, *Isognomon*, серпулиды *Cycloserpula*, гастроподы - инфаунные **хищники/падаляды** ***Ampulospira*** и эпифаунные *Aptyxiella* (рис. I.2.29-I.2.32).

В условиях пониженного содержания кислорода, на глинистых, часто битуминозных илах бентосные сообщества были обеднены и в основном состояли из неглубоко зарывавшихся **сестонофагов** - "***Lucina***", ***Protocardia***, *Corbulomima*, ***Nicaniella***,

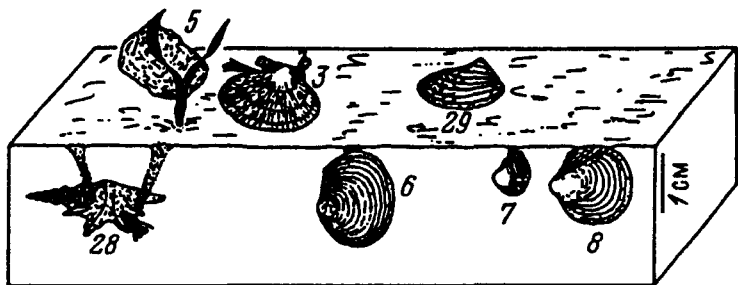


Рис. I.2.24. Реконструкция трофического ядра сообщества *Quadrinervus* - *Liostera* позднего моря в районе Южной Англии (Oschman, 1988, рис. 7)

1 - *Nanogyra*; 2 - *Isognomon*; 3 - *Camptonectes*; 4 - *Myophorella*; 5 - *Liostrea*; 6 - "*Lucina*"; 7 - *Corbulomima*; 8 - *Protocardia*; 9 - *Musculus*; 10 - *Pleuromya*; 11 - *Anomia*; 12 - *Entolium*; 13 - *Thracia*; 14 - *Pinna*; 15 - *Ostrea*; 16 - *Plagiostoma*; 17 - *Jurassicorbula*; 18 - *Laevitrigonia*; 19 - *Plectomya*; 20 - *Nicaniella*; 21 - *Eocallista*; 22 - *Corbicellopsis*; 23 - *Mesosacella*; 24 - *Palaeonucula*; 25 - *Cycloserpula*; 26 - *Ampullospira*; 27 - *Aptyxiella*; 28 - *Quadrinervus*; 29 - *Orbiculoidea*

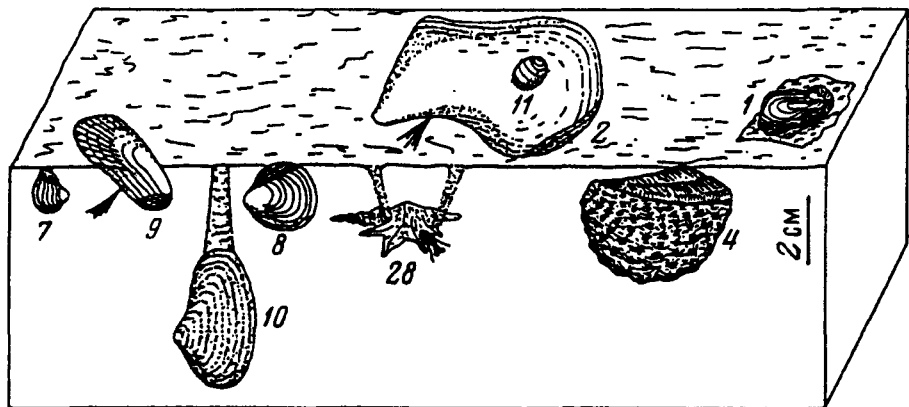


Рис. I.2.25. Реконструкция трофического ядра сообщества *Corbulomima* - *Musculus*. То же местонахождение, что и для рис. I.2.24 (Oschman, 1988, рис. 8)

Условные обозначения см. на рис. I.2.24

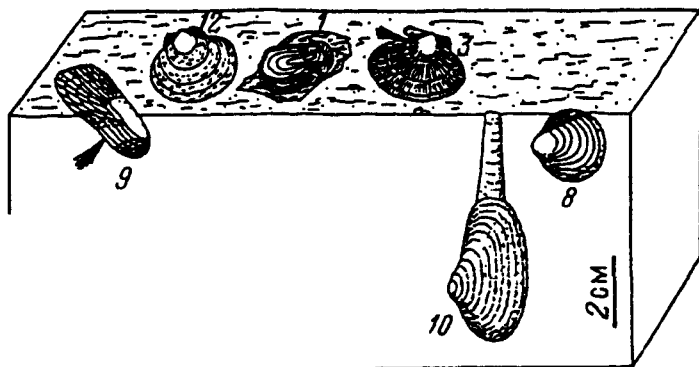


Рис. I.2.26. Реконструкция трофического ядра сообщества *Musculus* - *Entolium* того же местонахождения, что для рис. I.2.24 (Oschman, 1988, рис. 9)

Условные обозначения см. на рис. I.2.24

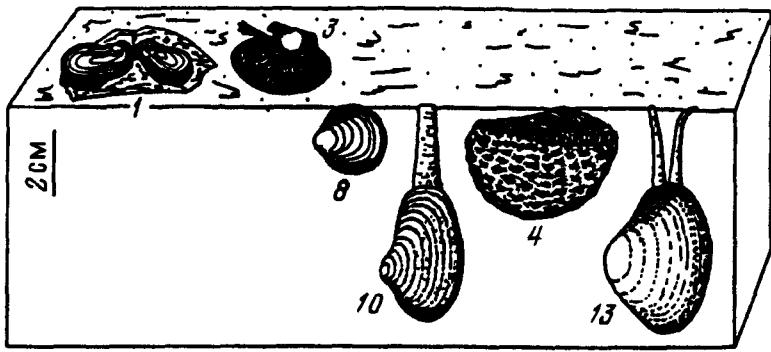


Рис. 1.2.27. Реконструкция трофического ядра сообщества *Nanogyra - Camptonectes* того же местонахождения, что для рис. 1.2.24 (Oschman, 1988, рис. 10)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.24

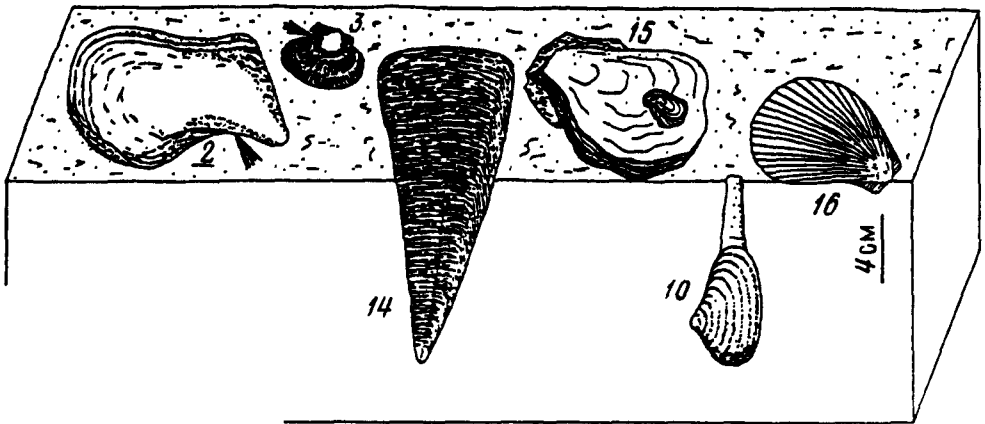


Рис. 1.2.28. Реконструкция трофического ядра сообщества *Isognomon - Pinna* того же местонахождения, что для рис. 1.2.24 (Oschman, 1988, рис. 11)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.24

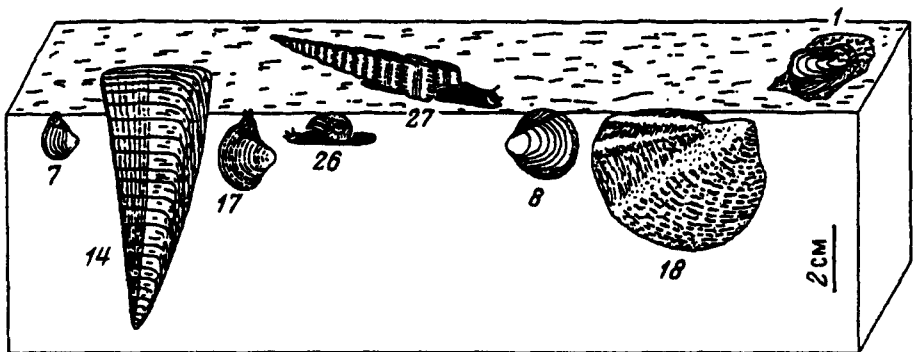


Рис. 1.2.29. Реконструкция трофического ядра сообщества *Corbulomima - Pinna* того же местонахождения, что для рис. 1.2.24 (Oschman, 1988, рис. 14)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.24

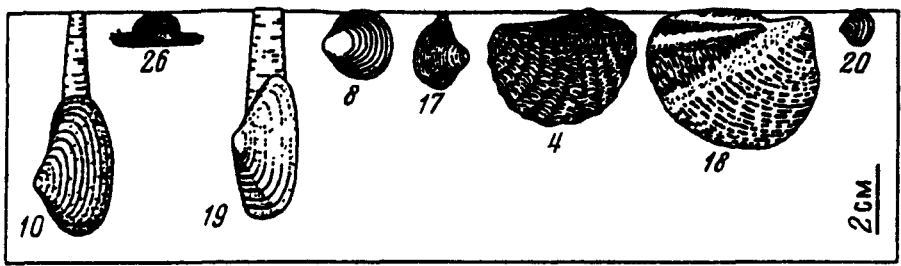


Рис. 1.2.30. Реконструкция трофического ядра сообщества *Pleuromya* - *Ampullospira* того же местонахождения, что для рис. 1.2.24 (Oschman, 1988, рис. 15)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.24

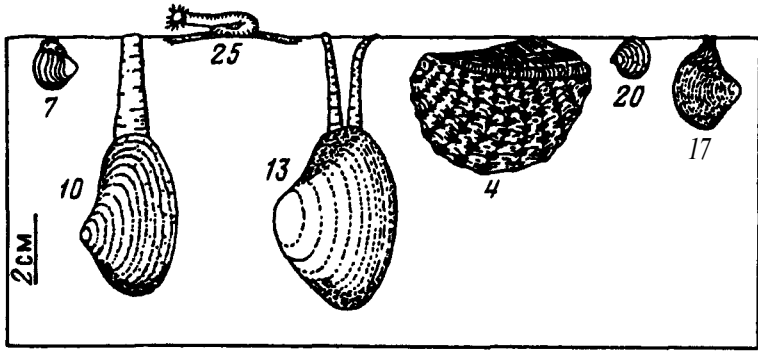


Рис. 1.2.31. Реконструкция трофического ядра сообщества *Corbulomima* - *Pleuromya* того же местонахождения, что для рис. 1.2.24 (Oschman, 1988, рис. 12)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.24

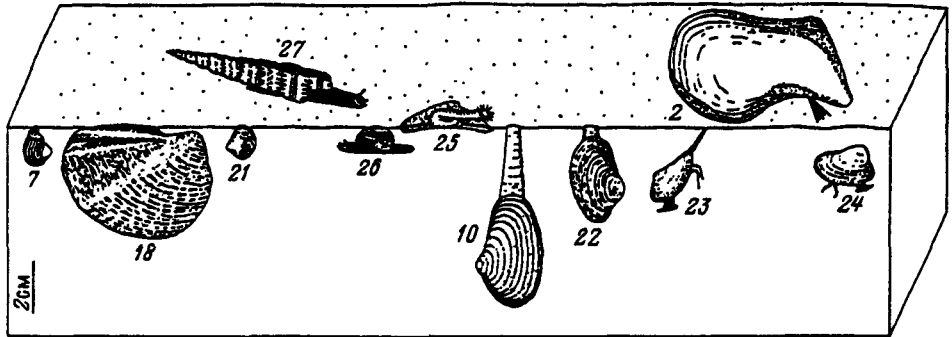


Рис. 1.2.32. Реконструкция трофического ядра сообщества *Corbulomima* - *Laevitrigonia* того же местонахождения, что для рис. 1.2.24 (Oschman, 1988, рис. 16)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.24

обычно создававших **монотаксонные** сообщества; реже здесь жили *Anomia* (возможно, на водорослях), **семиинфаунные** *Musculus*, **эпифаунные** *Camptonectes*, **инфаунные гастроподы-детритофаги** *Quadrinervus*. Характерными были **нектобентосные** головоногие и рыбы.

В конце поздней юры (поздний титон, пурбек) на территории Восточной Англии существовал мелководный полужамкнутый бассейн, имевший затрудненную

связь с открытыми **бореальными** морями (Morter, 1984). В наиболее опресненных морских участках, при солености около 10 ‰ и несколько выше, на известковых и **терригенных** грунтах было развито олигомикстное сообщество **двустворок** Neomidon (**инфаунные** неглубоко зарывавшиеся **сестонофаги**) и **эпифаунных** гастропод Ptychostylus. При более высокой солености (18–30 ‰) было распространено сообщество Myrene — Modiolus — Corbula, в котором Myrene и Corbula — **инфаунные** неглубоко зарывавшиеся, а Modiolus — **семиинфаунные** сестонофаги. Местами в этих же условиях жили неглубоко зарывавшиеся Eocallista, Protocardia и **эпифаунные детритофаги гастроподы Procerithium**.

Бликие **шельфовые** сообщества были характерны для районов моря, располагавшегося на территории севера и северо-запада Франции, где во второй половине раннеюрского времени на глубинах около 15–40 м, в условиях умеренной или значительной гидродинамики, на известковых илах существовало пектинидное сообщество, в которое входили **эпибиссусные** Pecten, Entolium, Oxytoma, **Pseudolimea**, Camptonectes, Chlamys (некоторые из них во взрослом состоянии были свободными), семиинфаунные Pinna, Modiolus, Plagiostoma, а также инфаунные Pleuromya и Pholadomya из двустворок, **брахиоподы** - якорные Lobothyris, Zeillera, Tetrarhynchia, Quadrirhynchia и др., **фораминиферы** Astacolus, Dentalium, **Fronicularia**, **Lenticulina**, **Marginulina**, **Nodosaria**, **криноидеи**, морские ежи, **аннелиды**, ракообразные (**Erymastacus**), **нектобентосные** аммоноидеи Amaltheus и белемноидеи.

На несколько больших глубинах и в более тиховой обстановке на глинисто-известковых илах жили многочисленные иглокожие (криноидеи, **офиуры**, голотурии, морские ежи), двустворчатые моллюски - свободно лежавшие на одной из створок **Gryphaea**, реже эпибиссусные **Gervillia**, инфаунные Mactromya; нектобентосные аммоноидеи Amaltheus и белемноидеи были многочисленными; встречались фораминиферы Dentalina, **Marginulopsis**, Lenticulina, Astacolus (Cubaynes, 1984).

На территории Нормандии в байосское время на мягких илах сублиторали жили **эпифаунные** цементирувавшиеся Stenostreon, свободно лежавшие, **биссусные** и плававшие Camptonectes, Entolium, Limatula, брахиоподы, одиночные кораллы, инфаунные двустворки Homomya, Ceratomya, Pleuromya, Trigonina, **Astarte**, Neocrassina. На раковинах селились многочисленные **эпibiонты** — цементирувавшиеся мелкие Ostrea, Lophia, Plicatula, **серпулы**, мшанки и сверлильщики - двустворки, губки, циррипедии и водоросли. Местами ил цементировался и на образовавшемся **хардграунде** поселялись устрицы, серпулы, сверлящие двустворки и ? аннелиды (Fürsich, 1971).

В батское время в этом районе на мелководье, ниже волнового базиса, на глубине 50–100 м, в фотической зоне в отдельных участках формировались **губковые** биогермы, в которых **рифостроителями** были кремневые губки Platychonia. Среди инкрустирующих форм, прикреплявшихся к губкам и укреплявших каркас, преобладали цементирувавшиеся двустворки Atreta и в меньшем количестве встречались Lophia, Spondylus, Plicatula, Nanogyra, причем Atreta занимали внешнюю поверхность биогерма, а остальные селились на нижней поверхности и в полостях. Много было известковых губок, живших исключительно на нижней поверхности **каркасостроителей** (Blastinia, Enaulofungia, ?Oculispongia). Кроме них здесь жили ветвистые Peronidella, Limnorea, Eudea, реже листовидные Trachyphlyctia, Elasmostoma, шишковидные Corynella. Наиболее многочисленными среди инкрустирующих были **склероспонгии** Neoporora, часто образывавшие гроздь. Следующую по значимости группу представляли мшанки — Mesenteripora, Hyperosopora, Stomatopora и др. Встречались брахиоподы - якорные Dictyothyris, Rioultina, прираставшие Crania и др., **серпулиды**, редкие кораллы Thamnasteria. Кроме инкрустирующих было много "гнездящихся" — мелкие брахиоподы Dictyothyris, эпибиссусные двустворки Chlamys и Plagiostoma. К сверлильщикам относились

черви, ракообразные, Lithophaga, а к мобильным **эпибентосным** организмам - **гастроподы**, хитоны, морские звезды, морские ежи, членистоногие. Большинство обитателей рифов были сестонофагами, а **растительноядные**, **падаляды** и/или хищники играли незначительную роль. Верхняя поверхность биогермов несла только **обрастателей Atreta**, сверления литофаг и червей, а нижняя поверхность была заселена плотно, причем это заселение происходило после отмирания губок. Рядом с биогермами возникали поселения крупных брахиопод **Eudesia**, **Flabellothyris**, **Dictyothyris**, **Digonella**, **Disculina**, **Avonothyris** и др., двустворок **Radulopecten** и др. (Palmer, **Fürsich**, 1981).

В позднеюрское время на прибрежном мелководье на глинистых и тонко-песчано-глинистых илах так же, как на территории Англии, преобладали сестонофаги - двустворчатые моллюски: неглубоко зарывавшиеся **Corbulomima**, **Protocardia**, **Isocyprina**, **Nicaniella**, **эндобиссусные Musculus**, **эпифаунные** цементно прикреплявшиеся или **реклайнеры Nanogyra**, **остракоды**, **фораминиферы** (**Lenticulina**, **Trochammi'na**). Гидродинамика была низкой, лишь иногда этих участков достигали штормовые волны, формировавшие прослои и линзы ракушечников, главным образом из раковин **Nanogyra** и их обломков (Fursich, **Oschman**, 1986a). Обычно многочисленными были следы **инфаунных** бесскелетных: в приливно-отливной зоне отмечались ходы инфаунных сестонофагов **Diplocraterion** или **Arenicolites** (?**ракообразные**), в верхах сублиторали — ракообразных, инфаунных сестонофагов и детритофагов - **Thalassinoides** и **Rhizocorallium**, а глубже, в илистых осадках - инфаунных детритофагов **Chondrites** (? **аннелиды**) (**Ager**, **Wallace**, 1970). На песчаных грунтах в условиях активной гидродинамики господствовали цементировавшиеся **Nanogyra** (**Oschman**, 1988).

В другом районе (запад Франции, Аквитанский бассейн) на удаленном от берега мелководье в это же время бентос был более разнообразен — наряду с многочисленными **Nanogyra** жили эпифаунные цементировавшиеся **Anomia**, **Liostrea**, **эпибиссусные Chlamys**, **Camptonectes**, эпи- или эндобиссусные **Gervillella** и **Cucullaea**, эндобиссусные **Pinna**, неглубоко зарывавшиеся **Corbulomima**, **Nicaniella**, **Myophorella**, **Trigonia**, **Protocardia**, эпифаунные гастроподы (**церитииды**) и серпулиды, **инфаунные Dentalium**, остракоды, фораминиферы (**Ammobaculites**, **Pseudocyclammina**, **Verneuilina**, **Textularia**, **Dentalina**, **Lenticulina**). Многочисленные следы ракообразных (**Thalassinoides**, **Rhizocorallium**) и червеобразных (**Chondrites**, **Planolites**). Встречались амmonoидеи (Fursich, **Oschmann**, 1986a).

Местами на прибрежных мелководьях средне- и позднеюрских морей Северной Франции возникала фацция "твердого дна" ("**хардграунд**"), к которой были приурочены сверлильщики **Lithophaga**, **фолаиды**, **Трупаниты**, и инкрустирующие двустворки (**Nanogyra**, **Atreta**, **Liostrea**, **Spondylus**, **Exogyra**), серпулиды (**Dorsoserpula**, **Cycloserpula**), мшанки (Fursich, 1979).

Гренландское море

Сообщества позднеюрского моря, находившегося на территории современной Восточной Гренландии, были изучены **Ф. Фюрзихом** (Fursich, 1982, 1984a, b, c). На песках прибрежного мелководья селились немногие двустворчатые - семиинфаунные **Modiolus** и **Pinna**, **Isognomon** (**семиинфаунные** или эпифаунные) и инфаунные **Isocyprina** и **брахиоподы** - инфаунные **Lingula** и эпифаунные, прикреплявшиеся ножкой **Taimyothyris**.

В области открытого шельфа в келловейско-оксфордское время в области развития песчаных баров развивались сообщества **Entolium** - **Pleuromya** и **Grammatodon** - **Ditruva**. В первое из них, кроме **эпибиссусных Entolium** и глубоко зарывавшихся **Pleuromya**, входили **Camptonectes** и **Pholadomya**, относившиеся соответственно к тем же экологическим группировкам, что и руководящие формы (рис. I.2.33). Характерными, но малочисленными были эпифаунные **Meleagrinnella**,

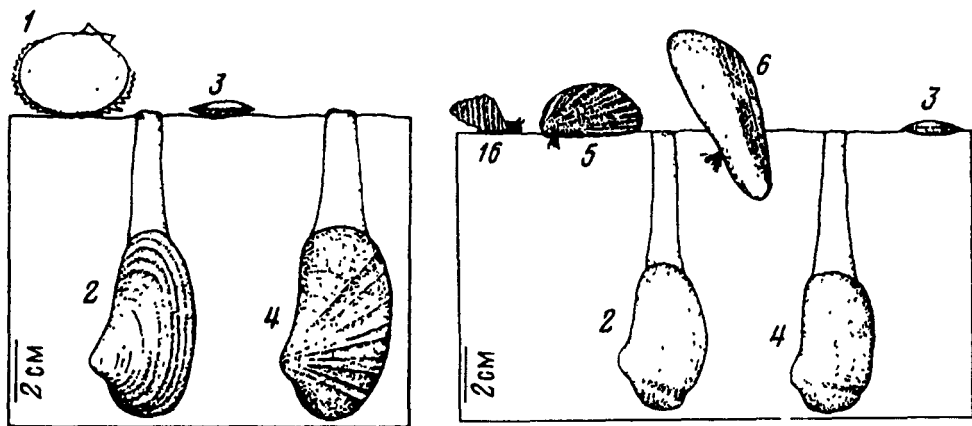


Рис. 1.2.33. Реконструкция трофического ядра сообщества *Entolium* - *Pleuromya* позднеюрского моря в районе Гренландии (Fursich, 1984с, рис. 5)

1 - *Entolium*; 2 - *Pleuromya*; 3 - *Camptonectes*, 4 - *Pholadomya*; 5 - *Limatula*; 6 - *Modiolus*; 7 - *Isognomon*, 8 - *Buchia*, 9 - *Astarte*, 10 - *Isocyprina*; 11 - *Pinna*; 12 - *Grammatodon*; 13 - *Thracia*; 14 - *Mesosaccella*; 15 - *Protocardia*; 16 - *Amberleya*; 17 - *Pseudomelania*, 18 - *Delphinula*, 19 - *Turritella*; 20 - *Dentalium*; 21 - *Tamyrothyns*; 22 - *Orbiculoidea*, 23 - *Cycloserpula*

Рис. 1.2.34. Реконструкция трофического ядра сообщества *Amberleya* мелководной зоны раннекемериджского моря в районе Восточной Гренландии (Fursich, 1984с, рис. 13)

Условные обозначения см. нарис. 1.2.33

семиинфаунные *Modiolus*, инфаунные *Protocardia*, *Goniomya*, остальные были редкими; из гастропод встречались инфаунные детритофаги *Dicroloma*, из серпулид - *Serpula*, обычными были следы ракообразных *Thalassinoides*; *Chondrites*, *Skolithos*, *Muensteria* имели меньшее распространение. В целом в сообществе преобладали сестонофаги. Во втором сообществе руководящие формы относились к эндобиссусным сестонофагам (*Grammatodon*) и свободно жившим эпифаунным детритофагам (серпулиды *Ditrupa*), кроме них, здесь жили неглубоко зарывавшиеся *Nicaniella* и *Protocardia* и более редкие *Pholadomya*, *Camptonectes* и некоторые другие двустворки, брахиоподы "*Terebratula*" и серпулиды *Cycloserpula*. Сестонофаги преобладали, но детритофаги также составляли значительную часть сообщества. Второе сообщество было приурочено к условиям активной гидродинамики и быстрого осадконакопления, тогда как первое существовало на участках ниже волнового воздействия и при пониженной скорости осадконакопления.

Близкие по составу сообщества на такого же типа грунтах, в условиях активной гидродинамики отмечались и в позднеоксфордское время: *Camptonectes*, *Ditrupa* и *Loratinia*. В первом из них резко доминировали эпибиссусные *Camptonectes*, а обычными были эндобиссусные *Modiolus*, эпифаунные *Praebuchia*, неглубоко зарывавшиеся *Arctica*, *Corbicellopsis*, *Protocardia*, *Loratinia*; редкими были другие двустворки и гастроподы; раковины двустворок часто были просверлены циррипедиями и *Talpina* и обрастали серпулидами *Cycloserpula*. В сообществе *Ditrupa* господствовали эти эпифаунные полихеты — детритофаги. Вместе с ними жили малочисленные двустворки - эпибиссусные *Aguilerella*, *Camptonectes*, инфаунные *Loratinia*, *Pleuromya*, *Arctica*. В сообществе *Loratinia*, кроме руководящего вида, довольно многочисленными были также принадлежавшие к неглубоко зарывавшимся двустворкам *Arctica*, обычными были эпифаунные *Praebuchia* и *Camptonectes* и инфаунные *Pleuromya*; реже встречались *Corbicellopsis*, *Modiolus*, *Meleagrinnella* и др., гастроподы (неритинииды, *Ampullina*), аннелиды *Cycloserpula* (инкрус-

тирующие) и **Ditruca**, морские лилии **Pentacrinites**. В первом и третьем сообществах преобладали **сестонофаги**, а во втором - детритофаги.

В раннем **кимеридже** на тонкопесчаных грунтах прибрежной мелководной зоны было распространено сообщество **Pleuromya - Camptonectes**, аналогичное по экологическому и систематическому составу более раннему сообществу **Entolium - Pleuromya**. Кроме руководящих форм, в нем отмечались малочисленные эпифаунные **Entolium**, **Buchia**, **Limatula**, **гастроподы** **Pseudomelania**, **аннелиды** **Cycloserpula**; частыми были следы хищных или **падалядных гастропод** **Curvolithus** и **инфаунных** несортирующих детритофагов **Chondrites**, а также **нектобентосные** головоногие моллюски. В таких же условиях и при наличии растительности, по-видимому, могло существовать сообщество, в котором было много (?) **растительноядных гастропод** **Amberleya**, а также **эпибиссусных** **Limatula**, **эндобиссусных** **Modiolus**, глубоко зарывавшихся **Pholadomya** и **Pleuromya** и других двустворок (рис. I.2.34); встречались **брахиоподы "Terebratula"**; обычны следы детритофагов **Thalassinoides** и **Macaronichnus**.

На **бóльших** глубинах в сублиторали распространились в это время условия дефицита кислорода, при которых на битуминозных илах могли жить лишь немногие **бентосные** формы, образуя сообщества **?Prorokia** и **Buchia**. В первом из них, кроме господствовавших неглубоко зарывавшихся сестонофагов **?Prorokia**, встречались еще только малочисленные брахиоподы из **ринхонеллид** и **теребратулид**, а во втором сообществе к **эпифаунным** **Buchia** присоединялись немногочисленные **?Prorokia**.

Во второй половине ранневожского и в средневожское время на открытом шельфе условия вновь стали благоприятными для бентоса, и на песчаных и **песчано-глинистых** грунтах расселились разнообразные сообщества, которые подразделяются на сообщества с господством двустворок **Entolium** и **Grammatodon** и **брахиопод** **Taimyrothyris**. К первой группе относятся сообщества **Entolium**, **Entolium - Pleuromya**, **Pleuromya - Isognomon**, **Isocyprina - Pinna**, **Astarte**. Руководящие виды этих сообществ включали **эпифаунных биссусных** (**Entolium**), **эндобиссусных семиинфаунных** (**Pinna**, **Isognomon**), **инфаунных** глубоко (**Pleuromya**) и неглубоко (**Isocyprina**, **Astarte**) зарывавшихся сестонофагов. К характерным двустворкам этих сообществ относились также **эпибиссусные** **Buchia** и **Camptonectes**, **эндобиссусные** **Modiolus**, **инфаунные** **Goniomya**, **Hartwellia** и **Discomiltha** и другие более редкие, из брахиопод - якорные **Taimyrothyris**, часто образывавшие гроздевидные скопления, безрамковые **Orbiculoidea** и **Lingula**, из гастропод - **эпифаунные** **Pseudomelania**, **Delphinula**, **Sulcoacteon** и др., из аннелид - эпифаунные свободно живущие **Cycloserpula** (рис. I.2.35 и I.2.36). Среди раковинного бентоса преобладали сестонофаги как эпифаунные, так и **семиинфаунные** и **инфаунные**, редкими были детритофаги (**Mesosaccella**); местами достаточно многочисленными были (?) **растительноядные гастроподы**. **Сверлильщики (циррипедии)** и инкрустирующие формы (**Liostrea**, **Nanogyra**, **серпулиды**, мшанки) были редки. Отмечались следы детритофагов (**Macaronichnus**, **Teichichnus**, **Thalassinoides**, **Chondrites**), сестонофагов (**Skolithos**), **хищников/падалядов** **Curvolithus**; встречались нектобентосные головоногие.

К сообществам группы **Grammatodon** относились сообщества **Grammatodon**, **Grammatodon-Taimyrothyris**, **Turritella-Grammatodon**, **Turritella**, руководящие формы которых относились к эндо- или **эпибиссусным** двустворкам (разные виды **Grammatodon**), якорным брахиоподам (**Taimyrothyris**) и **инфаунным** гастроподам (**Turritella**), а характерными были **эпибиссусные** **Entolium**, реже **Camptonectes** и **Buchia**, **эндобиссусные** или **эпибиссусные** **Isognomon**, реже **эндобиссусные** **Pinna**; **инфаунные** формы (**Astarte**, **Pleuromya**, **Thracia**, **Protocardia**, **Hartwellia**, **Mesosaccella**, **Dentalium**) обычно были малочисленны (рис. I.2.37). В большинстве случаев преобладали сестонофаги, но иногда было довольно много детритофагов (**Mesosaccella**, **Dentalium**). **Эпифаунные** двустворки (**Isognomon**) и якорные брахиоподы (**Taimyro-**

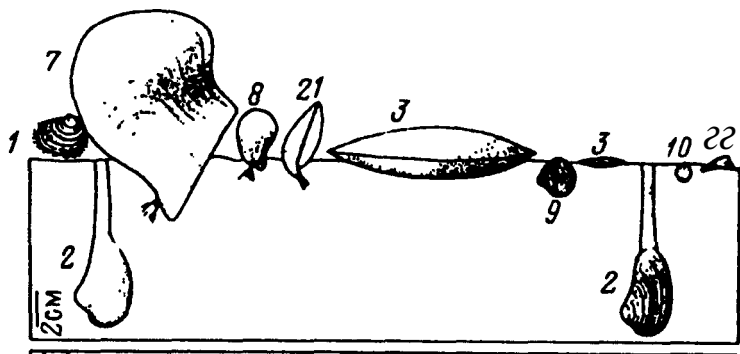


Рис. 1.2.35. Реконструкция трофического ядра сообществ открытого шельфа позднеюрского (волжского) моря в районе Восточной Гренландии (Fürsich, 1984с, рис. 25)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.33

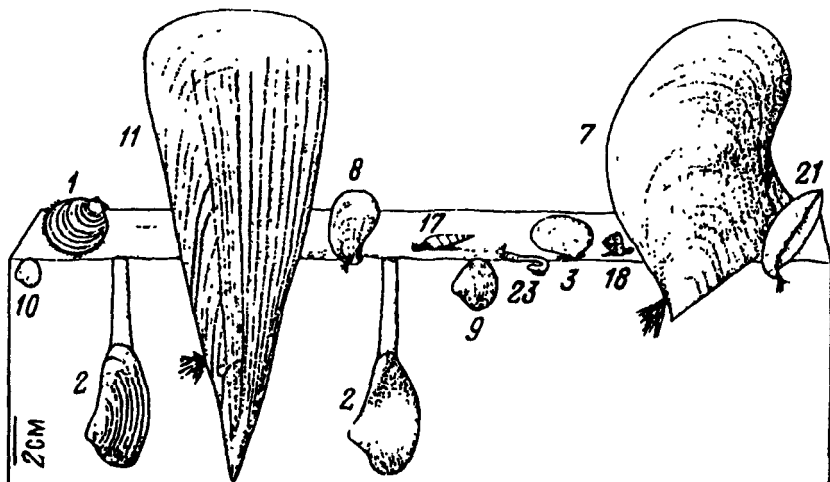


Рис. 1.2.36. Реконструкция трофического ядра сообщества *Isosurgina* - *Pleuromya* открытого шельфа позднеюрского (волжского) моря в районе Восточной Гренландии (Fürsich, 1984с, рис. 26)

Условные обозначения см. на рис. 1.2.33

thyris) часто образовывали гроздевидные скопления. Сверлильщики (**клиниды**, **форониды**, циррипедии) и инкрустирующие (*Cycloserpula*, *Liostrea*, *Nanoguta*, некоторые мшанки) были редки.

В сообществе группы **Taimyrothyris** (*Taimyrothyris* и *Taimyrothyris* - *Isognomon*) входили **эпифаунные** *Taimyrothyris*, *Entolium*, *Isognomon*, более редкие *Buchia*, *Camptonectes* и некоторые другие, **эпи-** и **семиинфаунные** *Grammatodon*, малочисленные **инфаунные** двустворки *Pleuromya*, *Hartwellia* и др.; остальные группы — **гастроподы**, **аннелиды** (**серпулиды**), морские лилии были немногочисленными и довольно редкими. Среди следов выделялись следы *Thalassinoides*, *Chondrites*, *Masaronichnus*. Среди раковинного бентоса преобладали сестонофаги, главным образом эпифаунные.

По-видимому, сообщества, относимые ко всем трем группам, располагались мозаично в зависимости от небольших колебаний факторов среды, главным обра-

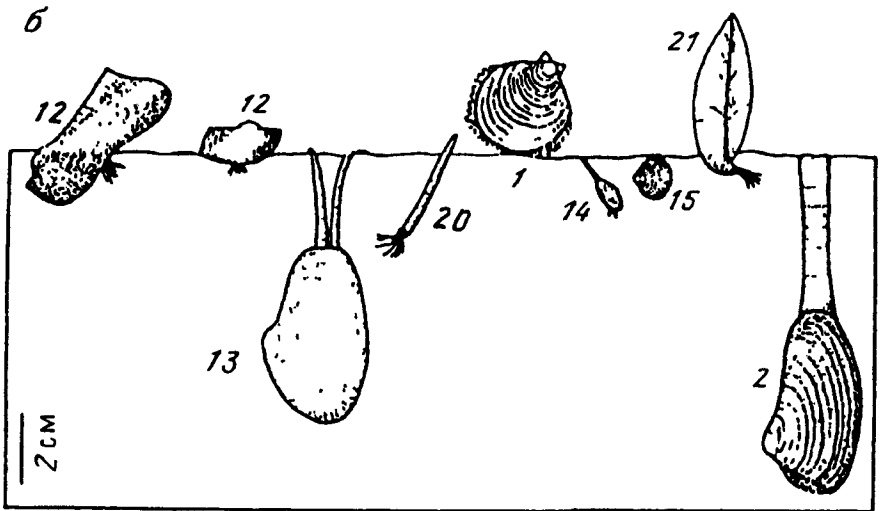
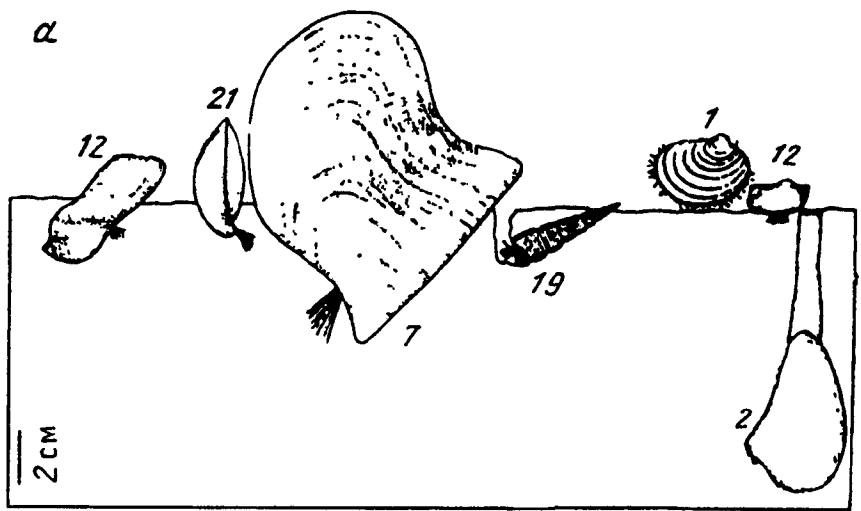


Рис. 1.2.37 а и б. Реконструкция трофических ядер сообществ с преобладанием *Grammatodon* открытого шельфа позднеюрского (волжского) моря в районе Восточной Гренландии (Fursich, 1984с, рис 19)

Условные обозначения см на рис 1 2 33

зом зернистости осадка, гидродинамики и стабильности грунта. Следует подчеркнуть, что тонкопесчаные грунты были сильно **битурбированы** - их структура была изменена следами жизнедеятельности ракообразных (*Thalassinoides*) и червеобразных (*Chondrites*, *Planolites*, *Skolithos*, *Macaronichnus* и др.), главным образом детритофагов, но встречались и следы сестонофагов (*Diplocraterion*, *Skolithos*, некоторые *Thalassinoides*)

Кроме **бентосных** форм здесь обычно жили **нектобентосные** головоногие - **перисфинктиды** и белемноидеи, которые были хищниками и/или падальщиками. Кроме головоногих, хищниками могли быть некоторые **гастроподы**, оставившие следы **Curvolithus**

На илистых грунтах открытого шельфа в условиях слабой гидродинамики бентос был беден и представлен неглубоко (**Astarte**) и глубоко (**Pleuromya**) зарывавшимися и **эпифаунными** (*Camptonectes*, **Entolium**, *Isognomon*) двустворками, якорными **эпифаунными** (*Taimyrothyris*) и **семиинфаунными** (*Orbiculoidea*) брахиоподами. Бесскелетные **инфаунные** беспозвоночные оставили следы **Skolithos**, *Thalassinoides*, *Chondrites*. Встречались здесь часто нектобентосные аммоноидеи *Epipallosiceras* и **Dorsoplanites**, на раковинах которых прикреплялись *Liostrea*.

При обмелении моря, начавшегося во второй половине средневожского времени, на прибрежном мелководье расселились инфаунные *Lingula*.

Датское море

В раннеюрское время в море на территории Дании (Pederson, 1986) в условиях нормальной солености на илах открытого шельфа жили **двустворки** - инфаунные сестонофаги, с которыми в начале этого времени (**геттанг** - ранний синемюр) вместе селились и инфаунные и **эпифаунные** сестонофаги, а в позднем синемюре и плинсбахе инфаунные и некоторые эпифаунные сестонофаги исчезли, что было вызвано дефицитом кислорода в придонном слое воды и осадка. Характер грунтов и солености при этом оставался тем же. В тоарское время бентос в этих районах вообще отсутствовал из-за возникновения бескислородной обстановки.

Донные сообщества несколько отличались в зависимости от зернистости осадка. Так, на **песчано-алевритовых** грунтах в геттанге жили инфаунные сестонофаги *Astarte*, *Pleuromya*, *Mactromya*, *Tutcheria*, детритофаги **Ryderia**, более редкими были **эпибиссусные** *Gervillia*, *Entolium*, *Chlamys*, цементиовавшиеся устрицы, **гастроподы**, встречались нектобентосные аммоноидеи. В раннем синемюре в этой обстановке также селились как инфаунные (*Astarte*, *Protocardia*, *Lingula*), так и эпифаунные (**Груphaea**, *Gervillia*, *Chlamys*) сестонофаги и инфаунные детритофаги (*Ryderia*, *Nuculana*, *Palaeoneilo*); обычными были аммоноидеи. Много было следов инфаунных **детритофагов** (**Teichichnus**, *Chondrites*). Среди раковинного бентоса на этого типа грунтах преобладали сестонофаги. На глинистых и **алевритистых** грунтах, при нормальном содержании кислорода (геттанг - ранний синемюр) донные сообщества состояли из **эпибиссусных** (*Gervillia*, реже *Chlamys* в геттанге, *Oxytoma* - в раннем синемюре) и инфаунных (*Pleuromya*, *Astarte*, *Mactromya*, *Protocardia*) сестонофагов и инфаунных детритофагов (*Ryderia*, *Nuculana*, *Palaeoneilo*), а также довольно редких гастропод; встречались и нектобентосные аммоноидеи. В позднем синемюре общий экологический состав оставался тем же, но преобладали инфаунные детритофаги, среди которых на первом месте были *Nuculana*, а *Ryderia* и *Palaeoneilo* встречались реже. Эпифаунные **биссусные** (*Oxytoma*, *Chlamys*) и цементиовавшиеся или свободно лежавшие *Груphaea* были обычными, но немногочисленными; довольно редкими стали инфаунные сестонофаги *Astarte*, *Mactromya*, *Pleuromya*; местами было много гастропод, а также **нектобентосных** аммоноидеи.

В плинсбахе инфаунные сестонофаги стали очень редкими (*Astarte*, ?*Mactromyidae*), а преобладали, но были немногочисленными - *Gervillia*, реже *Chlamys* и особенно - инфаунные детритофаги *Palaeoneilo*, *Nuculana*, *Ryderia*; гастроподы были редки, а аммоноидеи, наоборот, увеличили численность.

На глинистых илах при нормальном содержании кислорода преобладали инфаунные детритофаги, особенно малоподвижные *Nuculana* и *Ryderia*, реже мобильные *Palaeonucula*; обычны были также сестонофаги - эпибиссусные *Gervillia*, реже *Chlamys* и цементиовавшиеся *Liostrea* в геттанге и *Oxytoma*, *Chlamys* и цементиовавшиеся или свободно лежавшие *Груphaea* — в раннем синемюре и инфаунные сестонофаги — *Astarte*, *Pholadomyoidea* (*gen. indet.*), *Protocardia*, *Mactromya*, брахиоподы *Lingula* (в раннем синемюре); обычными были немногочисленные гастроподы, встречались нектобентосные аммоноидеи.

В позднем синемюре и плинсбахе на такого же типа грунтах, но при дефиците кислорода **инфаунные сестонофаги** не могли существовать, и бентос состоял из немногочисленных **инфауных детритофагов** *Ryderia*, *Nuculana*, *Palaeonielo* и более частых **эпибиссусных**, подвешивавшихся к водорослям *Oxytoma*, редких *Chlamys* и *Gervillia*; **гастроподы** и аммоноидеи также были редки.

Кроме моллюсков и брахиопод, в описанных сообществах присутствовали **остракоды** и **бентосные фораминиферы**. Первые реагировали на изменение характера осадка и увеличение дефицита кислорода, как и двустворчатые моллюски, т.е. разнообразие **остракод** уменьшалось на более тонкозернистых осадках, а также с понижением содержания кислорода, тогда как число видов фораминифер в более тонкозернистых осадках было больше, чем в **песчано-алевритовых**.

Моря Восточноевропейской платформы

К **Бореально-Атлантической** подобласти относились также моря Восточноевропейской платформы, составлявшие Восточноевропейскую провинцию (Howarth, 1981, рис. 13.8 и 13.11). В раннеюрское время здесь был полузамкнутый мелководный водоем, где на **песчано-илистых** грунтах и глинистых илах, в условиях пониженной солености могли существовать только **брахиоподы** *Lingula* и наиболее **эвригалинные двустворки** (**корбулиды** и др.) и **гастроподы**, а в периоды улучшения связи с открытыми водами состав двустворчатых моллюсков расширился (инфаунные **Pleuromya**, **Myophoria**, **Goniomya**, **Trigonia**, **эпибиссусные** *Mytiloides*).

В среднеюрское время на песчаных грунтах прибрежной части моря-залива бентос был также обеднен - *Lingula*, двустворки (*Pseudomonotis*, **Modiolus**, **Astarte**, **Macrodon**), песчаные фораминиферы **Ammodiscus**, на глинистых илах мелководья - из двустворчатых **детритофаги** *Nucula* и др., брахиоподы **Scalpellirhynchia**, фораминиферы *Ammodiscus*, **Epistomina** и другие, а в более глубоких участках (до 100-150 м), на глинистых вязких илах - двустворчатые моллюски (сестонофаги - **эпифаунные** *Pseudomonotis*, *Mytiloides*, детритофаги *Nucula* и др.) и брахиоподы **Ptyctothyris**, **Flabellirhynchia**, **Acanthothyris**, *Lingula*; встречались **нектобентосные** аммоноидеи (*Stenoceras*, **Parkinsonia**).

В начале позднеюрского времени (келловей - Оксфорд) связь с открытыми водами стала устойчивой, соленость близка к нормальной и состав всей морской фауны и в том числе бентоса стал значительно разнообразнее. В мелководной части моря, на глубинах 20-30 м, на песчаных, **известково-песчаных**, ракушечных грунтах, в условиях достаточно высокой гидродинамики жили двустворчатые моллюски - преобладали эпибиссусные *Oxytoma*, *Plagiostoma*, **Pseudolimea**, *Chlamys*, *Eopecten*, *Aguilerella*, **Mytilus**, *Pteropema*, эпи- и/или **эндобиссусные** **Gervillella**, *Isognomon*, **эндобиссусные** *Modiolus*, **реклайнеры и/или** "порхающие" **Stenostreon**, цементирующиеся *Nanogyra*, *Liostrea*, **Gryphaea**, **Alectryonia**; обычными были инфаунные неглубоко зарывавшиеся *Trigonia*, *Myophorella*, *Vaugonia*, *Coelopis*, *Astarte*, *Neocrassina*, *Tancredia*, *Luciniola*, из брахиопод - *Ivanoviella*, **Loboidothyris**, *Cardinirhynchia*, **Zeilleria**, **Thurmanella**, **Aulacothyris**. В участках бенча жили сверлильщики *Myopholas*. Существовали здесь также морские ежи, криноидеи, фораминиферы (*Ammobaculites*, *Ophthalmidium*, *Discorbis* и др.), нектобентосные аммоноидеи (*Cadoceras*, *Macrocephalites*) и белемноидеи (**Cylindroteuthis**), **эпифаунные** **гастроподы** **Pleurotomaria**, **Procerithium** и др., **остракоды**. На более мягких илистых грунтах из двустворчатых чаще селились глубоко зарывавшиеся сестонофаги *Pholadomya*, *Goniomya*, *Pleuromya*, *Sercomya* и детритофаги *Nuculana*, а также свободно лежавшие *Vuchia*.

В Оксфорде на удаленном от берега мелководье в области глубин 40-60 м на поднятиях в рельефе дна формировались коралловые и **водорослево-коралловые** биогермы, основными **каркасостроителями** которых были склерактинии (корковидные *Thamnasteria* и кустистые *Syathophora*, меньшую роль играли *Stylosmilia*, **Isastraea**, **Latimeandra** и др.) и **цианобактерии**. К биогермам были приурочены **серпу-**

лдьи, строматопоридеи, криноидеи Pentacrinus, акрчные брахиоподы - Praeaculothyris, Isjminelina, Septaliphoria, Postepithyris, Cheirothyris, Rhaetorhynchia, сверлильщики Lithophaga и другие двустворки, гастроподы, морские ежи Glypticus, Coellirites, Paracidaris, Nucleolites, редкие морские звезды, одиночные кораллы Epismilia. Между биогермами — на известковых илах — отдельные колонии кораллов (Thamnasteria, Styliina, Isastraea), двустворчатые моллюски, брахиоподы (Postepithyris, Loboidothyris, Septaliphoria, Rhaetorhynchia), морские ежи, гастроподы Bourquetia, редкие нектобентосные аммоноидеи Perisphinctes. На глинистых илах относительно глубокой части моря (глубины 100–150 м) жили тонкостенные двустворчатые моллюски, редкие Lingula, а также нектонные аммоноидеи (Кузьмичева, Макридин, 1962; Макридин, 1964; Дядин, 1967; Баранов, 1968; Старцева, 1975; Хабарова, 1975; Дыкань, 1987а, б, 1989, 1991; Макаренко, Соколов, 1987).

В первой половине поздней юры, по-видимому, были связи и с морями Средиземноморской биогеографической области. Неглубокое эпиконтинентальное море располагалось в Оксфорде на территории Северного Кавказа, т.е. между описанным бассейном и морями Тетиса. Здесь на мелководье были развиты губководорослевые биогермы, на которых и рядом с ними селились криноидеи, морские ежи, двустворчатые и брюхоногие моллюски, встречались и нектобентосные головоногие (Cardioceras и др.) (Сахаров, 1977).

В конце Оксфорда регрессия привела к сокращению морского бассейна Восточноевропейской платформы, и в мелководном водоеме, возможно, имевшем несколько повышенную соленость, господствовали мелкие гастроподы — нериниды (Nerinea, Nerinea и др.), двустворчатые моллюски - в основном сестонофаги - эпибиссусные (Camptonectes, Radulopecten, Cosmetodon, Barbatia), эндобиссусные (Modiolus), цементировавшиеся (Nanogyra, Alectryonia, Liostrea), "порхающие" (Stenostreon), инфаунные имели меньшее значение (Luciniola, Astarte, реже - другие); встречались остракоды, а брахиоподы и головоногие отсутствовали. В среднем кимеридже на юго-западе платформы (Днестровско-Прутское междуречье) так же, как везде, господствовали двустворки - сестонофаги: эпифаунные Parallelodon, Gervillia, Entolium, Propeamusium, Chlamys, Plagiostoma, Camptonectes, Prohinnites, Limatula, Atreta, Nanogyra, Exogyra, Anomia, Mytilus, Arcomytilus, семиинфаунные Pinna, Modiolus, эпифаунные и/или семиинфаунные Isognomon, инфаунные Trigonina, Myophorella, Astarte, Anisocardia, Tancredia, Corbula, жили фораминиферы, нектобентосные аммоноидеи (Романов, 1976).

В Оксфорде и кимеридже в море на территории Молдавии формировались водорослево-коралловые рифы, рифостроителями которых были Calamophyllia, Dermosmilia, Thecosmilia, Cyathophora и другие, а рифолюбями - Epismilia, Montlivaltia, Latiphyllia и другие (Краснов и др., 1977).

В ранневожское время море занимало юго-восток Русской платформы и среднее Поволжье. В наиболее глубоководной части (около 200 м) на известково-глинистых илах, в условиях спокойной гидродинамики, нормальных солености и газового режима бентос был обеднен — эпифаунные свободно лежавшие и биссусные двустворчатые моллюски (Buchia и др.) и фораминиферы, большей частью агглютинированные. Те же формы, некоторые гастроподы и брахиоподы (Russiella, Rhynchonella, Cyclothyris) жили на известковых алевритовых и глинистых илах на глубине около 100 м, при умеренной гидродинамике и нормальных солености и газовом режиме. В более мелководных условиях (глубины 50–70 м) на известково-глинистых и алеврито-глинистых илах, при нормальном газовом режиме и слабых колебаниях солености - эпифаунные двустворки и гастроподы, фораминиферы, главным образом песчаные (Haplophragmoides, Glomospirella). В районе впадин на этих же глубинах при затрудненном снабжении кислородом и малой подвижности воды, на глинистых илах с большим количеством органического вещества преобладали эпифаунные двустворки (Oxytoma, Inoceramus, Buchia и др.) и гастроподы

(*Scurgia*), **скафоподы**, *Lingula*, встречались мало разнообразными **фораминиферы** (*Lenticulina*, *Marginulinopsis*), **остракоды**, **нектобентосные** аммоноидеи и белемноидеи. При еще большем нарушении газового режима, вплоть до застойного, бентос был очень обеднен: редкие **гастроподы** *Scurgia*, мелкие скафоподы, *Lingula*, фораминиферы, как и в предыдущем сообществе, редкие нектобентосные аммоноидеи.

На песчаных и **песчано-глинистых** мелководных участках - многочисленные двустворки — **эпибиссусные** *Buchia*, *Lima*, *Oxytoma*, цементиовавшиеся *Ostrea*, *Exogyra*, **серпулиды**, **брахиоподы** *Discinisca*, **реклайнеры** и/или "порхающие" *Stenostreon*, **инфаунные** *Gresslya*, *Pleuromya*, *Mactromya* и *Lingula*, сверлильщики *Pholadidae*, **эпифаунные** криноидеи *Pentacrinus*, брахиоподы *Russirhynchia*, *Rhynchonella*, **Roullieria**, *Russiella*, фораминиферы, остракоды.

В поздневолжское время на этого же типа грунтах мелководья отмечались банки *Buchia*, жили и другие эпифаунные (*Cucullaea*, *Exogyra*, *Stenostreon*, ***Inoceramus***, *Isognomon*, *Oxytoma*), а также инфаунные (***Trigonia***, ***Astarte***) двустворки, **брахиоподы** *Russiella*, *Rhynchonella*, *Septaliphoria*, морские ежи, гастроподы *Neritopsis*, *Natica*, нектобентосные аммоноидеи *Craspedites*, ***Gamiericeras***.

На глубинах около 100 м на глинисто-карбонатных и **алевритисто-глинистых** илах жили двустворчатые и брюхоногие моллюски и преимущественно агглютинированные фораминиферы (***Haplophragmoides***, *Glomospirella*). При затрудненном газовом режиме, на глубинах 70–100 м, на алевритисто-глинистых илах, обогащенных органическим веществом, могли существовать лишь скафоподы и редкие гастроподы (*Scurgia*), брахиоподы (*Lingula*), фораминиферы и морские ежи. При нормальном газовом режиме на глубинах до 200 м обитали тонкостенные двустворки (*Buchia* и др.) и агглютинированные фораминиферы (Макридин, 1964; Баранова, 1968; Кулёва и др., 1986).

МОРЯ БОРИАЛЬНО-ТИХООКЕАНСКОЙ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ПОДОБЛАСТИ

Моря западной части Северной Америки

На территории внутренних штатов запада США (Вайоминг, Дакота, Айдахо, Юта) в позднеюрское время располагалось обширное эпиконтинентальное море (см. **Howarth**, 1981, рис. 13.11), в пределах которого существовал ряд островов (**Imlay**, 1957; **Wright**, 1973, 1974; Хэллем, 1978; **Perry**, 1979).

В прибрежных лагунах с несколько повышенной соленостью, на глинистых и известковых илах в байосское время отмечалось сообщество *Trigonia*, в котором обычными были также инфаунные неглубоко зарывавшиеся *Propea*, реже здесь встречались **эндобиссусные** *Modiolus*, эпибиссусные *Mytilus* и инфаунные *Astarte* и *Corbula* (рис. I.2.38). В **солонатоводных** лагунах раннекелловейского времени на глинистых и песчано-глинистых илах было распространено сообщество, в котором преобладали эпибиссусные *Meleagrinella*, а остальные также эпибиссусные *Camptonectes* и *Lima*, эпифаунные *Ostrea* и ***Gryphaea***, инфаунные *Myophorella*, *Tancredia*, ***Isocyprina***, *Vaugonia*, *Quenstedtia*, *Nucula* — играли второстепенную роль (рис. I.2.39). Были многочисленны остракоды - *Cytherella*, ***Aparchitocythere***, а фораминиферы (*Lenticulina*, *Vaginulinopsis*) редки. Участками в лагунах - поселения *Gryphaea*, лежавших на глинистом илу, с которыми вместе встречались *Ostrea* (рис. I.2.40). В позднекелловейское - раннеоксфордское время в лагунах, имевших довольно широкую связь с открытым морем - сообщество *Ostrea*; много фораминифер, в том числе песчаных (*Ammobaculites*, ***Ammomarginulina***, ***Reophax***), довольно редкие остракоды *Aparchitocythere*, *Cytherella*, ***Leptocythere***.

На песчаных подвижных грунтах прибрежного мелководья (келловей и Оксфорд), в условиях активной гидродинамики преобладали инфаунные сестонофаги *Tancredia*, менее часто встречались эпифаунные *Ostrea*, *Meleagrinella*, *Camptonectes*,

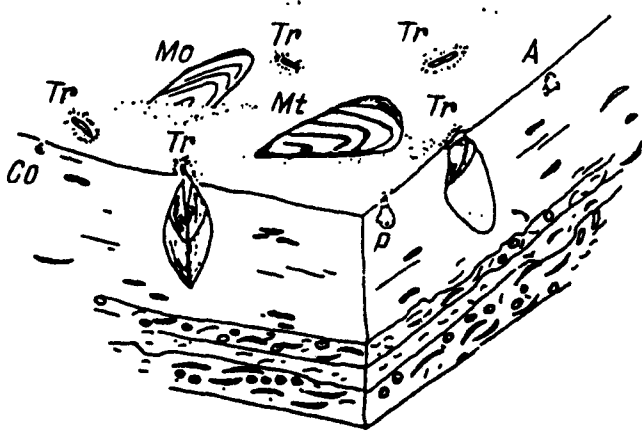


Рис. I.2.38. Реконструкция сообщества *Trigonia* прибрежных лагун среднеюрского (байосского) моря Мидконтинента Северной Америки (Wright, 1974, рис. 3)

A - *Astarte*; *C* - *Camptonectes*; *Co* - *Corbula*; *G* - *Gryphaea*; *Ge* - *Gervillia*; *L* - *Lima*; *M* - *Meleagrinnella*; *Mo* - *Modiolus*; *Mt* - *Mytilus*; *My* - *Myophorella*; *N* - *Nucula*; *O* - *Ostrea*; *P* - *Prionoella*; *PC* - *Plicatula*; *Ph* - *Pholadomya*; *Pl* - *Pleuromya*; *T* - *Tancredia*; *Tr* - *Trigonia*

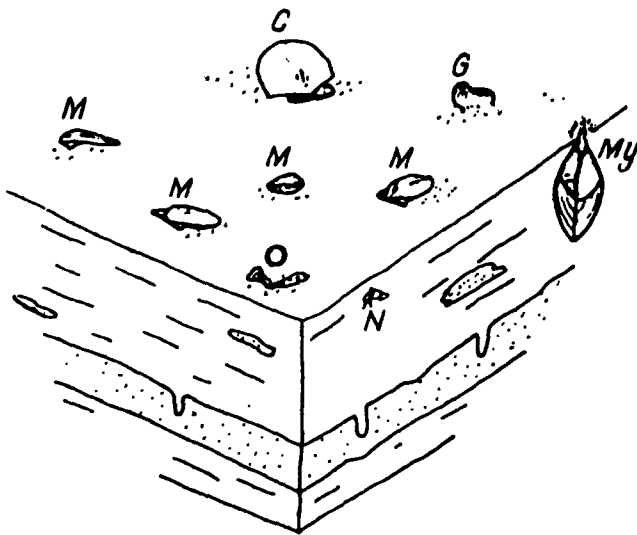


Рис. I.2.39. Реконструкция сообщества *Meleagrinnella* соленоватоводных лагун позднеюрского (раннекеловейского) моря Мидконтинента (Wright, 1974, рис. 5)

Условные обозначения см. на рис. I.2.38

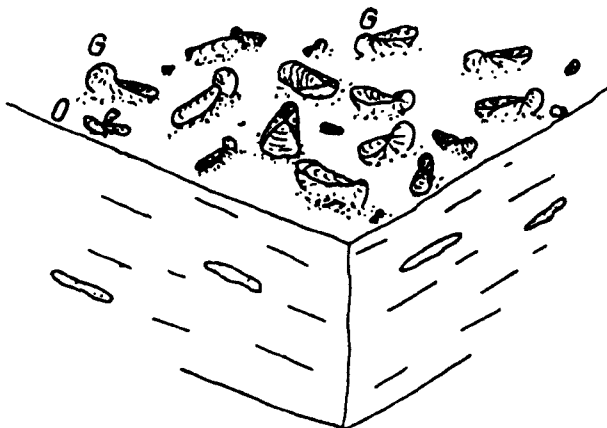


Рис. I.2.40. Реконструкция сообщества *Gryphaea* открытых лагун позднеюрского моря Мидконтинента (Wright, 1974, рис. 4)

Условные обозначения см. на рис. I.2.38.

Рис. 1.2.41. Реконструкция сообщества *Tancredia* прибрежного мелководья позднеюрского моря Мидконтинента (Wright, 1974, рис. 7)
Условные обозначения см. на рис. 1.2.38.

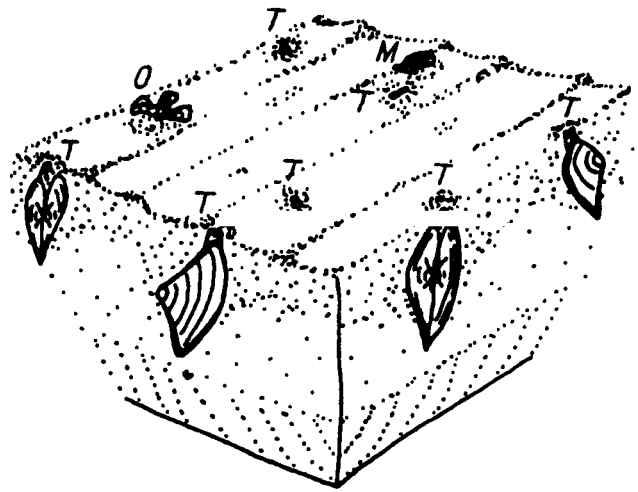


Рис. 1.2.42. Реконструкция сообщества *Pleurogona* мелководного шельфа позднеюрского моря Мидконтинента (Wright, 1974, рис. 2)
Условные обозначения см. на рис. 1.2.38.

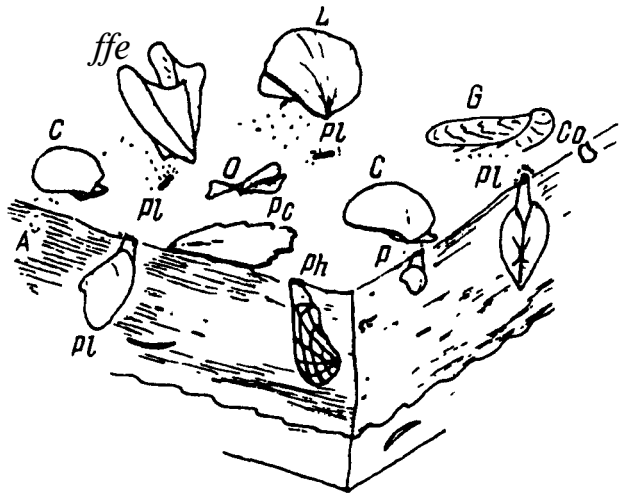
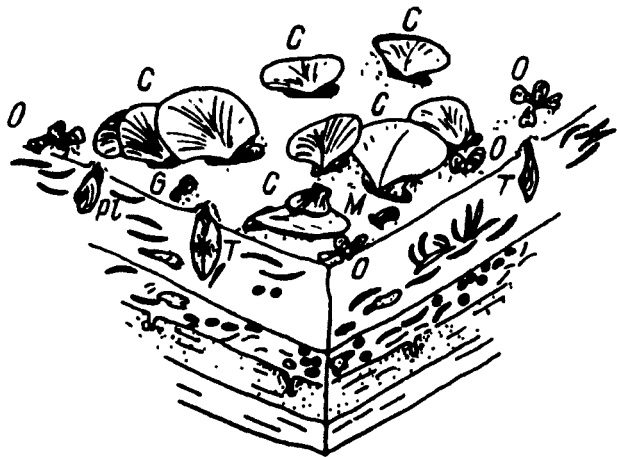


Рис. 1.2.43. Реконструкция сообщества *Samptonectes* открытого шельфа позднеюрского моря Мидконтинента (Wright, 1974, рис. 6)
Условные обозначения см. на рис. 1.2.38.



а местами - **инфаунные** *Dosiniopsis*, *Panopea*, *Quenstedtia*, *Vaugonia*, *Pleuromya* и др., а также **Lingula** (рис. I.2.41).

На мелководном шельфе, в условиях умеренной гидродинамики, на известковых уплотненных илах в байосское время существовало сообщество *Pleuromya*, руководящая форма которого принадлежала к глубоко зарывавшимся сестонофагам. В это сообщество входили также **эпифаунные** *Gryphaea*, *Ostrea*, *Camptonectes*, **Gervillia**, *Plicatula*, *Lima*, неглубоко зарывавшиеся *Astarte*, *Pronoella*, *Corbula* и глубоко зарывавшиеся *Pholadomya* и многие другие более редкие двустворки (рис. I.2.42). В батское время на мелководном шельфе формировались устричные банки, были распространены **брахиоподы**, особенно **ринхонеллиды**, а **теребратулиды** имели меньшее значение. Кроме двустворок и брахиопод, здесь жили криноидеи *Pentacrinus* и гидроидные — **миллепорины**. В раннем келловее в этой зоне многочисленными стали *Gryphaea*, кроме которых здесь жили тоже эпифаунные *Ostrea*, *Camptonectes*, **эндобиссусные** *Modiolus*, эндо- и **эпибиссусные** *Grammatodon*, инфаунные *Pronoella*, **Myopholas**, реже другие двустворки, а также многочисленные **фораминиферы** *Lenticulina*, *Astacolus*, *Vaginulina*, *Dentalina* и др. и **остракоды** *Monoceratina*, *Paracypripis*, *Procytheridea*, *Cytherella* и др. Встречались брахиоподы — **теребратулиды** и ринхонеллиды, **гастроподы** (*Procerithium*, *Lyosoma* и др.), **нектобентосные** аммоноидеи.

Вдали от берегов, на открытом шельфе в байосе, раннем келловее, позднем келловее - раннем Оксфорде на известковых и глинистых илах было развито сообщество, в котором преобладали **эпибиссусные** *Camptonectes*; в байосское время в этом сообществе было много **эпифаунных** *Gryphaea* и более редких *Plicatula* и *Ostrea*; встречались также инфаунные *Pleuromya*, *Astarte*, *Thracia*, *Prorokia*, *Corbula*. В раннем келловее в этой обстановке также существовало это же сообщество *Camptonectes*, в которое входили значительно более малочисленные эпифаунные *Ostrea*, *Lima*, *Gryphaea*, **семиинфаунные** *Modiolus*, инфаунные **Myophorella**, *Trigonia*, *Astarte*, *Quenstedtia*, *Myopholas*, *Vaugonia*. То же сообщество *Camptonectes* располагалось на **песчано-глинистых** грунтах открытого шельфа в позднем келловее - раннем Оксфорде (рис. I.2.43); в это время в сообщество входили еще многочисленные цементировавшиеся **Alectryonia**, обычными были эпифаунные *Ostrea*, *Gryphaea*, *Meleagrinella*, эпи- или эндобиссусные *Grammatodon*, эндобиссусные *Modiolus*, инфаунные неглубоко зарывавшиеся *Astarte*, *Pronoella*, *Vaugonia*, *Tancredia* и глубоко зарывавшиеся *Pleuromya* и *Pholadomya*, якорные брахиоподы *Kallirhynchia*, фораминиферы *Lenticulina*, *Ammomarginulina*, *Ammobaculites*, *Astacolus* и др., остракоды **Aparchitocythere**, *Cytherella*, более редкие *Monoceratina*, *Cythereis* и др.

Все описанные сообщества состояли в основном из **сестонофагов** различного уровня. Кроме преобладавших двустворок, во всех сообществах встречались иглокожие (морские ежи, морские звезды, голотурии, **офиуриды**), брахиоподы (ринхонеллиды *Kallirhynchia*, теребратулиды, *Lingula*), **серпулиды**, мшанки, фораминиферы, остракоды, местами гастроподы, одиночные кораллы. Обычными были следы **инфаунных** сестонофагов и/или **детритофагов** (*Rhizocorallium*, *Thalassinoides*) и детритофагов (*Gyrochorte*, *Teichichnus*, *Chondrites*).

Дальневосточные моря

Моря юга Дальнего Востока относились к Северотихоокеанской провинции Бореально-Атлантической биогеографической подобласти. К ним относились краевое Сихотэ-Алинское и эпиконтинентальное Буреинское моря. В первом из них в начале ранней юры (геттанг и синемюр) в относительно мелководных заливах жили двустворчатые моллюски, относящиеся к эпибентосу - *Otaripia*, *Pseudomytiloides*, *Posidonia*, *Anomia*, а также нектобентосные головоногие. В плинсбахе на глубинах бентос практически отсутствовал, а в прибрежных участках из двустворчатых встречались эпибентосные устрицы, *Oxytoma*, *Chlamys*,

эпибиссусные *Modiolus*, **инфаунные** *Vaugonia*, *Cardinia* и др. В тоарское время море сократилось, на мелководье бентос был обеднен, может быть, из-за влияния вулканизма, так что состоял лишь из мелких *Oxytoma* и *Meleagrinnella*. В ааленское время глубокие части геосинклинального моря были слабо заселены, здесь отмечались лишь представители рода *Mytiloceramus* (эпибиссусные **сестонофаги**), в заливах (Южно-Приморском, **Удском**), в условиях нормальной солёности и довольно высоких температур бентос был богаче: эпибиссусные *Propeamussium*, *Meleagrinnella*, *Oxytoma*, *Arctotis*, *Mytiloceramus*, эпи- и/или **эндобиссусные** *Grammatodon*, цементиовавшиеся *Liostrea*, инфаунные **Trigonia** и *Vaugonia*. В байосе на шельфе широко распространились представители *Mytiloceramus*, в самых прибрежных частях еще также эпибиссусные *Arctotis* и *Aguilerella*. В конце среднего и начале позднеюрского времени **митилоцерамиды** были почти полностью вытеснены с шельфа и господствующее положение перешло к **эпибиссусным** же *Camptonectes*, *Meleagrinnella*, эпи- и/или **эндобиссусным** *Grammatodon* и *Isognomon*, **эндобиссусным** *Modiolus*, **инфаунным** *Bureiomya* и *Tancredia*. В конце юры господство перешло к **эпифаунным** *Buchia*, кроме которых на мелководье жили инфаунные **тригоииды**, *Pleuromya*, *Bureiomya*, *Anisocardia*, **эпифаунные** *Oxytoma*, реже устрицы, **семиинфаунные** *Modiolus*.

В Буреинском море в плинсбахское время на песчаных и гравийных грунтах мелководного шельфа селились эпифаунные **Chlamys**, *Oxytoma*, устрицы, брахиоподы, в тоаре при сильном обмелении на алевроитовых илах жили немногочисленные *Pseudomytiloides*, в среднеюрское время бентос также был обеднен и в основном представлен представителями **эпибиссусных** *Mytiloceramus* и местами - **инфаунных** детритофагов; в конце этого времени отмечалось наличие сероводородного заражения. В позднеюрское время состав бентоса был таков же, как и в других дальневосточных морях.

МОРЯ ТЕТИЧСКОЙ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

Тетическая область охватывала моря юга Европы, севера Африки, юга Средней Азии, юго-восточной Азии (в том числе Приморья), юга Северной Америки, Центральной и Южной Америки.

Наиболее северные районы (Центральная и Восточная Европа, без **бывш.** СССР) относились к Субсредиземноморской провинции и имели много общего с Западноевропейской провинцией **Бореально-Атлантической** подобласти. Моря южных районов Европы и севера Африки входили в Средиземноморскую провинцию. Что касается более восточных районов - Кавказа, Средней Азии, то моря, находившиеся на этих территориях, занимали промежуточное положение между Средиземноморской и Индо-Тихоокеанской провинциями. К последней относились моря юга Приморья, Японии, юга Северной Америки и Южной Америки.

Южногерманские моря

В начале раннеюрского времени в прибрежной зоне на песчаных грунтах с ракушкой жили многочисленные **гастроподы**, а эпифаунные двусторчатые моллюски (*Gyrphaea*) и **брахиоподы** были более редкими так же, как и кораллы; местами отмечались поселения инфаунных *Cardinia*; к инкрустирующим формам относились *Liostrea* и **серпулиды**. Местами в области развития мягких глинистых илов, на которых селились свободно лежавшие *Gyrphaea*, а внутри осадка жили инфаунные детритофаги, сформировавшие **биотурбационные** структуры и следы **Chondrites**, а также ракообразные — сестонофаги, **падаляды** или детритофаги, оставившие следы **Spongeliomorpha**, при эрозии и уплотнении ила состав бентоса изменялся. В возникшем глинистом слое жили инфаунные сестонофаги (*Diplocraterion*, *Spongeliomorpha*). При дальнейшем затвердевании грунта на нем поселялись организмы, приуроченные к твердому дну - сверлильщики *Lithophaga* и

циррипедии и инкрустирующие *Atreta* и устрицы. Мористее на илистых грунтах жили **инфаунные** *Cardinia* и ракообразные, оставившие следы *Thalassinoides*, а также **семиинфаунные** *Modiolus*. Во всех сообществах преобладали сестонофаги (Baird, Fürsich, 1975; Bloos, 1982).

В тоарское время на шельфе периодически возникали анаэробные условия, так как граница бескислородного слоя колебалась в интервале от нескольких см выше поверхности осадка до нескольких см ниже этой поверхности. В последнем случае на илистом дне селились немногие **бентосные** организмы: свободно жившие *Pectinoidea*, прикреплявшиеся к мертвым раковинам (в том числе аммоноидей), их обломкам и опустившимся на дно кускам дерева, **эпибиссусные** "*Posidonia*" (= ? *Bositra*), **иноцерамиды**, беззамковые **брахиоподы**, устрицы, **пликатулиды**, **фораминиферы**, криноидеи *Pentacrinus* и *Seirocrinus*, а также некоторые инфаунные и семиинфаунные двустворки, инфаунные **скафоподы**, черви (ходы). Иноцерамиды (*Pseudomytiloides*) могли формировать **биостромы**, с которыми были связаны разнообразные двустворки, беззамковые брахиоподы и **серпулиды**. Нектобентосные аммоноидеи и рыбы также входили в эти сообщества, питаясь **бентосными** беспозвоночными. В процессе изменения условий и в первую очередь содержания кислорода различные сообщества сменяли друг друга. При умеренном или почти нормальном содержании кислорода было распространено сообщество иноцерамид (*Pseudomytiloides*), которые образовывали гроздевидные скопления; к ним были приурочены различные **эпибентосные** формы; здесь жили также аммоноидеи *Dactyloceras*, по-видимому, питавшиеся **двустворками**. В таких же условиях существовало сообщество аммоноидей, на раковинах которых селились разнообразные **эпибионты**, более **эвриоксибионтные** на участках раковин, обращенных к осадку, и менее толерантные на наружной наиболее возвышающейся над дном поверхности раковин. В это сообщество **нектобентосных** аммоноидей входили и **эпифаунные** иноцерамиды. В условиях умеренной аэрации многочисленные "*Posidonia*" (= ? *Bositra*) жили свободно на субстрате или прикреплялись биссусом к другим **раковинам**, образуя сообщество совместно с беззамковыми брахиоподами, серпулидами и иноцерамидами. При низком содержании кислорода вблизи границы осадок/вода бентос был очень малочислен: редкие свободно лежавшие иноцерамиды, а на раковинах, вероятно, отмерших особей аммоноидей прикреплялись серпулиды, устрицы и (?) иноцерамиды. Возможно, на дне временами развивались водорослевые маты. Таким образом, развитие бентоса было циклическим: при умеренном содержании кислорода раковины, лежавшие на дне, служили субстратом для различных организмов, в частности иноцерамид, устричных, серпулид, а при возникновении анаэробных условий бентосная фауна погибала; затем цикл повторялся (Kauffman, 1978b).

В **позднеюрское** время с среднего Оксфорда застойный режим Южногерманского моря сменился нормальным режимом. На карбонатных (биокластических) грунтах мелководья при сильной гидродинамике в составе бентоса преобладали толстостворчатые эпифаунные *Ostrea*, *Exogyra*, *Pecten*, *Diceras* и **гастроподы** *Nerinea*; многочисленными были водоросли - **дазикладиевые** (*Campbelliella*, *Neoteutloporella*, *Pianella*, *Salpingoporella* и др.) и красные (*Solenopora*, *Thaumatoporella*), реже отмечалось присутствие цианобактерий. Местами на мелководье, на глубинах менее 20 м, на краях карбонатной платформы, на отмерших **водорослево-губковых** биогермах формировались коралловые биостромы и биогермы, которые лишь немного возвышались над окружающим дном. Основание биогермов слагалось плоскими колониями, которые в верхней части сменялись массивными *Microphyllia*, *Stylina*, *Placophyllia* и ветвистыми *Sruptocoenia*. К биогермам приурочены цементированные двустворки *Exogyra* и *Alectryonia*, якорные брахиоподы *Rhynchonella*, гастроподы *Nerinea*, **фораминиферы** *Nodophtalmidium*; на нижней части колоний кораллов и крупных двустворках

селились **серпулиды** и мелкие устрицы. Между биогермами и биостромами на **биокластических** грунтах — криноидеи, морские ежи (**Cidaris**), известковые губки, редкие **нектобентосные** аммоноидеи. В лагунах, ограниченных коралловыми биогермами, на известковых илах существовали водорослевые заросли. На больших глубинах, чем коралловые рифы (несколько десятков до **100–150 м**), формировались **водорослево-губковые** биогермы, достигавшие **20–50 м** в высоту. Основными **каркасообразителями** были кремневые губки Lithistida и Hexactinellida (**Cypellia**, **Cnemidistrum**, **Tremadictyum**), скелеты которых покрывались известковыми корками, вероятно, сформированными **цианобактериями**; с корками чередовались строматолиты, которые образовывались при наименьшем приносе **терригенного** материала и другими формами, чем корки. Водорослевые корки покрывали внешнюю и внутреннюю поверхности **губковых** колоний и являлись связывающим элементом биогермов. На верхней поверхности губок селились **фораминиферы** - агглютинирующие (**Reophax** и др.) и известковые (**Spirulina**, **Paalzowella**, **Lenticulina**), которые жили также на поверхности водорослевых корок и даже на илу. Нижняя поверхность губок была заселена более плотно: здесь жили серпулиды, мшанки (**Berenicea**, **Stomatopora**), двустворки - цементировавшиеся (**Spondylus**, **Plicatula**, **Liostrea**), **эпибиссусные** (**Chlamys**, **Velata**), в свою очередь обраставшие **цианобактериевыми** корками, **фораминиферами**, мшанками, **серпулидами**, **брахиоподы** (**Thecidea**, **Terebratula**, **Lacunosella**, реже **Crania**), редкие криноидеи; отмечались известковые водоросли, а также известковые губки. Из мобильных форм в пределах биогермов встречались немногочисленные **гастроподы**, морские ежи, **остракоды**, нектобентосные аммоноидеи (**Haploceratidae**, **Oppeliidae**, **Perisphinctidae**, **Cardioceratidae**), реже белемноидеи, **инфаунные детритофаги**, оставившие следы **Chondrites**. Между коралловыми и **губковыми** биогермами, на глубинах **20–50 м**, обычно селились двустворчатые моллюски (**Mytilus**, **Lima**, **Stenostreop** и др.), гастроподы, брахиоподы, губки, фораминиферы и морские ежи. На глубине **50 м** и несколько глубже, т.е. на тех же глубинах, что и водорослево-губковые биогермы, на карбонатных или глинисто-карбонатных илах жили тонкостенные двустворки, среди которых преобладали прикреплявшиеся биссусом только на ранней стадии и (?) псевдопланктонные **Posidonia**, **Plagiostoma**, **Lima**, **Aequipecten**, мелкие якорные брахиоподы **Terebratula**, **Lacunosella**, остракоды, криноидеи, морские ежи, кремневые губки, фораминиферы **Lenticulina**, **Lagena**, **Ammodiscus**, **Dentalina** и др., нектобентосные аммоноидеи из семейств **Perisphinctidae**, **Haploceratidae**, **Oppeliidae**, белемноидеи. На еще больших глубинах (более **100 м**) встречались только **аммоноидеи** (**Oppelia**) (**Nitzopoulos**, 1974; **Gwinner**, 1976; **Flügel**, 1979; **Schorr**, **Koch**, 1985; **Gygi**, **Persoz**, 1987; **В. Кузнецов**, 1987, 1988; **Lang**, 1989; **Huber**, **Koch**, 1989; **Pomoni-Papaioannou et al.**, 1989; **Dohmann**, 1991; **Ghiold**, 1991).

Польский бассейн

В позднеюрское время (Оксфорд - кимеридж) на территории Польши существовал **эпиконтинентальный** бассейн, относившийся к Субсредиземноморской провинции, хотя и испытывавший влияние **бореальных** вод на севере (связь через Датский пролив). На мелководном шельфе на глинисто-известковых и песчаных грунтах были распространены сообщества двустворчатых моллюсков - эпибиссусных **Trichites**, **Barbatia**, **Lima**, **Chlamys**, **Argomytilus**, **Camptonectes**, эпи- и/или **семиинфаунных Isognomon**, **семиинфаунных биссусных Modiolus** и **Pinna**, цементировавшихся **Lopha**, **Exogyra**, **Nanogyra**, **Liostrea**, **инфаунных Trigonina**, **Pleuromya**, "**Lucina**" и др., в которые входили брахиоподы **Epithyris**, **Zeilleria**, **Sellithyris**, гастроподы **Ampullina**, **Pleurotomaria**, **Nerinea**, морские ежи **Echinus**, **Cidaris**, криноидеи **Pentacrinus**, **Balanocrinus**, **Millericrinus**, серпулиды, мшанки. При наличии большого количества **дазикладиевых** водорослей (**Goniolina**), росших на глинисто-известковых илах, брахиоподы **Zeilleria**, **Septaliphoria**, **Epithyris**, а также устричные

Лопха и Ехогура и **эпибиссусные** Trichites, Cucullaea и др. прикреплялись к словещам водорослей, а также к раковинам двустворок; реже здесь встречались **инфаунные** Pholadomya и Mactromya; довольно частыми были **гастроподы** Nerinella, Nerinea, Pseudomelania (Dzik, 1979; Malinowska, 1986). Жили здесь и **нектобентосные** аммоноидеи и **белемноидеи**, раковины которых после смерти и погружения на дно обрастали **серпулидами**, мшанками и устрицами (Tarkowski, 1986).

На некоторых участках на известковых илах отмечались поселения крупных плоских устриц рода Deltoideum, которые либо погружались макушкой в осадок, либо свободно лежали на грунте в наклонном положении (**реклайнеры**). Вместе с Deltoideum жили **эпифаунные** Nanogyra, Radulopecten, Arctostrea, крупные Gryphaea, **эпифаунные** или **семиинфаунные** Gervillella (Machalski, 1989).

Местами на песчаных и илисто-песчаных грунтах мелководья в условиях активной гидродинамики формировались коралловые биогермы (банки), слабо возвышавшиеся над дном. Пионерными были представители родов Thamnasteria, **Isastraea**, Fungiastraea, Actinaraea и др., имевшие пластинчатые колонии, позже сменявшиеся субмассивными **Calamophylliopsis**, Fungiastraea, **Microsolena** и другими. Кораллам сопутствовали водоросли Solenopora, двустворки Arctostrea, Dicerias, Plicatula, губки, гастроподы (**неринеиды**), ветвистые гидроидные полипы и мшанки, **брахиоподы** (**Craniscus**, Maorellina, Cherothyris и др.), **серпулиды** (**Glomerula** и др.), морские ежи. Это сообщество сменялось сообществом, в котором господствовали ветвистые кораллы Calamophylliopsis, а несколько позже - Pseudocoenia, Styliina, Meandrophyllia, а затем столбчатые Pseudocoenia и субсферические Comoseris, Latiastrea, Kobyastraea и наконец - Pleurophyllia и **Mitrodentron**. Сопровождавшие формы были немногочисленными и мало разнообразными - мелкие устрицы, известковые губки, инкрустирующие мшанки Verinicea и водоросли Solenopora. Обильными были цианобактерии, формировавшие **онколиты** вокруг полусферических колоний кораллов, гидроидных и соленопор, а также пленки, цементирующие известковый осадок. Местами на пластинчатых и субмассивных Thamnasteria селились Actinaeopsis, имевшие столбчатые и субсферические колонии, тогда как другие кораллы (**Dimorphastraea**, Isoastrea, Thecosmilia) были редкими. В коралловых банках были обычными сверлильщики — **Gastrochaenidae**, Lithophaga, **полихеты** **Tруpanites**, ? губки и инкрустирующие устрицы и серпулиды. В полостях, просверленных сверлильщиками, селились Hiatella, которые и сами могли делать норки. Иногда норки **гастрохенид** (с раковиной внутри) были заняты Hiatella, а затем молодыми Lithophaga. Пустые сверления занимали также серпулиды (Glomerula) и мелкие **шипастые** Plicatula (**Roniewicz**, Roniewicz, 1971; **Roniewicz**, 1984; Pisera, 1987).

Местами известковые или глинисто-известковые **илы** на глубинах не более 15 м становились **литифицированными**, и на разных стадиях превращения мягкого ила в твердый субстрат ("**хардграунд**") состав бентоса был различен. В рыхлых пластинчатых илах (первая стадия) жили инфаунные двустворки, морские ежи, полихеты, **сипункулиды**, **приапулиды**, ракообразные (следы Spongeliomorpha paradoxica=Thalassinoides paradoxicus). В плотном илистом грунте (вторая фаза) жили инфаунные (?) полихеты (**Arenicolites**), ракообразные (Spongeliomorpha suevica = Thalassinoides suevicus), морские ежи, сверлильщики Lithophaga, Gastrochaena, Gastrochaenolites, Труpanites, а на поверхности грунта - цементирующиеся Liostrea, Nanogyra, Ехогура и якорные брахиоподы Zeillera, Epithyris, Septaliphoria. На образовавшемся в **течение** третьей стадии твердом дне были характерны сверлильщики — двустворки, указанные выше, и Труpanites, цементировавшиеся устрицы, прикреплявшиеся ножкой брахиоподы, как и на второй стадии, и цементировавшиеся серпулиды (**Cycloserpula**, **Tetraserpula**, **Dorsoserpula**); наблюдались следы Arenicolites и пластинчатые **строматолитоподобные** структуры (Roniewicz, Roniewicz, 1968; **Gruszczynski**, 1979, 1986).

В раннеюрское время (плинсбах) на территории гор **Баконь** (Венгрия) существовало подводное поднятие с глубинами **100–200 м** и преимущественно твердыми субстратами, на которых жили многочисленные брахиоподы (*Koninckodonta*, *Phymatothyris*, *Linguithyris*, *Securithyris* и др.). двустворчатые моллюски, среди которых преобладали **эпибиссусные** *Pectinidae*, **Entoliidae**, *Limidae*, *Isoarca* (или *Catella*), **бентосные фораминиферы**, реже **гастроподы**, одиночные кораллы; встречались **нектобентосные** аммоноидеи (чаще *Ammonitina*). На склоне этой возвышенности селились брахиоподы (*Linguithyris*, реже другие), криноидеи, губки, т.е. так же, как и на самом плато, преобладали **эпифаунные сестонофаги**. На больших глубинах брахиоподы и двустворки практически отсутствовали, из бентоса здесь присутствовали криноидеи и губки; аммоноидеи относились к *Phylloceratina* и *Lytoceratina* (**Vörös**, 1986).

Позднеюрские коралловые поселения известны по находкам валунов в меловых отложениях Чехословакии. Кораллы относились к *Microsolena* и **Funiastrea**; вместе с ними встречались цементировавшиеся двустворки (**Diceras**, **спондилиты**, *Ostrea*), правильные морские ежи, губки (*Thalamopora*), инкрустирующими были брахиоподы из тецидеидид (*Neothecidella*), **серпулиты** (**Serpula**, **Dorsoserpula**, *Spirorbis*), мшанки и фораминиферы (*Bullopore*, *Lituolidae*). Это сообщество, по-видимому, существовало на глубинах не более 70 м, но не менее 50 м, в затишных условиях. **Эпобионты** колонизировали не только нижнюю поверхность колоний кораллов при их жизни, но и обломки и целые раковины между колониями, в частности нижнюю поверхность створок *Diceras* после отмирания этих моллюсков (**Housá, Nekvasilová**, 1987).

Южнофранцузско-Итальянское море

Территория южной Франции и Италии представляла в юрское время карбонатную платформу края шельфа, занятую мелководным морем. В синемюре в море С-3 Италии в прибрежной зоне на глинистых и известковых илах бентос был представлен якорными брахиоподами, двустворчатыми моллюсками - **эпифаунными** *Atreta*, *Chlamys*, **эндобиссусными** *Modiolus*, **эпи- и/или эндобиссусными** *Cardita*, **гастроподами** (**Pleurotomarioidea**, *Cerithioidea*), криноидеями (*Isocrinus*), фораминиферами — *Triasina*, *Involutina*, *Trocholina*, *Ammodiscus*, **Glomospirella**, **Trochammina**, *Fronicularia* и др. В маршевых или лагунных обстановках на глинистых или глинисто-известковых илах — **эпифаунные** двустворки *Rhaetavicula* и фораминиферы *Fronicularia*. Местами формировались на мелководье биогермы из кораллов **Retiophyllia**, **Microphyllia**, **Thamnasteria**. На подводных приподнятых участках при замедленной или прекращавшейся совсем седиментации происходила постепенная литификация осадков и образование **хардграунда**. Вначале в незатвердевшем илу жили ракообразные - сестонофаги, оставившие следы **Spongiomorpha**, затем в затвердевшем осадке появлялись сверления типа **Tryanites**, *Gastrochaenolites*, и, **вероятно**, *Lithohaga*; на грунте селились фораминиферы *Involutina*, *Fronicularia*, *Ammodiscus*, **остракоды**, **гастроподы**, иглокожие, в осадке - **инфаунные** организмы. На твердом дне - сверления и инкрустирующие фораминиферы, а также *Isocrinus*, мобильные морские ежи и **гастроподы** *Promathilda*. В более глубоководных условиях при низкой гидродинамике, на глинистых илах обычно были поселения губок и криноидеи; здесь же жили нектобентосные белемноидеи **Nannobelus** (**Lualdi**, 1986).

В тоарское время на мелководном шельфе Прованса и северо-западе Сардинии на известковых илах существовали инкрустирующие цианобактерии, многочисленные двустворки (*Pectinidae*, *Limidae*, *Trigonia*), известковые губки (*Peronidella*, *Eusiphonella*, *Blastinia*), мшанки, кораллы (*Discocyathus*, *Epismiliopsis*), брахиоподы (*Terebratula*), **гастроподы** (**Pleurotomaria**), морские ежи (*Rhabdocidaris*, *Collyrites*),

криноидеи, **фораминиферы (Nubecularia), аннелиды**; встречались **нектобентосные белемноидеи** и аммоноидеи. На глубинах из бентоса жили только немногочисленные **инфаунные двустворки (Arnaud, Monleau, 1986)**.

В некоторых участках открытого шельфа (Южные **Аппенины**) были развиты органогенные постройки из кораллов, гидрозой, **хететид**, в которых большую роль играли известковые водоросли (Caulerxia, **Palaeodasycladus, Solenopora**), встречались фораминиферы (Biokovina, Orbitopsella, Involutina, Lituosepta и др.), иглокожие, **гастроподы (Chiocchini, 1987)**.

В среднеюрское время в районе Южной Франции в прибрежных лагунах существовали сообщества, состав которых зависел от солёности: в олиго-мезогалинных условиях преобладали сообщества **Eomiodon**, Murgene, **Neomiodon**, Neomiodon - Placunopsis, в **мезогалинных** - до низов брахигалинной **обстановках** - сообщество **Placunopsis**, в **брахигалинных** условиях ядро сообществ состояло из Protocardia, Ostrea, **Bakevellia**; при нормально морской солёности были характерны Pholadomya и Ceratomya, а в **гипергалинных** лагунах преобладали Murgene (**Fürsich et al., 1995**). Для прибрежных участков были характерны также гастроподы и **остракоды**.

На карбонатной платформе района Юго-Восточной Франции в байосе на известковых илах жили инфаунные двустворки Pholadomya, губки, **брахиоподы** Sumatrorhynchia, морские ежи Hemipedina, многочисленные остракоды Bairdia, **Pontocyprella**, Cytherella, фораминиферы **Lenticulina, Marginulina**, Involutina, Nubecularia и др., либо были развиты поселения губок, с которыми могли ассоциировать либо многочисленные гастроподы Pseudomelania, обычные были фораминиферы Nubecularia и двустворки **Camptonectes**, реже Chlamys и Anomia, встречались нектобентосные аммоноидеи и белемноидеи, либо обильные Nubecularia, умеренно частые **Serpula**, двустворки Trichites, редкие мшанки. На возвышениях дна, на умеренной глубине (не более нескольких десятков м), при слабой гидродинамике формировались коралловые постройки; кораллы были представлены родами Isoastraea, Dendrastraea, Thamasteriidae gen. **indet.**, Stephanastraea, ? Stylosmilia, локально многочисленны были **Thecosmilia**, остальные - значительно более редкие. На биогермах и биостромах селились **серпулиды** Serpula, двустворки-сверлильщики **Lithophaga**, **эпибиссусные Chlamys, Plagiostoma**, Trichites, цементировавшиеся Lophia, Liostrea, реже Plicatula и др., губки - кремневые и кальци-спонгии, брахиоподы Moorellina, **Monsardithyris**, Sumatrorhynchia, Rhynchonella и др. более редкие мшанки Plagioecia, места обильные Mespouesia, склероспонгии Neurgora, криноидеи - Isocrinus, **Pentacrinus**, фораминиферы - Nubecularia, более редкие Lenticulina, **Nodosariidae** и др.; много было мобильных форм - гастроподы Nerinea, Ataphras, более редкие Amberleya, Rissoina, Pseudomelania, морские ежи - **Paracidaris, Balanocidaris** и др., **офиуры**, остракоды - Bairdia, Pontocyprella, Cytherella, редкие Decapoda и нектобентосные аммоноидеи, белемноидеи и рыбы.

Субстратом для построек служили отмершие колонии кораллов и уплотнённый известковый ил. На внешней поверхности живых колоний обычными были морские ежи, а на внутренней поверхности - серпулиды, мшанки, известковые **фаретронные** губки, брахиоподы - **тецидеиды** и мелкие якорные, Nubecularia, сверлящие литофаги, губки, черви; на отмерших колониях внутренняя поверхность заселена теми же организмами, что и у живых форм, а на наружной поверхности жили эпибиссусные двустворки Chlamys, цементировавшиеся устрицы, **серпулы**, Nubecularia, крупные якорные брахиоподы, сверлящие литофаги, формировались строматолиты. В межрифовых участках жили **эпифаунные**, реже инфаунные (Pholadomya) двустворки, брахиоподы, криноидеи, морские ежи, гастроподы, иногда отдельные кораллы (**Hallam, 1975b; Lathuilière, 1982**).

В других участках платформы (бат, Прованс, Сардиния) в состав рифов, кроме колониальных кораллов, входили одиночные Montlivaltia, **Chomatoseris**, цианобактерии, известковые **водоросли-дазикладиевые**, известковые губки Peronidella,

мшанки *Heteropora*, крупные **фораминиферы**; здесь также жили **брахиоподы** (*Arcetheyris*, **Pseudotubithyris**, **Eudesia**), двустворчатые моллюски (*Trichites*, *Lima*, **Aequipecten**, **Chlamys**, **Lopha**, **Modiolus**, **Trigonia**), **гастроподы** (**Nerinella**, **Pictavia**), морские ежи, **криноидеи**, а также **нектобентосные** головоногие моллюски и рыбы (**Arnaud**, **Monleau**, 1986).

На более открытом шельфе, где гидродинамика была более сильной, а глубины близки к тем, на которых формировались коралловые биогермы и **биостромы**, часто возникали поселения криноидеи **Isocrinus** или также и **Pentacrinus**, реже **Balanocrinus**; из **двустворок** местами были очень многочисленны мелкие устрицы - **Lopha** и **Liostraea**, к которым могли присоединяться также **эпифаунные** **Stenostreon**, **Trichites**, **Plagiostoma**, **Camptonectes**, **Anomia**, реже **инфаунные** **Eriphyla**; из других групп обычными были морские ежи **Paracidaris**, **серпулиды** **Serpula**, фораминиферы **Nubecularia**, реже **Nodosariidae**, **Miliolidae**, брахиоподы **Суматорхynchia**, более редкие **Kallyrhynchia** и др., мшанки **Mecinoecia**, **?Mutlisparsa**, **Cerioscava** и др., гастроподы, нектобентосные белемнойдеи и **наутилоидеи** (**Bourbon et al.**, 1980; **Lathuilière**, 1982).

На глубинах **50–60 м** на среднем и внешнем шельфе **биогермные** постройки часто формировались кремнистыми губками (**Leinfelder et al.**, 1994).

Местами вследствие литификации известковых илов возникла фация **хардграунда**, для которой были характерны сверлильщики и инкрустирующие организмы - устрицы и серпулиды (**Purser**, 1969).

На глинистых илах ("**посидониевые** сланцы"), возможно, в условиях дефицита кислорода жили мелкие тонкостенные двустворки - **Bositra** и **Lentillina**, которые принадлежали либо к **псевдоплантонным**, либо к **бентосным сестонофагам**.

Сходное распределение **бентосных** сообществ было и в позднеюрское время. Особенно подробно описаны биогермные постройки Оксфорда и **кимериджа** (юго-восточная Франция). В Оксфорде на карбонатной платформе открытого шельфа на глубине нескольких десятков м, в условиях невысокой гидродинамики, вблизи нижней границы фотической зоны формировались "**водорослево**"-губковые биогермы, основной каркас которых был построен **цианобактериями**, развивавшимися на поверхности отмерших губок в **виде** корок. Губки были представлены кремневыми **Craticularia**, **Stauroderma**, **Tremadictyon**, **Porospongia**, **Chemnidiastrum**, **Platychonia** и др. Внешняя поверхность губок была покрыта известковыми **цианобактериальными (строматолитовыми)** корками, содержащими инкрустирующие фораминиферы **Nubeculinella**; здесь же отмечались сверления **Lithophaga**. На нижней стороне губок как при их жизни, так и после отмирания, селились эпифаунные организмы: серпулиды, мшанки (**Plagioecia**, **Cerioscava**, **Microecia**, реже **Stomatopora** и некоторые другие), **склероспонгии** **Neuropora**, брахиоподы **Rioulina** из тецидеид, реже **известковые** губки и двустворки, в том числе устрицы. **Эпibiонты** могли селиться не только на губках, но и друг на друге: мшанки **Cerioscava** и др. - на **серпулидах** и т.д. Между биогермами жили фораминиферы **Lenticulina**, **Spirillina**, **Vaginulina**, **Dentalina** и др., часто встречались прикреплявшиеся **Opthalmidium**, **остракоды** **Polyscope**, **Cytherella**, **Monoceratina** и др. более редкие, серпулиды, склероспонгии **Neuropora**, мшанки, брахиоподы **Zeilleria**, **Terebratula**, **Trigonellina**, реже **Terebratella**, двустворки **Pholadomya**, редкие гастроподы, морские ежи (**цидариды**), криноидеи (**Ариocrinus**, **Eugeniocrinites**), морские звезды, **офиуры**, голотурии, ракообразные, отмечались норы (?) червей, встречались нектобентосные аммоноидеи (**Gaillard**, 1971; **Bemier**, **Gaillard**, 1980).

В **кимеридже** в более мелководных участках карбонатной платформы, ближе к берегу, был сформирован барьер из коралловых рифов, за которым располагался внутренний шельф. Биогермные постройки достигали **50–60 м** высоты и состояли из ветвистых **Thecosmilia**, **Calamophylliopsis**, **Amphiastraea**, с которыми вместе

встречались массивные *Latiastrea*, *Meandrophyllia*, *Latiphyllia*, *Cryptocoenia*, *Microsolena* и др. и одиночные *Epistreptophyllum*. К рифам были приурочены дигератиды *Diceras* и *Heterodiceras*, брахиоподы, морские ежи *Acrocidaris*, гастроподы *Nerinea* и *Discotectus*, много **дазикладиевых** водорослей *Salpingoporella* и *Petrascula*. Местами было много известковых губок и криноидеи. Гидродинамика в районе формирования рифов была умеренной (Bernier, Gaillard, 1980; Alonso et al., 1986/87; Fursich, Werner, 1991).

Что касается аммоноидей, то представители *Ammonitina*, по всей вероятности, жили на мелководье у дна, их раковины обрастали водорослевой пленкой, которой питались морские ежи и губки, соскабливавшие пленку с отмерших особей. Эпибионты (криноидеи, спирорбиды) селились на раковинах как живых, так и мертвых аммонитин. **Филлоцератины** и **литоцератины**, по-видимому, плавали над большими глубинами, и их раковины обрастали только после их смерти (Nicosia, 1986). В более глубоководных обстановках возникали постройки из губок (Krautter von, 1990).

Следует еще указать интересный пример псевдобиогермов, генезис которых связан с участками просачивания холодных карбонатных флюидов. Такие **псевдобиогермы** формировались в позднеюрском море Ю-В Франции и были описаны как биогермы, построенные губками. В этих карбонатных телах заключены губки, **бентосные** и планктонные **фораминиферы**, гастроподы, голотурии, криноидеи, **серпулы**, **декаподы**, брахиоподы и многочисленные крупные **инфаунные** двустворки (? *Lucinidae*), питание которых было обусловлено процессами бактериального хемосинтеза (Gaillard, Rolin, 1986; Rolin et al., 1990; Gaillard et al., 1992).

Лузитанский бассейн (Португалия)

Лузитанский бассейн представлял собой краевой бассейн **Прото-Атлантики**, но был отделен от океана серией подводных поднятий или островов. В раннеюрское время глубина его не превышала 100 м, соленость была нормальной. На илах наиболее глубоководной части жили немногие брахиоподы, **нектобентосные** аммоноидеи, бесскелетные **инфаунные** животные, оставившие следы *Zoophicos*. На мелководье на известковых илах, обычно **биотурбированных**, существовало сообщество *Gryphaea* - *Pholadomya*, т.е. свободно лежавших и глубоко зарывавшихся двустворок; кроме них здесь жили **эпибиссусные** двустворки *Entolium* и *Pseudopecten* и якорные брахиоподы *Lobothyris*, *Tetrarhynchia*, *Zeilleria*, многочисленными были оставившие следы *Diplocraterion* и *Thalassinoides*, бесскелетные инфаунные **сестонофаги** и **детритофаги**; реже отмечались *Rhizocorallium*.

В местах медленного осадконакопления происходили затверждение и цементация известковых илов и образовывалось твердое дно, на котором селились сверлильщики и обрастающие - **серпулиды**, устрицы, *Plicatula*.

В прибрежных лагунах, при отклонявшейся от нормальной солености, сообщества были обеднены, обычно здесь селились цементирувавшиеся *Liostrea*, немногие инфаунные двустворки (*Seratomya* и др.) и гастроподы (Hallam, 1971b).

Особенно подробно были изучены позднеюрские сообщества этого бассейна (Fursich et al., 1980; Fursich, 1981, 1993; Fursich, Werner, 1984, 1986; Werner, 1986; Leinfelder, 1992), среди которых выделены сообщества бассейна, карбонатной платформы, различных **обстановок** прибрежного мелководья, в том числе заливов с нормальной соленостью, дельты, лагун с отклонявшейся от нормальной соленостью. В наиболее глубоководной части бассейна на **терригенных** грунтах бентос был обеднен — немногие двустворки (эпибиссусные *Aulocomyella* и др.) и нектобентосные головоногие. На карбонатной платформе в условиях нормальной солености на различных **глубинах** и при различной степени гидродинамики были развиты разные сообщества, в состав которых входили кораллы, гидрозои,

двустворчатые и брюхоногие моллюски, морские ежи, а также известковые водоросли. В спокойной обстановке на уплотненных, стабильных тонкозернистых известковых песках и илах часто возникали коралловые луга из ветвистых, реже массивных *Actinastraea*, *Calamophylliopsis*, *Stylina*, *Calamoseris*, *Axosmilia*, *Dermosmilia*, *Thecosmilia*, *Isastraea* и др., рядом с кораллами селились строматопороидеи *Stromatoporina*. Отмершие кораллы образовывали **биостромы**. Живые и отмершие кораллы обрастали серпулидами, мшанками *Plagioecia*, **брахиоподами** из тецидеид, цементирувавшимися двустворками; скелет кораллов был исверлен *Lithophaga*. Здесь же селились **эпибиссусные** *Arcomytilus* и морские ежи *Pseudocidaris*. Преобладали **эпифаунные** сестонофаги и миксофаги (кораллы). В близких условиях уплотненных стабильных грунтов защищенного шельфа или морских заливов "луга" были образованы как кораллами *Comophyllia*, реже *Axosmilia*, *Stylina*, *Meandrea*, так и известковыми губками ***Elasmotoma***, ***Corynella***, ***Eudea***, кроме них здесь селились цементирувавшиеся *Praeexoguga*, *Lopha*, тецидеидные брахиоподы, криноидеи *Millecrinus*, **серпулиды**, инкрустирующие мшанки, якорные брахиоподы - ринхонеллиды, морские ежи - цидароиды. Губки обычно несли оброет из цианобактерий. Преобладали эпифаунные сестонофаги и миксофаги (кораллы).

На мягких **известково-глинистых** и глинистых илах при низкой гидродинамике и нормальной или близкой к нормальной солености господствовали **инфаунные** двустворки — сестонофаги ***Laternula*** и детритофаги *Palaeonucula*, другие здесь были немногочисленными - инфаунные, ***Corbolomima***, эпифаунные мелкие *Arcomytilus*, *Camptonectes*, *Liostrea*, *Nanogyra*, **семиинфаунные** *Modiolus*, **фораминиферы** *Lituidae*, **остракоды**. При преобладании *Palaeonucula* с ними встречались инфаунные сестонофаги *Protocardia*, *Nicaniella*, более редкие ***Corbulomima*** и *Jurassicorbula*, семиинфаунные ***Inoperma***, мелкие эпифаунные ? растительноядные **гастроподы**. В обоих сообществах детритофаги и сестонофаги играли близкую роль, преобладали инфаунные формы.

В спокойных условиях защищенных участков мелководного шельфа (глубины менее 20 м) и заливов, обычно при нормальной солености на известковых илах с ракушей были **рапространены** сообщества с преобладанием **эпифаунных** видов — **эпибиссусных** *Arcomytilus*, цементирувавшихся ***Nanogyra***, *Liostrea*, *Lopha*, а также **эндобиссусных** *Trichites* и *Stegoconcha* и **инфаунных** *Protocardia* и *Corbulomima*. В сообществе *Arcomytilus* - *Protocardia* входили еще цементирувавшиеся *Praeexoguga* и *Nanogyra*, эпибиссусные *Camptonectes*, семиинфаунные *Trichites*, инфаунные *Myopholas* и *Mactromya* и гастроподы *Ampullina* и ***Harpagodus***. В сообществах *Trichites* — *Nanogyra* и *Trichites* — *Liostrea* отмечались еще эпибиссусные *Bakevelliidae*, *Arcomytilus*, реже *Eopecten*, *Camptonectes*, *Pteroperma* и др., свободно лежавшие устрицы, цементирувавшиеся *Praeexoguga*, *Plicatula*, зарывавшиеся *Thracia*, *Ceratomya* и др., обрастатели *Serpula*; здесь же селились редкие кораллы *Actinastraea*, *Dermosmilia*, строматопороидеи *Stromatoporina*; встречались морские звезды и гастроподы. На крупных раковинах *Trichites* обычно прикреплялись цементирувавшиеся двустворки, особенно *Nanogyra*, серпулиды, мшанки, а сверлильщики *Lithophaga* образовывали сверления. В сообществе *Stegoconcha* - *Lopha* отмечались еще немногочисленные семиинфаунные *Inoperma*, инфаунные *Ceratomya* и гастроподы - (?) растительноядные эпифаунные ? *Neritoma*. Все эти сообщества в основном состояли из сестонофагов как **семиинфаунных**, так и эпифаунных; инфауна имела небольшое значение. Семиинфаунные формы обычно служили субстратом для прикреплявшихся **цементно** видов.

В условиях умеренной гидродинамики, при нормальной солености на тонкопесчаных стабильных грунтах были обычны сообщества *Pteroperma* - *Placophyllia*, *Modiolus* и *Bakevelliidae*. В первом из них преобладали эпибиссусные *Pteroperma* и эпифаунные кораллы *Placophyllia*, характерными были эпибиссусные *Arcomytilus*,

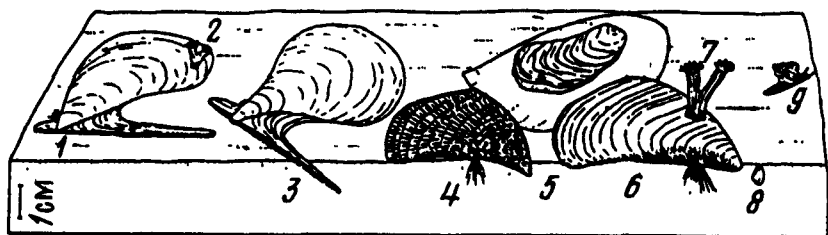


Рис. 1.2.44. Реконструкция трофического ядра сообщества Pteroperna - Placophyllia мелководного шельфа позднеюрского Лузитанского бассейна (Fürsich, Werner, 1986, рис. 5)

1 яз - Pteroperna; 2 - Placophyllia; 4 - Arcomytilus; 5 - Praeexogyra; 6 - Modiolus; 7 - Calamophyllia; 8 - Corbulomima; 9 - Metriomphalus

эндобиссусные Modiolus, цементировавшиеся Exogyra и Liostrea, кораллы Calamophyllia, инфаунные двустворки Corbulomima, эпифаунные (?) растительноядные гастроподы Metriomphalus, а также другие более редкие двустворки, гастроподы, кораллы, мшанки, губки, морские ежи, серпулиды (рис. 1. 2.44). В состав сообщества Modiolus входили, кроме руководящего семиинфаунного вида, другой - эпибиссусный вид этого же рода, цементировавшиеся Praeexogyra и Nanogyra, кораллы Comoseris, гастроподы из Ampullinidae; много следов Rhizocorallium и Thalassinoides. В обоих сообществах основную роль играли эпифаунные сестонофаги. Состав третьего сообщества будет рассмотрен позже.

Местами на границе мелководной и более глубоководной частей платформы формировалась полоса рифов, построенных кораллами Calamophylliopsis, Microsolena, Latusastrea, Stylosmilia, Styliana, Ovalastrea, Pseudocoenia и другими. Кораллы обрастали микробными корками и Tubiphytes; цементаторами были Tubiphytes, Lithocodium, Vacinella, инкрустирующие фораминиферы, мшанки. Большие площади рифовой зоны были заняты микробно-пелоидальными корками, которые местами были просверлены литофагами; здесь же селились инкрустирующие и целобийонтные фораминиферы (Bulloroga, нубекулярииды, Placopsilina, Koskinobullina), мшанки, микропроблематики. К рифолюбам принадлежали гастроподы-неринеиды Scurtoplocus и Ampullinidae и двустворки - крупные мегалодонтиды. В области тылового рифа жили фораминиферы (Labyrinthina, Pseudocyclamina, милиолиды и др.), неринеиды, росли дазикладиевые водоросли, из микроорганизмов характерными были Vacinella, а также цианобактерии, формировавшие корки.

На прибрежном мелководье при высокой гидродинамике и колеблющейся солености на песчаных и известковых грунтах господствовали гастроподы - неринеиды - Valanginella, Trochaliopsis, Multiptyxis, Aptyxiella, Nerinea и др., относившиеся к вагильным сестонофагам или детритофагам. Иногда здесь же встречались цементировавшиеся Nanogyra. В других участках прибрежного мелководья, где соленость несколько колебалась, отмечалось сообщество семиинфаунных Wakevelliidae и цементировавшихся Plicatula, которое иногда отмечалось и в районе проделты. На прибрежном мелководье при нормальной солености, реже в заливах, существовало сообщество кораллов Epistreptophyllum и гастропод Ampullina (?растительноядные эпифаунные), в которое входили также различные двустворки - эпифаунные Nanogyra, Praeexogyra, Pteroperna, Arcomytilus, инфаунные Corbulomima и Ceratomya и другие более редкие двустворки, а также мшанки, морские ежи и фораминиферы.

На отмелях, отделявших лагуны, жили бескелетные инфаунные сестонофаги, оставившие следы Orphiomorpha и Diplocraterion. Что касается лагун, то для них были характерны богатые, но мало разнообразные сообщества двустворчатых и

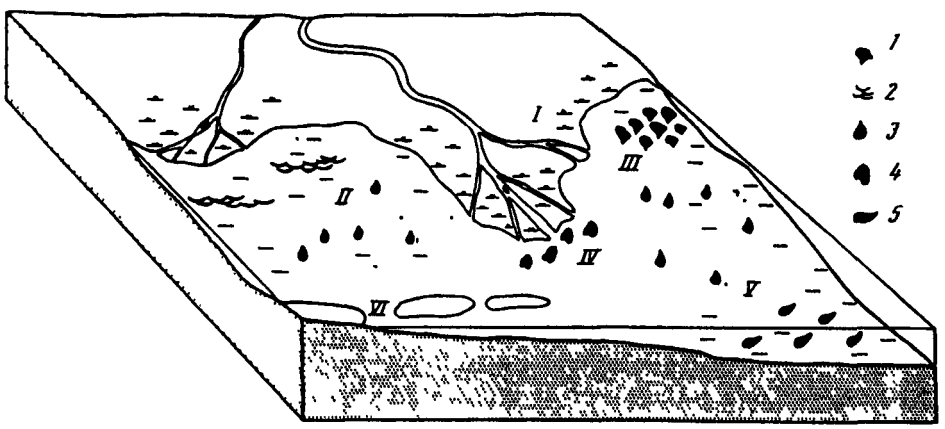


Рис. I.2.45. Распределение бентосных сообществ в прибрежной части позднеюрского Лузитанского бассейна (Fürsich, 1981, рис 16)

/ - лагуна, // - солонатоводная лагуна, /// - солонатоводный залив, IV - пески фронта дельты, V - продельта, VI - барьерные острова
 Сообщества 1 - Isognomon, 2 - Praeexogyra - Nanogyra, 3 - Jurassicorbula, 4 - Eomodon, 5 - Mesosaccella - Corbulomima

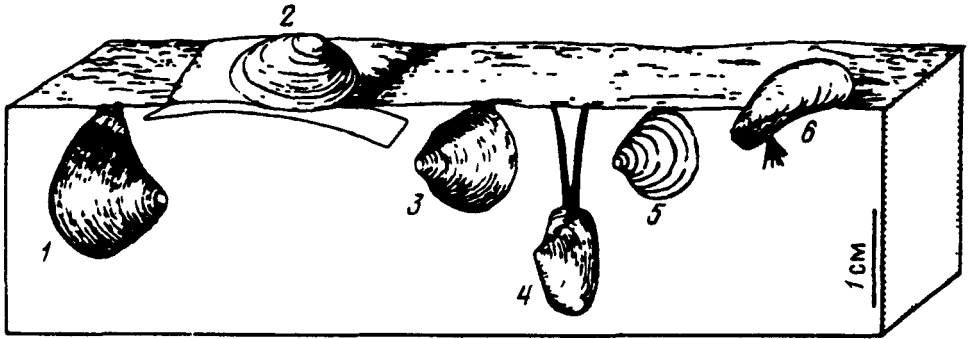


Рис. I.2.46. Реконструкция трофического ядра сообщества Jurassicorbula опресненных лагун позднеюрского Лузитанского бассейна (Fürsich, 1981, рис 5). См 3 на рис. I 2 45

1 - Jurassicorbula, 2 - Placunopsis, 3 - Protocardia, 4 - Thracia, 5 - Nicanella, 6 - Modiolus

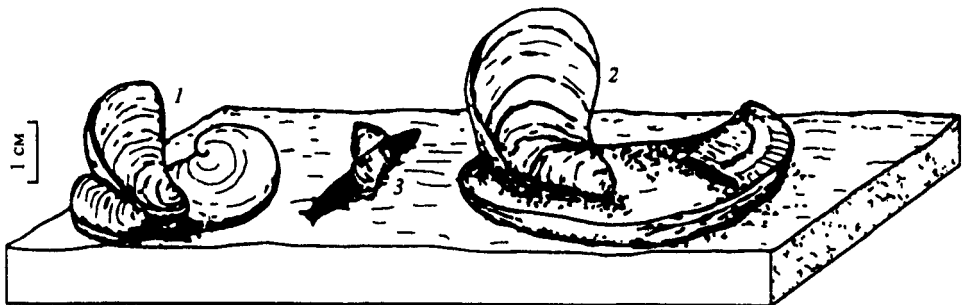


Рис. I.2.47. Реконструкция трофического ядра сообщества Praeexogyra - Nanogyra опресненных лагун позднеюрского Лузитанского бассейна (Fürsich, 1981, рис 9)

/ - Nanogyra, 2 - Praeexogyra, 3 - "Trochus"

брюхоногих моллюсков и бесскелетных форм, оставивших следы *Thalassinoides*, *Planolites*, реже - *Rhizocorallium* (ракообразные и черви). Для солонатоводных лагун были характерны сообщества, в которых преобладали **семиинфаунные биссусные** *Isognomon* (рис. I. 2.45) вместе с цементируемыми **Праеехоуга**, *Anomia*, *Nanogyra*, **инфаунными** *Eomiodon*, кроме которых в состав сообществ входили цементирувавшиеся *Placunopsis*, семиинфаунные биссусные *Modiolus*, **эпибиссусные** *Arcomytilus*, **Птеропера**, *Lycettia*, **инфаунные** *Myophorella*, **гастроподы** (*Delphinula*, **цериттиды**), кораллы (*Axosmia* и *Connectastraea*), морские ежи (*Pseudocidaris*). Преобладали цементирувавшиеся сестонофаги, которые селились на живых и отмерших *Isognomon*, образующих банки на известковом илу или тонкозернистых песках. Другая группа сообществ опресненных лагун включала главным образом **инфаунных** двустворок *Jurassicorbula* (рис. I.2.45 и I.2.46), *Eomiodon* и **Myrene**, живших на мягких грунтах. Кроме них в сообщества входили инфаунные *Protocardia*, *Nicaniella*, **Thracia** (глубоко зарывавшиеся), *Myopholas* и др. более редкие, **эпифаунные** *Anomia*, *Nanogyra*, *Præeexogyra*, *Placunopsis*, *Pteropera*, *Liostrea*, семиинфаунные *Modiolus*, *Isognomon*, **гастроподы** - растительноядные и/или детритофаги (цериттиды, *Acteonina*), серпулиды, морские ежи (*Pseudocidaris*), **брахиоподы** (*Lingula*).

В отдельных участках лагун формировались устричные банки ("пятнистые рифы") из *Præeexogyra* и *Nanogyra* (рис. I.2.45 и I.2.47); к этим банкам были приурочены эпифаунные *Placunopsis*, *Arcomytilus*, *Trichites*, семиинфаунные *Isognomon*, сверлильщики *Lithophaga*, серпулиды, морские ежи *Pseudocidaris*. Более редкими были сообщества *Nicaniella* - *Protocardia* и *Protocardia* - *Corbulomima*, в которых, кроме характерных инфаунных сестонофагов (*Nicaniella*, *Protocardia*, *Corbulomima*), присутствовали редкие эпифаунные сестонофаги (*Anomia*, *Pseudolimea*, *Placunopsis*), инфаунные детритофаги (*Mesosaccella*, *Palæonucula*) и (?) растительноядные эпифаунные **гастроподы** (*Procerithium*, *Ampullina*). Наиболее опресненные условия выдерживали виды сообщества **эпифаунных** сестонофагов *Lycettia*—*Anomia*.

В лагунах с повышенной соленостью были развиты сообщества *Isognomon* - *Lopha* и *Trichites* — *Lopha*, руководящие виды которых относились к **семиинфаунным биссусным** (*Isognomon*), **эпибиссусным** (*Trichites*) и цементирувавшимся (*Lopha*) **сестонофагам**. Здесь жили также эпибиссусные *Camptonectes* и *Arcomytilus*, цементирувавшиеся *Nanogyra* и **люциниды**? *Discomiltha* (инфаунные сестонофаги с вводной трубкой), а также **гастроподы** - **неринеиды**, **брахиоподы** - **теребратулиды**, гидрозои и морские ежи — **цидароиды**. Соленость была от 30 до 40‰.

В районах впадения крупных рек на песках фронта дельты располагались сообщества *Eomiodon* (с *Nanogyra* и **цериттидами**), *Thracia* (с *Corbulomima* и *Nicaniella*) и *Placunopsis* - *Lycettia*; часто наблюдались следы *Thalassinoides* и *Planolites*. В районе **продельты**, где соленость была несколько пониженной, обычны были представители семейства **Bakevelliidae** (эпибиссусные), вместе с которыми жили **эндобиссусные** *Isognomon* (иногда столь же многочисленные), эпибиссусные *Arcomytilus*, реже — цементирувавшиеся **Ехоуга**, инфаунные *Myophorella*, иногда *Nicaniella*, **гастроподы** **Nerinea**, реже *Ampullina*, кораллы *Ovalastrea* и другие более редкие представители этих же групп (рис. I.2.48).

Местами в этой же обстановке к бакевеллидам присоединялись цементирувавшиеся *Plicatula*, *Nanogyra*, *Liostrea* и другие редко встречающиеся двустворки, **гастроподы**, кораллы, морские ежи, мшанки, серпулиды. При пониженной солености, на тонкозернистых грунтах существовали сообщества *Thracia* - *Corbulomima*, *Jurassicorbula* и *Mesosaccella* - *Protocardia*. В состав первого из них, кроме относившихся к **инфаунным** сестонофагам руководящих форм, входили принадлежавшие к этой же экологической группировке *Protocardia* и *Jurassicorbula*, а также

Рис. 1.2.48. Реконструкция трофического ядра сообщества баквеллид участков продельты с пониженной соленостью позднеюрского Лузитанского бассейна (Fürsich, Werner, 1986, рис. 8)

/ - *Bakevellidae* gen. indet.; 2 - *Isognomon*; 3 - *Nerinea*; 4 - *Myophorella*; 5 - *Arcomytilus*; 6 - *Ovalastrea*

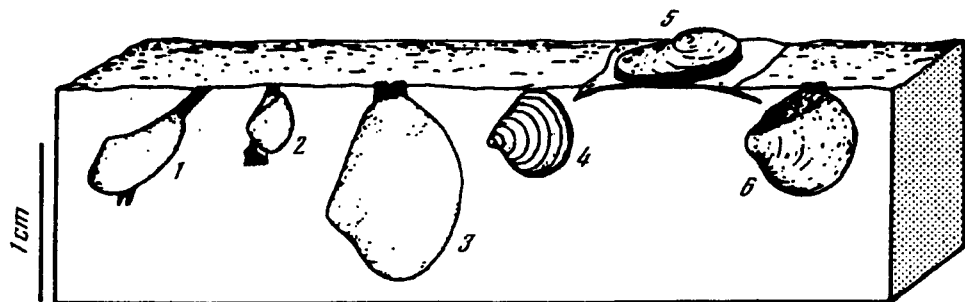
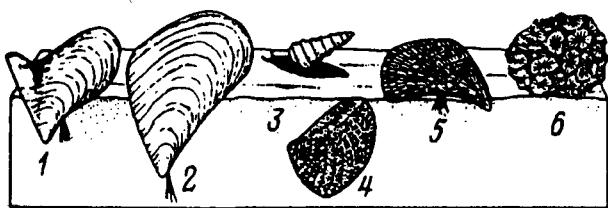


Рис. 1.2.49. Реконструкция трофического ядра сообщества *Mesosaccella* - *Corbulomima* участков продельты позднеюрского Лузитанского бассейна (Fürsich, 1981, рис. 3). См. 5 на рис. 1.2.45

1 - *Mesosaccella*; 2 - *Corbulomima*; 3 - *Isocyprina*; 4 - *Nicaniella*; 5 - *Nanogyra*; 6 - *Protocardia*

немногочисленные **инфаунные детритофаги** *Mesosaccella* и **эпифаунные арциды**. Кроме других, более редких **двустворок**, здесь встречались **фораминиферы** и **остракоды**. Второе сообщество было, как указывалось выше, распространено и в **солонатоводных лагунах** (см. рис. 1.2.45 и 1.2.46). Оно состояло из **инфаунных** (*Jurassicorbula*, *Protocardia*, *Thracia*, *Nicaniella*), **семиинфаунных** (*Modiolus*) и **цементи-ровавшихся** (*Placunopsis*) **сестонофагов**; остальные компоненты имели меньшее значение: эпифаунные *Nanogyra*, *Pteroperna*, *Camptonectes*, инфаунные *Eomiodon*, *Myopholas* и др. малочисленные и редкие **двустворки**, **гастроподы** (**церитииды**, *Actaeonina*), **серпулиды**, морские ежи (*Pseudocidaris*), **остракоды**, **брахиоподы** (*Lingula*). В сообщество *Mesosaccella* - *Protocardia* входили также *Corbulomima*, *Isocyprina*, *Inoperna* и другие более редкие **двустворки**, а также **фораминиферы** и **остракоды**. В некоторых участках продельты отмечалось сообщество *Lycettia* - *Arcomytilus*, в трофическое ядро которого, кроме руководящих **эпифаунных сестонофагов**, входили эпифаунные же *Placunopsis*, **семиинфаунные** *Modiolus* и инфаунные **детритофаги** *Mesosaccella* и более редкие другие **двустворки**, а также **гастроподы**, **серпулиды**, **фораминиферы**, **остракоды**, морские ежи.

В наибольшем отдалении от фронта дельты, но еще в пределах продельты на глинистых и **известково-глинистых** илах, при почти нормальной солености располагалось сообщество *Mesosaccella* - *Corbulomima* (рис. 1.2.49, а также 1.2.45), в котором руководящие виды относились к **инфаунным** **детритофагам** (*Mesosaccella*) и **сестонофагам** (*Corbulomima*); к характерным формам принадлежали инфаунные **сестонофаги** *Protocardia*, *Nicaniella*, *Isocyprina* (подрод *Venericyprina*), более редкие *Jurassicorbula*, *Thracia*, *Myophorella*; встречались эпифаунные *Anomia*, *Nanogyra*, *Placunopsis*, *Camptonectes*, **семиинфаунные** *Pteroperna* и *Modiolus*. Многочисленными были следы инфаунных **детритофагов** и **сестонофагов**, ракообразных и ? червей: *Thalassinoides*, *Rhizocorallium*, *Planolites*, *Cylindrichnus*; местами было много **фораминифер**, среди которых преобладали *Lituolidae* и **остракоды**.

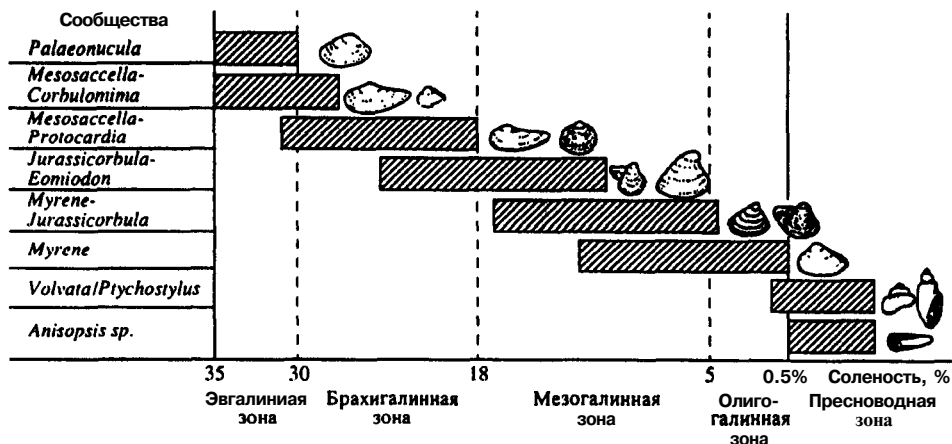


Рис. 1.2.50. Зонирование сообществ мягких грунтов по отношению к солёности в прибрежных участках и на открытом шельфе позднеюрского Лузитанского бассейна (Fürsich, Werner, 1986, рис. 15)

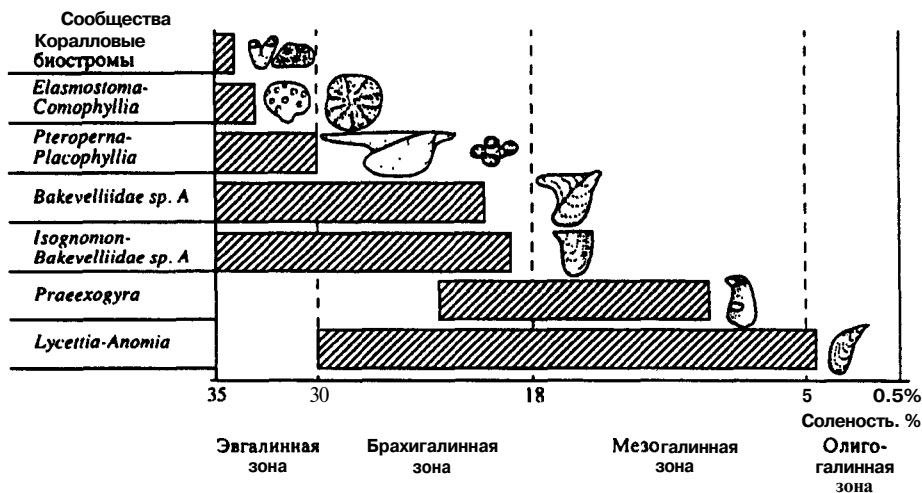


Рис. 1.2.51. Зонирование сообществ стабильных субстратов по отношению к солёности в прибрежных участках и на открытом шельфе позднеюрского Лузитанского бассейна (Fürsich, Werner, 1986, рис. 16)

Расположение сообществ по отношению к грунтам и солёности показано на рис. 1.2.50 и 1.2.51.

Марокканское море

В раннеюрское время на карбонатной платформе, располагавшейся в западной части Тетиса в районе Марокко, была сформирована серия изолированных биогермов большой протяженности, построенных кораллами, которые сопровождалась спонгиоморфидами, строматопороидеями, водорослями - соленопоридами, мшанками, крупными фораминиферами *Orbitopsella* и **двустворками** *Megalodon*, *Opisoma*, *Cochlearites*, *Lithiotis*, *Isognomon* и другими. Эти постройки формировались на барах, сложенных карбонатными песками (Dresnay, 1977; El Arabi et al., 1987).

В глубоководной части шельфа (100–200 м) моря, располагавшегося на территории Сирии и связанного с океаном Тетис, в позднеюрское время наблюдались условия дефицита кислорода, бентос был обеднен: встречались лишь двустворки - **инфаунные** детритофаги (*Palaeonucula*, *Nuculana*) и сестонофаги (?*Corbula*), мелкие (?) псевдопланктонные **Bositra** и **брахиоподы**, а также неправильные морские ежи (*Collyrites*), криноидеи (*Balanocrinus*, *Isocrinus*); разнообразными были аммоноидеи и белемноидеи, из которых некоторые, возможно, были **нектобентосными** (*Perisphinctidae*, *Aspidoceratidae* и др.). На меньших глубинах, при нормальном газовом режиме на глинистых и **известково-глинистых** илах жили инфаунные (**мииды**) и **эпифаунные** (**пектиниды**) двустворки-сестонофаги, брахиоподы (**теревратулиды** и **ринхонеллиды**), **нектобентосные** аммоноидеи (*Perisphinctidae*). На мелководье (менее 50 м) на карбонатных илах с ракушей и детритом — те же **бентосные** организмы, а также правильные морские **ежи**, кораллы, **строматопороидеи**, криноидеи (*Isocrinus* и др.) (**Walley**, 1983).

Крымское и Кавказское моря

О бентосе этих окраинных морей имеются лишь отрывочные сведения. Так, для плинсбахского времени описаны **криноидные** "луга" и небольшие биогермы Крымского моря (**Кликушин**, 1988), образовавшиеся на глубинах до 100–150 м в условиях хорошей аэрации. Среди криноидеи выделялось несколько **этологических** групп: прикреплявшиеся циррусами *"Isocrinus"* и *Pentacrinus*, лежавшие на дне, закрепляясь короткими циррусами **Chladocrinus**, прираставшие стеблем к твердым предметам *Amaltheocrinus*, *Quenstedtiocrinus*, **Shroshaecrinus**. На биогермах, построенных криноидеями, селились известковые губки, кораллы, двустворчатые и брюхоногие моллюски, брахиоподы, мшанки, морские ежи; здесь же жили нектобентосные головоногие моллюски.

В ааленское время в этом море на мягких илистых и илисто-песчаных грунтах преобладали инфаунные сестонофаги (*Astarte*, *Protocardia*, *Corbula*, *Tancredia*, *Quenstedtia*, **Arcomya**, *Pleuromya*) и детритофаги (*Dacriomya*, *Nucula*), эпифаунные (*Placunopsis*, *Camptonectes*) и эпи- и/или **эндобиссузные** (*Cucullaea*, *Isognomon*, **Gervillella**, *Modiolus*) сестонофаги. Местами на уплотненном грунте, в условиях активной гидродинамики формировались банки представителями *Liostrea*, кроме которых здесь селились цементирующиеся *Placunopsis* и немногочисленные инфаунные *Arcomya* и *Pleuromya* (Романов и др., 1987).

В позднеюрское время в Крымском море широко были развиты различного типа биогермы, максимум их расцвета был в конце Оксфорда и затем с середины кимериджа до конца юры. Биогермообразователями были кораллы, губки, гидридные, криноидеи, **серпулиды**, известковые водоросли. На известковых илах обычными были **кораллово-водорослевые** и **кораллово-губково-водорослевые** постройки, на **грубообломочных** грунтах - водорослевые, реже **губково-водорослевые**, на глинистых илах - водорослевые, кораллово-водорослевые, кораллово-губково-водорослевые, а при неустойчивом составе грунтов - криноидно-кораллово-водорослевые, губково-водорослевые и **серпуловые** биогермы. Из **рифостроящих** кораллов наиболее распространены были **Calamophyllia**, **Thamnoseris** и **Thecosmilia**, в конце поздней юры - еще *Pseudopistophyllum* и **Vallimeandra**. К биогермам были приурочены некоторые мшанки, брахиоподы, **гастроподы-неринеи**, двустворчатые моллюски, в том числе **рудисты**. Между рифами в лагунах обитали **агерматипные** кораллы *Epismilia*, *Montlivaltia*, *Isoastraea*, **Meandroria**, **Thamnasteria**, *Ovalastraea*, а также рудисты и **неринеиды**. Коралловые "луга" конца позднеюрского времени состояли из **Pleurosmilia**, *Stylina*, *Amphiastrea*, *Thamnasteria*, *Actinastraea*, *Dimorphastraea*, *Microsolena* и др. и с ними ассоциировали рудисты и неринеиды (Краснов, 1964, 1968; Михайлов, 1968; Бабаев, Краснов, 1977; Краснов и др., 1977).

Подобного же типа **биогермные** постройки (**биостромы**, биогермы, атоллоподобные и барьерные рифы) были характерны для позднеюрского Кавказского моря (Бабаев, Краснов, 1977; Краснов и др., 1977; Bendukidse, 1977; Бойко, Голубов, 1986). В келловее и раннем Оксфорде **каркасостроителями** были главным образом губки и гидроидные полипы, а с позднего Оксфорда - кораллы, достигшие максимума развития в кимеридже. В геосинклинальной части моря постройки были небольшими, и их рост часто прерывался приносом терригенного материала; преобладали *Stylina*, *Heliocoenia*, *Adelocoenia*, *Latiphyllia*, *Thamnoseris*, *Microsolena*. Рифы эпиконтинентального бассейна были барьерного типа, образуясь на краю шельфа, и атоллоподобные. Первые формировались ветвистыми колониями *Cladophyllia*, *Stylosmilia*, *Thecosmilia*, дендроидными *Syathophora*, *Cryptocoenia*, *Stylina*, *Etallonia*, *Thamnoseris*, **фацеллоидными** *Schizosmilia*, *Thecosmilia*, *Calamophylliopsis*, *Dermoseris*, **массивно-цериоидными** *Actinastraea*, *Amphiastrea*, *Isastraea*; **массивно-плокоидные** формы часто были представлены *Syathophora*, *Cryptocoenia*, *Stylina*, *Heliocoenia*. Между колониями кораллов отмечались скопления известковых водорослей. К **биогермным** постройкам были приурочены двустворки *Dicerias* и устрицы и **гастроподы** *Nerinea*. Кроме кораллов и водорослей к **каркасостроителям** относились губки, в том числе **хететиды** (*Ptychochaetetes*), мшанки и известковые водоросли. Атоллоподобные рифы на первой стадии формировались листоватыми колониями *Dimorphastraea*, *Microsolena*, на которых селились плоскоконические *Dimorphastraea*, *Microsolena*, *Thamnasteria*, *Conoseris*, а затем - дендроидные, **массивно-плокоидные** и **массивно-цериоидные** *Syathophora*, *Stylina*, *Heliocoenia*, *Thecosmilia*, *Isastraea*, *Calamophylliopsis*, одиночные *Montlivaltia*. На обращенной к лагуне стороне такого рифа кораллы были мелкими и представлены родами *Stylina*, *Heliocoenia*, *Thecosmilia*. В **межбиогермных** участках шельфа селились **брахиоподы**, двустворчатые моллюски, **фораминиферы**, **агерматипные** кораллы *Montlivaltia*.

Мангышлакское море

В **среднеюрское** время (байос и бат) в районе Мангышлака существовал **тепловодный** мелководный, несколько опресненный бассейн, на сублиторали которого жили разнообразные двустворчатые моллюски и фораминиферы: в байосе господствовали *Lenticulina*, а остальные (*Planularia*, *Reinholdella*, *Ammodiscus*, *Nauphragmoides*, *Ammobaculites*, *Trochammina*) встречались реже, тогда как в бате в опресненных мелководных районах преобладали агглютинирующие формы (*Trochammina*, *Nauphragmoides*, *Ammobaculites*, *Miliammina*, *Tolyrammina*).

В позднеюрское время соленость в этом районе стала **нормальной**, и в состав бентоса, кроме двустворок и фораминифер, входили брахиоподы, морские ежи, офиуроидеи; встречались **нектобентосные** головоногие моллюски. Среди фораминифер больше всего было **лентикулин** (Азбель, 1975).

Гиссарское море

Это море было краевым бассейном океана Тетис. В самых низах нижней сублиторали (около 200 м и несколько больше) на илистых грунтах жили **двустворки-сестонофаги**: тонкостенные **эндобиссусные** *Inoperna*, **эпибиссусные** или псевдопланктонные *Bositra* (= "*Posidonia*"), **инфаунные** *Pholadomya* и детритофаги *Nuculoma*, **грунтоеды** (? **полихеты**), встречались многочисленные нектобентосные и **нектонные** аммоноидеи, планктонные радиолярии, фораминиферы, **кальцисферы**. В нижней сублиторали (глубины 50–200 м), где также были развиты илистые и илисто-песчаные грунты, разнообразие бентоса было большим: инфаунные двустворчатые моллюски (*Pholadomya*, *Pleuromya*, *Laternula*, *Myopholas*, *Astarte*, *Goniomya*), **эпифаунные** (*Entolium*, *Bositra*, реже *Gryphaea*, *Aequipecten*) и эпибиссусные (*Inoperna*) двустворки, брахиоподы *Septaliphoria*, *Loboidothyris*,

Terebratula, Irenothyris, кремневые губки, ветвистые мшанки, **серпулиды**, **фораминиферы**, вееровидные кораллы Microsolena, морские ежи, бесскелетные **грунтоеды**, **нектобентосные** аммоноидеи. В этих сообществах господствовали сестонофаги. На меньших глубинах (10–50 м) на илистых грунтах, в условиях низкой гидродинамики господствовали либо криноидеи, либо брахиоподы, либо двустворчатые моллюски. Из брахиопод здесь жили Septaliphoria, Loboidothyris, реже Terebratula, из двустворок - **инфаунные**, глубоко зарывавшиеся Pleuromya, Goniomya, Pholadomya, Ceratomya, **Laternula**, неглубоко зарывавшиеся Myophorella, мелкие Astarte, редкие Protocardia, **эпифаунные** Liostrea, Aequipecten, Posidonia **эндобиссусные** Inoperna, Pinna, эпи- и/или **эндобиссусные** Cucullaea, морские ежи мелкие гастроподы, одиночные кораллы, бесскелетные грунтоеды; встречались нектобентосные аммоноидеи. На алевритовых грунтах при значительной гидродинамике также господствовали двустворки - **эпибиссусные Gervillia**, Entolium, Aequipecten, мелкие Liostrea, а местами - брахиоподы Irenothyris, Terebratula, **Zeilleria**, кремневые губки, реже гастроподы, криноидеи, морские ежи. На песчаных грунтах — близкие сообщества из **эпифаунных** двустворчатых моллюсков Aequipecten, Entolium, Gervillia, Lima, Arcomytilus, более редких мелких Liostrea и крупных Ostrea, Oxytoma, **эндобиссусных** Pinna и **Modiolus**; инфаунные двустворки (Homomya, Pholadomya, Ceratomya, Pleuromya, Bureiomya, Goniomya, Trigonina), имели меньшее значение; многочисленными были брахиоподы Terebratula, Gusarella, Irenothyris, Septaliphoria; встречались известковые губки, серпулиды, мшанки, морские ежи, гастроподы; известковые водоросли формировали онколиты. На скальном грунте на этих же глубинах 10–50 м селились кораллы Cladophyllia, Actinastraea, Microsolena, **Montlivaltia**, цементирующиеся двустворки Ostrea, известковые губки, брахиоподы Terebratula, серпулиды, криноидеи, морские ежи, известковые водоросли **Girvanella**, образывавшиеся онколиты.

На самом мелководье (глубина 2-10 м) на мягких илистых грунтах преобладали инфаунные двустворки Pholadomya, Pleuromya, Bureiomya, Homomya, местами мелкие Astarte, реже здесь селились Laternula, Goniomya, Ceratomya, Protocardia, эпифаунные мелкие Liostrea (участками многочисленными), Entolium, Aequipecten, Arcomytilus, **семиинфаунные** Inoperna и Pinna, а также брахиоподы Terebratula, Septaliphoria, морские ежи, мелкие гастроподы, бесскелетные грунтоеды. В других местах господствовали брахиоподы Loboidothyris, Gusarella, Irenothyris, Rhynchonella, рядом с которыми жили эпифаунные (Entolium, Aequipecten) и инфаунные (Pleuromya, Pholadomya), двустворки и бесскелетные грунтоеды. На песчаных грунтах преобладали эпифаунные двустворчатые моллюски Liostrea (мелкие), Aequipecten, Entolium, Gervillia, Arcomytilus, мелко зарывавшиеся Trigonina, реже глубоко зарывавшиеся Arcomya и Ceratomya, брахиоподы Terebratula, гастроподы. На скальных грунтах при активной гидродинамике селились кораллы Styliina, реже Cladophyllia, Montlivaltia, Actinastraea, двустворки Dicerias, Ostrea, реже Aequipecten, Oxytoma, **серпулы**, корковидные мшанки, менее частыми были морские ежи, крупные гастроподы, брахиоподы Terebratula, а в более затишных участках - ветвистые кораллы Calamophyllia, Thecosmillia, Stylismilia, двустворки Dicerias, реже Ostrea, известковые губки, мшанки, красные сферические водоросли Solenopora; менее обычными были склероспонгии (**хететиды**) и строматопороидеи. На всех мягких грунтах мелководного шельфа были обычными многочисленными фораминиферы и **остракоды** (Курбатов, Репман, 1980; Швец-Тэнэта-Гурий, Фортунатова, 1983).

Экологический состав сообществ мелководного шельфа был разнообразен - больше всего было сестонофагов, но жили здесь и детритофаги, и грунтоеды, и хищники.

Для Гиссарского моря было характерно широкое развитие рифовых барьерных систем, сложенных биогермами и рифовыми массивами и целыми рифовыми

комплексами, изученными очень подробно многими исследователями (Вето, **Ремжина**, 1970; **Арифджанов**, 1972; Ильин и др., 1974; Михеев и др., 1974, 1978; Фортунатова, Михеев, 1975; Курбатов, Репман, 1980; Швец-Тэнэта-Гурий, Фортунатова, 1983; Фортунатова и др., 1986; Швец-Тэнэта-Гурий, 1987).

Основными **рифостроителями** были кораллы, на глубинах от 2-10 до 50 м при активной гидродинамике представленные массивными, реже корковидными *Stylina*, а также ***Cladophyllia***, *Montlivaltia*, *Actinastrea*, реже *Microsolena*, а на меньших глубинах (около **2 м**) – *Microsolena*, *Thamnasteria*, *Comoseris*, реже *Rhipidogyna*. Кроме кораллов в построении каркаса принимали участие **серпулы**, на глубинах свыше **2 м** – двустворки *Diceras* и *Ostrea*, корковидные мшанки, а на меньших глубинах – корковидные водоросли *Solenopora*. Кроме того, на глубинах до 2 м были многочисленными сверлящие двустворки и губки, а на **больших** глубинах к **биогермным** постройкам были приурочены разнообразные эпифаунные двустворки *Aequipecten*, *Oxytoma*, *Entolium*, ***Gervillia***, ***Arcomytilus***, мелкие *Liostrea*; местами было много брахиопод ***Terebratula***; встречались крупные и мелкие **гастроподы**, морские ежи, известковые губки, криноидеи; цианобактерии формировали строматолиты и **онколиты**. При низкой гидродинамике, на глубине 2-10 м преобладали **фацеллоидные** кораллы *Calamophyllia*, ***Thecosmilia***, *Stylismilia*, сферические *Solenopora*, известковые губки, мшанки, двустворки *Diceras* и *Ostrea*, встречались склероспонгии (**хететиды**) и строматопороидеи. В **биогермных** сообществах господствовали неподвижно прикрепленные (в том числе цементно) **сестонофаги** (и ?**пассивные** микрохищники - кораллы).

Между биогермами росли корковидные водоросли ***Saueuxia***, мутовчатые сифонеи и *Solenopora*, жили эпифаунные (*Parallelodon*, *Camptonectes*, *Entolium*, *Gervillia*, *Liostrea*), **семиинфаунные** (***Modiolus***, *Inoperna*), **инфаунные** (*Plesioscyprina*, *Pholadomya*, *Ceratomya*, *Goniomya*) двустворчатые моллюски, **брахиоподы** *Terebratula*, кораллы *Calamophyllia*, известковые губки, **фораминиферы**, **остракоды**, морские ежи, гастроподы; цианобактерии формировали **комковидные** скопления и **строматолиты**.

В области закрытого шельфа, прибрежных лагун и лагун, окруженных **биогермными** постройками, при отклонявшейся в той или другой степени солености, преобладали **эвригалинные** организмы - некоторые двустворчатые моллюски, **брахиоподы**, фораминиферы, водоросли и некоторые другие. В условиях активной гидродинамики цианобактерии формировали желваки и строматолиты, здесь же жили немногочисленные фораминиферы *Miliolina*, *Tricholina*, *Pseudocyclammina* и др., остракоды, двустворки - эпифаунные *Camptonectes*, *Ostrea*, *Parallelodon*, *Anomia*, инфаунные *Plesioscyprina*, *Trigonia* и некоторые другие, гастроподы, брахиоподы *Terebratula*, реже *Rhynchonella*, морские ежи. В условиях спокойных вод произрастали известковые водоросли *Saueuxia* и др., мутовчатые сифонеи, красные водоросли *Solenopora*, жили немногочисленные известковые губки, остракоды, фораминиферы, брахиоподы и двустворки - те же, что при активной гидродинамике; изредка здесь селились кораллы *Calamophyllia*, криноидеи и морские ежи. В целом животные закрытого шельфа были представлены **сестонофагами**, в меньшей степени падалеядами, "**соскребателями**" водорослевого оброста, растительными.

Моря Южного Приморья, Сахалина и Японии

В ранней и средней юре на юге Приморья существовал мелководный морской залив, имевший затрудненную связь с открытыми водами, что вызвало обедненность бентоса - отсутствие кораллов и криноидеи, редкость морских ежей и преобладание двустворчатых моллюсков, хотя на открытом шельфе морей этого района, по-видимому, бентос был близок к таковому других райнов Тетической биогеографической области.

В середине раннеюрского времени на **известково-песчаных** грунтах располагалось сообщество **эпибиссусных Охутота**, а местами банки **эпибиссусных** же *Mytiloceramus*; на песчано-гравийных грунтах жили цементно прикреплявшиеся *Ostrea* и **инфаунные** неглубоко зарывавшиеся *Cardinia*, на тех и других грунтах - относившиеся к той же экологической группе *Vaugonia*. В конце раннеюрского и начале среднеюрского времени на песчано-гравийных грунтах, господствовавших во всем заливе, отмечалось 3 сообщества: *Oxuytoma* - *Meleagrinnella*, *Trigonia* и *Mytiloceramus*, которые не отличались резко друг от друга: во всех сообществах встречались представители эпибиссусных **Variamussium**, в первом - еще **Grammatodon**, *Ostrea*, *Mytiloceramus*, *Isogomon*, *Cardinia*, *Vaugonia*, **брахиоподы (ринхонеллиды)** и морские ежи; во втором - *Oxuytoma*, реже *Mytiloceramus*, *Grammatodon*, *Modiolus*, *Pleuromya*, те же брахиоподы, а в сообществе *Mytiloceramus*, кроме уже упоминавшихся *Variamussium*, редкие *Ostrea* и **гастроподы**. В позднем эоцене и **байоце** состав бентоса стал еще менее разнообразным - *Mytiloceramus*, *Pleuromya*, **черви-иллоеды**, а в раннем бате остались одни *Mytiloceramus*, заселившие все типы грунтов (Коновалова, 1978).

В морях на территории Сахалина и Японии в позднеюрское время отмечались рифовые постройки из кораллов (*Stylina*, *Convexastraea*, *Thamnasteria*, *Calamophyllia*, *Diplocoenia*), строматопоридей (**Actinostromaria**), известковых водорослей. К постройкам были приурочены двустворчатые моллюски, гастроподы *Nerinea*, **криноидеи, нектобентосные** аммоноидеи (Краснов и др., 1975, 1977).

Восточноканадское море

В позднеюрское время на карбонатном шельфе в условиях низкой гидродинамики в море востока Канады, связанного с северо-западной частью Тетиса через возникшую северную часть Атлантического океана, формировались рифовые постройки. Эта рифовая гряда протягивалась от европейских берегов Тетиса до восточных берегов Северной Америки. Наиболее редкие - оксфордские - рифы были построены "**строматолитовыми**" цианобактериями и *Tubiphytes* в довольно глубоководных (40-100 м), удаленных от берегов районах шельфа. Наряду с основными каркасостроителями в этих рифах отмечались кораллы (?*Microsolena*, *Stylina*), кремневые губки *Hexactinellidae*, мелкие склероспонгии (**хететиды**), известковые губки (*Peronidella*, *Porosphaera*), а также мшанки, фораминиферы, иглокожие, **остракоды**. Начиная с **кимериджа** на меньших глубинах, при умеренной гидродинамике в рифовых постройках стали доминировать кораллы — массивные *Thamnasteria* и ветвистые *Actinastrea* и **хететиды** - массивные и корковидные, а губки - кремневые и известковые играли подчиненную роль. Кроме них здесь селились одиночные кораллы, инкрустирующие фораминиферы, **серпулиды**, редкие *Tubiphytes*, мшанки, а также двустворчатые моллюски, гастроподы, остракоды, морские ежи, неинкрустирующие фораминиферы; местами отмечались красные водоросли и цианобактерии, образывавшие строматолиты. В кораллах и хететидеях жили сверлящие **двустворки** (*Jansa et al.*, 1982).

Моря побережья Мексиканского залива и востока Тихого океана

Эти моря относились к Индо-Тихоокеанской провинции Тетической биогеографической области. Здесь, как и везде в тропической зоне, были развиты рифовые постройки, которые в районе Мексиканского залива в Оксфорде формировались на подводных возвышенностях "**строматолитообразующими**" цианобактериями и *Tubiphytes*, к которым присоединялись кораллы (главным образом *Actinastrea*), красные водоросли **Parachaetetes**, ?**кальцибионты** *Saueuxia*, кремневые губки, мшанки, гидрозои, инкрустирующие фораминиферы, серпулиды, а также **рифолюбивые** двустворчатые моллюски и морские ежи (*Varia et al.*, 1982). Местами

ИНФАУНА		Свободные		Зарывшиеся		Глубоко		Неглубоко		Морские ежи		Морские звезды	
		Ракообразные Криноидеи Стеллероидеи Оффуroidеи Гологуroidеи	Гологуroidеи	Полнхеты и ■ и другие Морские ежи Оффуroidеи Гологуroidеи	Полнхеты и ■ и другие Морские ежи Оффуroidеи Гологуroidеи	Головоногие моллюски	Головоногие моллюски	Головоногие моллюски	Меростоматы	Меростоматы	Остракоды Морские ежи	Остракоды Гологуroidеи Оффуroidеи	Остракоды Морские ежи
Свердильщики	Глубоко	Двустворчатые моллюски Амвепиды	?	Черны	?								
	Неглубоко	Губки Двустворчатые моллюски Черны Трипанитес Миланки Циррипедии											
	Нектобентос	?											
Планкто-бентос и эпипланктон	Глубоко	Двустворчатые моллюски Амвепиды											
	Неглубоко	Губки Двустворчатые моллюски Черны Трипанитес Миланки Циррипедии											
Пелагический планктон	Глубоко	Двустворчатые моллюски Амвепиды											
	Неглубоко	Губки Двустворчатые моллюски Черны Трипанитес Миланки Циррипедии											

1 См. сноску к табл. I. 1. 2

(Орегон) на мелководье биогермы были построены **рудисто-подобными двуствор-**ками *Lithiotis*, для которых в условиях повышенной гидродинамики и большой взмученности из-за быстрой седиментации был характерен рост вверх. Таким образом, ядро биогерма состояло из плотно упакованных, ориентированных перпендикулярно ко дну, но не прираставших друг к другу особей *Lithiotis*. На краях биогермов жили многочисленные **гастроподы** *Nerinea* и **теребратулиды**, а на илах вне биогермов - разнообразные двустворчатые моллюски - **сестонофаги**: эпибиссусные *Camptonectes*, *Chlamys*, *Gervillia*, *Lima*, *Parallelodon*, эпи- или эндобиссусные *Grammatodon*, *Weyla*, эндобиссусные *Modiolus*, *Pinna*, цементиовавшиеся *Ostrea* и **инфаунные** *Astarte*, *Cardinia*, *Coelastarte*, *Isocyprina*, "*Lucina*", *Pholadomya*, *Pleuromya*, *Trigonia* (Nauss, Smith, 1988).

У западного побережья Южной Америки (Анды, Аргентины) родовой состав двустворчатых моллюсков был практически аналогичен таковому морей Тетиса, хотя среди видов было много эндемичных. Обычными здесь были **эпибиссусные** *Pteroperna*, *Aguilarella*, *Bakevella*, *Gervillia*, *Oxytoma*, *Otapirgia*, *Bositra*, *Weyla*, *Eopecten*, *Parainoceramus*, эндобиссусные или эпибиссусные *Isoptomon*, эндобиссусные *Gervilleoperna* и др. (Damborenea, 1987).

1.2.6. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЮРСКИХ ШЕЛЬФОВЫХ БЕРЕГОВ

Экологический (этолого-трофический) состав **бентосных шельфовых** сообществ юрских морей приведен в табл. 1.2.2. Ярусирование **эпифауны** и **инфауны** было несколько отлично от такового в триасе. Ярус выше +10 см занимали криноидеи, губки, мшанки, кораллы, ярус от +5 до +10 см - **криноидеи**, двустворки, мшанки, губки, кораллы, а от 0 до +5 см, кроме уже указанных групп - голотуроидеи, **офиуроидеи**, морские звезды, **брахиоподы** и некоторые другие группы.

Среди **инфаунных сестонофагов** ярус от 0 до -6 см занимали двустворчатые моллюски, **полихеты**, беззамковые брахиоподы, морские ежи, ракообразные, а в наиболее глубоких слоях осадка (ниже -12 см) жили полихеты и двустворки (Ausich, Bottjer, 1990). Детритофаги также эксплуатировали разные горизонты осадка.

Распределение отдельных таксонов и этолого-трофический состав донных сообществ в различных зонах морей Тетической (тропической) и Бореальной областей показано в табл. 1.2.3, 1.2.4.

Наиболее разнообразен был систематический состав сообществ морей Тетической области, а наиболее обеднен - в морях Арктической подобласти Бореальной области (см. табл. 1.2.3).

В морях Бореальной области во всех зонах моря господствовали двустворчатые моллюски, а из остальных групп обычными были гастроподы, брахиоподы (кроме Арктической подобласти), **фораминиферы**, в мелководных сообществах - еще **остракоды**, мшанки, **серпулиды**, губки, причем последние три группы только в Бореально-Атлантической и Бореально-Тихоокеанской подобластях. Нектобентосные головоногие моллюски, как правило, встречались во всех зонах, кроме литоральной и лагун. В мягких грунтах жили оставившие следы бесскелетные черви и ракообразные. Для мелководий были характерны также морские ежи (кроме Арктической подобласти), а криноидеи входили в мелководные сообщества всех зон, кроме лагун и литорали. Наиболее разнообразными в систематическом отношении были сообщества открытого мелководного шельфа и отмелей, удаленных от берега, в Бореально-Атлантической и Бореально-Тихоокеанской подобластях, где местами формировались **биогермные** постройки губками, кораллами, известковыми водорослями и **цианобактериями**.

Таблица 1.2.3. Распределение наиболее **распространенных** таксонов и этолого-трофических группировок в различных зонах юрских морей Бореальной **биогеографической области**¹

Краевая зона (лагуны, литораль)	Прибрежная зона	Отмели (зона органогенных построек)	Мелководный шельф	Глубоководный шельф
<p>Фораминиферы (главным образом агглютинированные)</p> <p>Губки +²</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Брахиоподы (в том числе лингулиды)</p> <p>Остракоды и другие ракообразные</p> <p>Мшанки</p> <p>Серпулиды +</p> <p>Следы бесскелетных червей</p> <p>Морские ежи +</p>	<p>Фораминиферы</p> <p>Губки + (р)</p> <p>Кораллы + (р)</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Головоногие моллюски</p> <p>Брахиоподы +</p> <p>Мшанки +</p> <p>Серпулиды + (р)</p> <p>Бесскелетные черви (следы)</p> <p>Остракоды</p> <p>Циррипедии + и другие ракообразные</p> <p>Криноидеи +</p> <p>Морские ежи +</p>	<p>Фораминиферы</p> <p>Строматопоридеи + (биогермы)</p> <p>Губки + (биогермы)</p> <p>Кораллы + (биогермы)</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Головоногие моллюски (р)</p> <p>Брахиоподы +</p> <p>Мшанки +</p> <p>Серпулиды +</p> <p>Криноидеи</p> <p>Морские звезды + (р)</p> <p>Морские ежи +</p>	<p>Фораминиферы</p> <p>Губки +</p> <p>Кораллы +</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Скафоподы</p> <p>Головоногие моллюски</p> <p>Брахиоподы</p> <p>Мшанки +</p> <p>Серпулиды +</p> <p>Мягкотелые черви (следы)</p> <p>Остракоды</p> <p>Циррипедии и другие ракообразные</p> <p>Криноидеи</p> <p>Морские ежи +</p> <p>Офиуроидеи + (р)</p> <p>Морские звезды + (р)</p> <p>Голотуриидеи (р)</p>	<p>Фораминиферы (главным образом агглютинированные)</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Головоногие моллюски</p> <p>Брахиоподы (в том числе лингулиды)</p> <p>Черви (следы)</p> <p>Остракоды и другие ракообразные</p> <p>Криноидеи</p> <p>Морские ежи + (р)</p>

Таблица 1.2.3. (окончание)

Краявая зона (лагуны, литораль)	Прибрежная зона	Отмели (зона органогенных построек)	Мелководный шельф	Глубоководный шельф
Заросли (? неизвестковых) водорослей	Заросли (?неизвестковых) водорослей	Известковые водоросли и цианобактерии (биогермы)	Водоросли (?неизвестковые)	
<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики (р)</p> <p>Детритофаги сортирующие инфаунные и эпифаунные и несортирующие инфаунные</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды инфаунные и эпифаунные</p> <p>Растительнаяядные</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики</p> <p>Детритофаги эпифаунные и инфаунные сортирующие и инфаунные сортирующие</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды</p> <p>Растительнаяядные</p> <p>Хищники нектобентосные</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, сверлильщики</p> <p>Детритофаги сортирующие эпифаунные</p> <p>Растительнаяядные</p> <p>Хищники эпифаунные и нектобентосные (р)</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики</p> <p>Детритофаги инфаунные сортирующие и несортирующие,</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды инфаунные и эпифаунные</p> <p>Растительнаяядные</p> <p>Хищники эпифаунные (р), инфаунные (р) и нектобентосные</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, псевдопланктонные, инфаунные</p> <p>Детритофаги инфаунные сортирующие и илоседы</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды</p> <p>Хищники нектобентосные</p>

¹ См. сноску к табл. 1.1.3.

² Крестиком отмечены таксоны, не встреченные в Арктической подобласти.

Среди раковинного бентоса преобладали во всех зонах сестонофаги как **эпифаунные**, так и **инфаунные** (кроме отмелей и фаций скалистых берегов и "твердого дна", где инфаунные формы играли незначительную роль или совсем отсутствовали). Эпифаунные сестонофаги были очень разнообразны и принадлежали к различным группировкам - подвижно и неподвижно прикреплявшимся и свободно лежавшим; инфаунные сестонофаги подразделялись на неглубоко и глубоко зарывавшихся. **Семиинфаунные** сестонофаги были несколько более редкими. Детритофаги, особенно инфаунные, были наиболее характерны для сообществ открытого шельфа. Остальные **группировки** - эпифаунные растительнойядные, **обгрызатели** (соскабливатели), детритофаги и/или **падаляяды** - были более ограничены в распространении. **Нектобентосные** хищники встречались везде, кроме литорали и лагун, но особенно часто — в области глубоководного шельфа. Бескелетные **илоеды** отсутствовали только на очень плотных и твердых грунтах, для которых очень характерными были инкрустирующие сестонофаги (и ? пассивные микрохищники) и сверлильщики.

При дефиците кислорода и большом количестве органического вещества в грунте бентос был обеднен и состоял из **эвриоксибионтных** организмов — редких **инфаунных** сестонофагов (*Lingula*, *Posidonotis* и некоторых других двустворок), **инфаунных** и **эпифаунных** детритофагов и часто - из ? псевдопланктонных или **эпифаунных**, прикреплявшихся к возвышающимся над дном предметам сестонофагов (табл. I.2.3).

Сообщества морей Тропической биогеографической области были, как уже отмечалось, более разнообразны в систематическом отношении, что особенно касается сообществ открытого мелководного шельфа и отмелей, удаленных от берега, где обычно возникали рифовые постройки.

В краевой зоне господствовали двустворчатые и брюхоногие моллюски, обычными были **остракоды** и **серпулиды**. Отмечались многочисленные следы бескелетных ракообразных и червей. Жили здесь также **фораминиферы**, губки, **брахиоподы**, среди которых наиболее частыми были **лингулиды**, мшанки, морские ежи. Местами отмечались заросли цианобактерий и водорослей (зеленых и красных). Господствовали эпифаунные подвижно и неподвижно прикрепленные и инфаунные сестонофаги; **семиинфаунные** сестонофаги, инфаунные и эпифаунные сортирующие детритофаги, эпифаунные растительнойядные, эпифаунные и инфаунные детритофаги и/или падаляяды были обычными, хотя имели меньшее значение; встречались бескелетные илоеды, оставившие следы. На прибрежном мелководье, кроме указанных групп бентоса, селились криноидеи, редкие кораллы и **скафоподы**, жили **нектобентосные** головоногие. Эколого-трофический состав был таким же, как для сообществ краевой зоны, кроме присутствия **нектобентосных** хищников.

Сообщества открытого мелководного шельфа были систематически очень разнообразны; господствовали в них фораминиферы, губки, кораллы, двустворчатые моллюски, **гастроподы**, брахиоподы, мшанки, криноидеи, морские ежи (обычно правильные); большую роль играли также гидроидные, серпулиды, остракоды, нектобентосные головоногие; встречались также строматопороидеи, скафоподы, циррипедии, редкие морские звезды, офиуроидеи, голотуриоидеи, бескелетные черви и ракообразные; местами наблюдались скопления цианобактерий, зеленых и реже красных водорослей. Преобладали эпифаунные (подвижно и неподвижно прикрепленные, реже свободно лежавшие) сестонофаги (и ? **пассивные** микрохищники), семиинфаунные и инфаунные сестонофаги и растительнойядные; характерными были эпифаунные и инфаунные детритофаги и/или падаляяды и эпифаунные детритофаги; меньшее значение имели инфаунные детритофаги, илоеды и нектобентосные хищники; редкими были сверлильщики.

Таблица 1.2.4. Распределение наиболее распространенных таксонов и этолого-трофических группировок в различных зонах юрских морей **Тетической** биогеографической области¹

Краевая зона (лагуны, литораль)	Прибрежная зона	Отмели (зона органогенных построек)	Мелководный шельф	Глубоководный шельф
<p>Фораминиферы</p> <p>Губки</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Брахиоподы (наиболее часто лингулиды)</p> <p>Остракоды</p> <p>Бесскелетные ракообразные (следы)</p> <p>Мшанки</p> <p>Серпулиды</p> <p>Бесскелетные червя (следы)</p> <p>Морские ежи</p>	<p>Фораминиферы</p> <p>Губки известковые</p> <p>Кораллы (р)</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Скафоподы (р)</p> <p>Гастроподы</p> <p>Головоногие моллюски</p> <p>Брахиоподы</p> <p>Мшанки</p> <p>Серпулиды</p> <p>Остракоды</p> <p>Бесскелетные ракообразные (следы)</p> <p>Криноидеи</p> <p>Морские ежи</p>	<p>Фораминиферы*</p> <p>Губки*</p> <p>Хететиды*</p> <p>Строматопороидеи*</p> <p>Кораллы*</p> <p>Гидроидные*</p> <p>Двустворчатые моллюски+</p> <p>Гастроподы</p> <p>Головоногие моллюски</p> <p>Брахиоподы*</p> <p>Мшанки*</p> <p>Серпулиды*</p> <p>Остракоды и другие ракообразные</p> <p>Криноидеи</p> <p>Морские ежи</p> <p>Офиуroidеи</p> <p>Голотуриoidеи</p> <p>Морские звезды</p>	<p>Фораминиферы</p> <p>Губки (известковые и кремнистые)</p> <p>Строматопороидеи</p> <p>Кораллы</p> <p>Гидроидные</p> <p>Двустворчатые моллюски + Гастроподы</p> <p>Головоногие моллюски</p> <p>Брахиоподы</p> <p>Мшанки</p> <p>Серпулиды</p> <p>Полихеты (сверления и следы)</p> <p>Циррипедии</p> <p>Остракоды</p> <p>Криноидеи</p> <p>Морские ежи</p> <p>Морские звезды (р)</p> <p>Офиуroidеи (р)</p> <p>Голотуриoidеи (р)</p>	<p>Фораминиферы</p> <p>Губки (большей частью кремнистые)</p> <p>Кораллы (р)</p> <p>Скафоподы (р)</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Головоногие моллюски</p> <p>Брахиоподы</p> <p>Мшанки</p> <p>Серпулиды (р)</p> <p>Мягкотелые беспозвоночные (?черви) (следы)</p> <p>Циррипедии (р)</p> <p>Криноидеи</p> <p>Морские ежи</p>

Таблица 1.2.4. (окончание)

Краевая зона (лагуны, литораль)	Прибрежная зона	Отмели (зона органогенных построк)	Мелководный шельф	Глуководный шельф
<p>Заросли водорослей Цианобактерии</p> <p>Сестонофаги эпифауные, инфауные, семиинфауные, сверлильщики</p> <p>Детритофаги сортирующие эпифауные и инфауные</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды эпифауных и инфауные</p> <p>Илоеды инфауные</p> <p>Растительнойдые</p>	<p>Цианобактерии</p> <p>Водоросли зеленые, красные</p> <p>Сестонофаги эпифауные, инфауные, семиинфауные</p> <p>Детритофаги сортирующие эпифауные</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды инфауные и эпифауные</p> <p>Илоеды инфауные</p> <p>Растительнойдые</p> <p>Нсктобентосные хищники</p>	<p>Цианобактерии*</p> <p>Известковые водоросли зеленые*, красные*, ?кальцибионты*</p> <p>Tubiphytes* и другие проблематики</p> <p>Микробные корки</p> <p>Сестонофаги эпифауные и/или миксофаги</p> <p>Сестонофаги инфауные, сверлильщики</p> <p>Детритофаги эпифауные сортирующие</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды эпифауные</p> <p>Растительнойдые</p> <p>Хищники эпифауные и Нсктобентосные</p>	<p>Цианобактерии</p> <p>Водоросли зеленые, красные</p> <p>Цианобактерии</p> <p>Сестонофаги эпифауные, семиинфауные, инфауные, сверлильщики</p> <p>Детритофаги сортирующие эпифауные и инфауные</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды эпифауные и инфауные</p> <p>Илоеды инфауные</p> <p>Растительнойдые</p> <p>Хищники Нсктобентосные</p>	<p>Сестонофаги эпифауные, ?псевдопланктонные, инфауные, Семиинфауные</p> <p>Детритофаги сортирующие инфауные и эпифауные</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды эпифауные</p> <p>Илоеды инфауные</p> <p>Хищники эпифауные и нсктобентосные</p>

* См. сноску к табл. 1.1.3 и 1.1.4

Сообщества глубоководного шельфа имели менее разнообразный систематический состав: господствовали также двустворчатые моллюски, много было фораминифер, кремневых губок (иногда строивших биогермы), криноидей; гастроподы, **брахиоподы**, мшанки, неправильные морские ежи, мягкотелые (? черви), оставившие следы, и нектобентосные головоногие встречались часто, а кораллы, **серпулиды**, циррипедии и **скафоподы** были редкими. Преобладали сестонофаги - эпифаунные подвижно прикрепленные, ? псевдопланктонные, **инфаунные** и **семиинфаунные**, местами - инфаунные детритофаги; меньшую роль играли эпифаунные детритофаги и/или падалеяды, эпифаунные и нектобентосные хищники и инфаунные **илоеды**.

На твердом дне ("**хардграунд**") селились инкрустирующие и цементно приреспублившиеся фораминиферы, губки, кораллы, серпулиды, двустворки, мшанки, криноидей, сверлильщики - губки, ? черви (**Трупанитес**), **форониды**, циррипедии и мобильные растительнаяядные и **обгрызатели** — морские ежи и гастроподы. Преобладали сестонофаги (и ? микрохищники).

Самыми же разнообразными были рифовые сообщества, в которых каркасостроителями и связывающими каркас были **кораллы-склерактинии**, **строматопоронидеи**, губки кремневые и известковые, **склероспонгии-хететиды**, **гидроидные-спонгиоморфиды**, серпулиды, инкрустирующие фораминиферы, цементировавшиеся двустворчатые моллюски (в том числе **рудисты**) и брахиоподы, мшанки, серпулиды, Tubiphytes, различные известковые водоросли (красные, зеленые, ?**кальцибионты**) и цианобактерии, в том числе образывавшие строматолиты. К рифам были приурочены сверлильщики (Трупанитес, двустворки, губки, циррипедии, форониды), неинкрустирующие фораминиферы, разнообразные двустворчатые моллюски, гастроподы, брахиоподы, ракообразные, криноидей, морские звезды, морские ежи, офиуроидеи, голотуриоидеи, нектобентосные головоногие моллюски. Из эколого-трофических группировок преобладали эпифаунные неподвижно прикрепляющиеся сестонофаги (и ? пассивные микрохищники), сверлильщики и растительнаяядные; эпифаунные подвижно прикрепляющиеся и свободно лежавшие и инфаунные сестонофаги, эпифаунные сортирующие детритофаги и падалеяды, эпифаунные и нектобентосные хищники имели подчиненное значение.

В развитии рифовых построек в течение юрского времени выявлена некоторая этапность. В начале **раннеюрского** времени рифообразование было ограниченным — биогермостроителями были **спонгиоморфиды**, кораллы, брахиоподы, двустворчатые моллюски, кальциспонгии, в меньшей степени фораминиферы. В конце ранней юры резко возросла роль кораллов; кальциспонгии и спонгиоморфиды потеряли свое значение, а роль фораминифер усилилась. В среднеюрское время кораллы остались главными каркасостроителями, еще более усилилась роль фораминифер; большее значение приобрели красные и зеленые водоросли, а также кальциспонгии и мшанки. В позднеюрское время отмечались различные типы рифов: 1) **строматопоронидно-кораллово-водорослевые** - на краях шельфов, 2) **кораллово-губковые**, губковые, коралловые биогермы, **губково-водорослевые** "холмы", **Tubiphytes-строматолитовые** постройки - на склоне платформ, 3) губково-водорослевые и/или **цианобактериевые** - во **внутришельфовых** бассейнах и на склонах передовых рифов вблизи основания фотической зоны, при низкой гидродинамике (Heckel, 1974; Scott, 1988; Stanley, 1988, рис. 3; Leinfelder et al., 1994).

I.3.1. ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ, КЛИМАТ И ГИДРОЛОГИЯ

Для мелового периода была характерна активная плитотектоника, в связи с которой происходили изменения положения, размеров и объема океанических и морских бассейнов. Одновременно формировались и разрушались структуры на океаническом дне (срединные океанические хребты, системы островных дуг, обширные приподнятые тектонические блоки и пр.). Это приводило к изменениям всей системы океанов, колебаниям уровня, достигавшим нескольких сотен метров, серии глобальных трансгрессий и регрессий, особенно выраженных в области шельфов, а также к проявлению вулканизма как наземного, так и подводного (Cooper, 1977; Хаин и др., 1983; Scotese et al., 1988).

К самому концу периода и его рубежу с последующим палеогеновым периодом произошло затухание вертикальных **рельефообразующих** тектонических движений как на континентах, так и в океанах, так что в Маастрихте господствовал пассивный тектонический режим (Тимофеев и др., 1987). Тем не менее вулканическая активность была значительной - излияния декканских базальтов и пр. (Scotese et al., 1988).

К началу мелового времени существовали три крупных континента — Лавразия (Северная Америка и большая часть Евразии), Восточная Гандвана (Антарктика, Австралия, ?Индия) и Западная Гондвана (Южная Америка и Африка). Между Лавразией и Гондваной располагался **циркумглобальный** океан Тетис, представлявший собой систему соединявшихся друг с другом океанических глубоководных и мелководных морских бассейнов, протягивавшихся от Карибского региона на западе до Индонезии на востоке, где происходило соединение **Тетиса** с Тихим океаном. Тетис подразделялся на три части: Западную (Атлантическую), Центральную (Средиземноморскую) и Восточную (Жарков и др., 1995). Западный Тетис (Северная и Центральная Атлантика и Карибский регион) имел характер океана со срединно-океаническими хребтами, Средиземноморский был обширным **внутриконтинентальным** морем шельфового типа, расчлененным многочисленными глубоководными узкими прогибами на серию сообщающихся мелководных морей, общая площадь которых была больше площади, занятой прогибами (Маловицкий и др., 1982; PantjI et al., 1983; Архипов, 1984, 1987; McKenzie, 1986). Восточный Тетис простирался от Родопского массива до Индонезии и имел характер океана (Жарков и др., 1995). Между Западной и Восточной Гондваной располагался Южный океан, который, как Тетис, соединялся с Тихим океаном на востоке. В течение мелового периода Восточная Гондвана отодвигалась от Западной, а Индия уже в начале раннего мела отчленилась от Восточной **Гондваны** и начала продвигаться к северу, что вызвало постепенное сужение океана Тетис. На месте Северной Атлантики, как и в позднечурское время, существовало эпиконтинентальное море. В первой половине раннемелового времени (около 130 млн лет т.н.) произошло открытие Южной Атлантики между Южной Америкой и Африкой, а затем (около 95 млн лет т.н.) в Атлантическом океане начался **северо-южный** обмен поверхностных вод. В позднем мелу началось разделение Австралии и Антарктиды. На северо-западе Северной Америки в начале мелового времени существовало эпиконтинентальное море, глубоко вдававшееся в сушу. **Эпиконтинентальные** моря окружали океанический бассейн Мексиканского залива и центральные районы Атлантики. На месте Европы располагалось огромное эпиконтинентальное море с крупными островами суши. Арктические моря через это море соединялись с Тетисом. Обширный бассейн был и в районе Западной Сибири (рис. I.3.1). В периоды регрессий площадь этих морей сокращалась, а в трансгрессивные фазы - увеличивалась. В позднемеловое время **эпиконтинентальные** моря занимали огромные пространства в Евразии, в северной

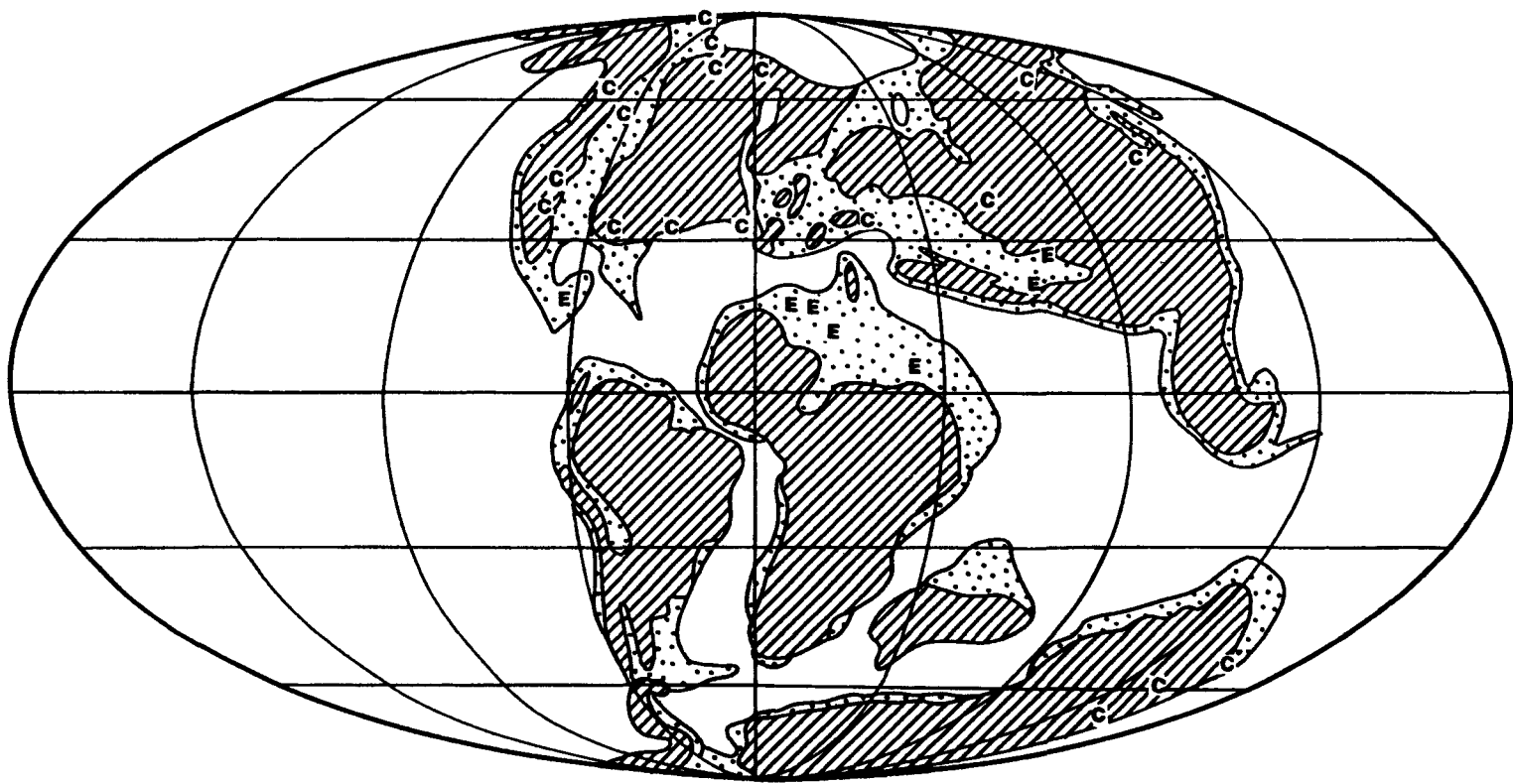


Рис. I.3.1. Палеогеографическая схема и распространение эвапоритов (Е) и углей (С) для начала позднего мела (сеноман) (Ziegler et al., 1982, рис. 4; Parrish et al., 1982, рис. 12)

/ - суша; 2 - эпиконтинентальные и краевые моря; 3 - глубоководные области



Рис. **1.3.2.** Палеогеографическая схема и распространение эвапоритов (Е) и углей (С) для конца позднего мела (Маастрихт) (Ziegler et al., 1982, рис. 5; Parrish et al., 1982, рис. 13)

Условные обозначения см. на рис. 1.3.1

части Африки и в центре Северной Америки, где **бореальные** бассейны соединялись с тропическими морями Мексиканского залива, Центральной Америки и северо-запада Южной Америки (рис. I.3.2) (Berggren, Hollister, 1977; Smith, Briden, 1977; **Barron et al.**, 1980, 1981; Hallam, 1981b, c; Howarth, 1981; **Палеомагнитология**, 1982; Ziegler et al., 1982; Berggren, 1982; Зоненшайн и др., 1984, 1987а, б; Ушаков, Ясаманов, 1984а, б; Barron, 1987а; Hocutt, 1987; Scotese et al., 1988; Ронов и др., 1989; Тимофеев, Еремеев, 1989; Жарков и др., 1995).

Южный полюс находился у берегов Антарктики в раннемеловое время, а в позднем мелу — на территории Антарктики, северный полюс — в Арктическом океане (Сакс, 1976б; Smith, Briden, 1977; Палеомагнитология, 1982). Экватор проходил близко к его современному положению — через север Южной Америки, центральные районы Африки и Аравийского п-ова и Юго-Восточную Азию.

Климат в течение большей части мелового периода был теплым почти повсеместно (Barron, 1983; Axelrod, 1984; Kemper, 1987; Чумаков и др., 1995 и др.); градиент между приэкваториальными и субполярными зонами оценивается примерно в $10\text{--}15^{\circ}\text{C}$, а в течение отдельных интервалов температуры понижались, но незначительно. Относительно же температур в течение отдельных веков существуют значительные разногласия. Так, по одним данным, в начале раннего мела (берриас — баррем) температуры были умеренно высокими, в апте началось потепление и наиболее теплым был интервал от альба до сантона включительно (с некоторым похолоданием в сеномане - коньяке или только в сеномане - туроне), после чего началось падение температур, продолжавшееся с некоторыми колебаниями до конца периода (**Лоуэнстам**, 1968; Fischer, Arthur, 1977; Lloyd, 1982; Гольберт, 1983). По другим авторам начало раннего мела было довольно теплым, а в альбе наступило похолодание, сменившееся в сеномане потеплением, которое стало максимальным в туроне — коньяке, а затем началось похолодание конца периода (Berggren, 1982; Ушаков, Ясаманов, 1984а, б; Ясаманов, 1985). Есть и другие точки зрения - об умеренно теплом начале раннего мела (берриас - баррем), затем потеплении с максимумом в альбе, а, начиная с сеномана, похолодании до конца Маастрихта (**Frakes**, 1986).

Для **альб-маастрихтского** времени для высокоширотных областей обоих полушарий по планктонным фораминиферам и листовым флорам получены следующие данные о климатических изменениях: температурный максимум для раннего альба, пессимум для среднего - позднего альба, потепление в сеномане (и, возможно, раннем туроне), похолодание в коньяке (и, вероятно, в позднем туроне), сантонско-среднекампанское потепление с максимумом в середине кампана и похолодание в позднем кампане и Маастрихте (Крашенинников и др., 1990). Относительно похолодания в Маастрихте есть указания, что в Южном (Антарктическом) океане во второй половине Маастрихта отмечалось потепление, лишь в самом конце этого века сменившееся похолоданием, длившимся до начала палеоцена, так что температура вод снизилась на $4\text{--}5^{\circ}\text{C}$ (Scott, Kennet, 1988).

По некоторым данным (Wolfe, 1990) непосредственно на самой границе Маастрихта и дания (ранний палеоцен) произошло кратковременное ($0,5\text{--}1,0$ млн лет) повышение температур примерно на 10°C .

Разногласия существуют и по поводу степени выраженности широтного температурного градиента (Barron et al., 1981; Barron, 1983). Многие исследователи считают, что в самые холодные эпохи покровных оледенений не было, температуры в приполярных районах были значительно выше (на $5\text{--}15^{\circ}\text{C}$), чем ныне, а теплые флоры и термофильные **тетраподы** отмечались вблизи полюсов (Москвин, 1979; Hallam, 1984а, 1985b; Axelrod, 1984; Chumakov, 1985, рис. 5 - см. рис. I.3.3; Вербицкий 1987; Чумаков и др., 1995). Температуры вод в этих регионах были не ниже $8\text{--}15^{\circ}\text{C}$ (Тейс и др., 1968; Зилитинкевич и др., 1976; Clark, 1982; Pirrie, Marshall, 1990;

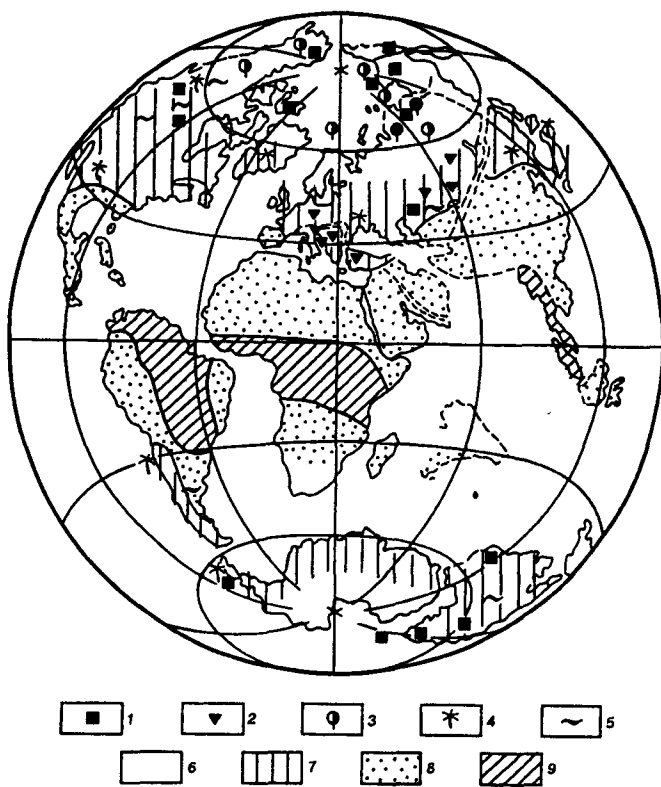


Рис. 1.3.3. Климатическая зональность в позднемиоценовое время (Chumakov, 1985, рис. 5)

1 - угли; 2 - бокситы и латериты; 3 и 4 - растительность: 3 - теплоумеренной зоны, 4 - теплых зон (экваториальной, тропической, субтропической); 5 - теплолюбивые **тетраподы**; 6-9 - климатические зоны: 6 - умеренная, 7 - экстратропическая ("субтропическая" и "тропическая"), 8 - аридная, 9 - экваториальная и субэкваториальная

Гольберт, 1983), что, может быть, обусловлено наличием теплых течений (Frakes, 1986; Соколова, 1989).

Детальная карта возможного распределения зимних и летних температур поверхностных вод для "среднего мела" (поздний альб - ранний сенман) дана Л. Ллойдом (Lloyd, 1982). Температура поверхностных вод у экватора в это время достигала 27-30°C, а в приполярной области зимняя температура была около 17°C (Lloyd, 1982) или значительно ниже (Varron, 1983). Однако, следует отметить, что существуют представления о наличии в раннемеловое время интервалов (**валанжин**, поздний апт - ранний альб), когда температура вод северных полярных морей была не выше 0°, что создавало условия для образования глендонитов (Каплан, 1978; Brandt, 1986; Kemper, 1987a).

Согласно данным, полученным для Северного моря, по наличию глендонитов можно судить, что основные похолодания были во второй половине берриаса - валанжине, в конце баррема - начале альба, в сенмане - коньяке и в конце кампана - Маастрихте, причем в эти интервалы климат был таким же, как во время похолодания четвертичного периода.

О холодных условиях в высоких широтах, в частности в районе Австралии в раннемеловое время говорят наличие колец в ископаемой древесине, определенные морфологические особенности **лабиринтодонтных** амфибий и

данные изотопного анализа (Rich et al., 1988), а также присутствие экзотических блоков, которые, по-видимому, имеют ледниковое происхождение (Frakes, Francis, 1988).

Однако подробный анализ геологических и палеонтологических данных для середины мелового времени (апт - турон), проведенный в последнее время большим коллективом под руководством Н.М. Чумакова (Чумаков и др., 1995), показал, что в течение всего этого времени постоянные ледниковые и ледовые шапки и многолетняя мерзлота в полярных областях отсутствовали. Имели место лишь кратковременные похолодания, местами приводившие к сезонным **замерзаниям** морей, что, по-видимому, и обуславливало локальное и **эпизодическое** формирование глендонитов. В высоких широтах, по данным этих исследователей, преобладал высокоширотный умеренный климат, особенностями которого были резкая световая и температурная сезонность и периодические колебания от умеренно-холодного до умеренно-теплого, а в средних широтах господствовал влажный и перемененно влажный теплый климат.

В раннемеловое время **гумидные** экваториальные и субэкваториальные условия существовали в северной части Южной Америки, в центре Африки, в восточной части Тетиса и в Юго-Восточной Азии. Гумидные же тропические и субтропические условия были на большей части Северной Америки и Европы, на юге Сибири, в Казахстане, на Дальнем Востоке, а в южном полушарии — на юге Южной Америки, на севере Антарктики и на большей части Австралии. Аридные тропические и субтропические зоны охватывали центральную часть Южной Америки, Центральную Америку, запад Северной Америки, Северную Африку и юг этого континента и **большую** часть юга Евразии. Существовал Южно-Атлантический бассейн, протягивавшийся далеко вглубь **Гондваны**, а также три пояса эвапоритовой седиментации — **Западно-Американский**, Южно-Евразийский и Северо-Афро-Аравийский. Области умеренного климата были ограничены северными районами Северной Америки и Гренландии, севером Евразии, самым югом Южной Америки и западом Антарктиды (Stevens, 1971a; Вахромеев, 1975; Ронов, Балуховский, 1981; Ушаков, Ясаманов, 1984a, б; Ясаманов, 1985; Chumakov, 1985; Жарков, 1989). Расположение климатических зон варьировало в течение раннего мела, что видно из карт, составленных Н.М. Чумаковым с соавторами (Чумаков и др., 1995) для середины мелового времени.

В поздне меловое время аридные зоны сократились в связи с гумидизацией климата; **эвапоритовые** бассейны в эту эпоху имели наименьшее для мезозоя распространение. В конце позднего мела расширились в связи с похолоданием области умеренного климата (Ager, 1981; Ронов, Балуховский, 1981; Hallam, 1984c; Соколова, 1989).

Уровень океана в течение мелового периода был в целом очень высоким (Hancock, Kauffman, 1979; Лисицын и др., 1980; Hallam, 1981b; Howarth, 1981; Фишер, 1986). Только в начале раннего мела он спускался несколько ниже 100 м, затем же начал повышаться, достигнув в конце готерива - начале баррема 200 м; в течение баррема и апта уровень понизился примерно до 150 м, а с середины апта начал повышаться и достиг максимума (более 250 м) в раннем туроне. В коньяке - кампане уровень океана оставался достаточно постоянен - 200–250 м, а в Маастрихте понизился, но в среднем был выше 200 м (Naq et al., 1987). Таким образом основные падения уровня состоялись в конце берриаса - начале валанжина, раннем апте, позднем туроне и позднем Маастрихте, а основные пики - в позднем альбе, раннем туроне, коньяке, среднем сантоне и раннем кампане - начале Маастрихта (Hancock, Kauffman, 1979; Kauffman, 1980; Howarth, 1981; Ager, 1981; Hallam, 1984a; Naq et al., 1987; S. Stanley, 1995; Алексеев и др., 1996).

В связи с высоким стоянием уровня и очень большие площади континентов были заняты **эпиконтинентальными** морями, особенно в поздне меловое время при

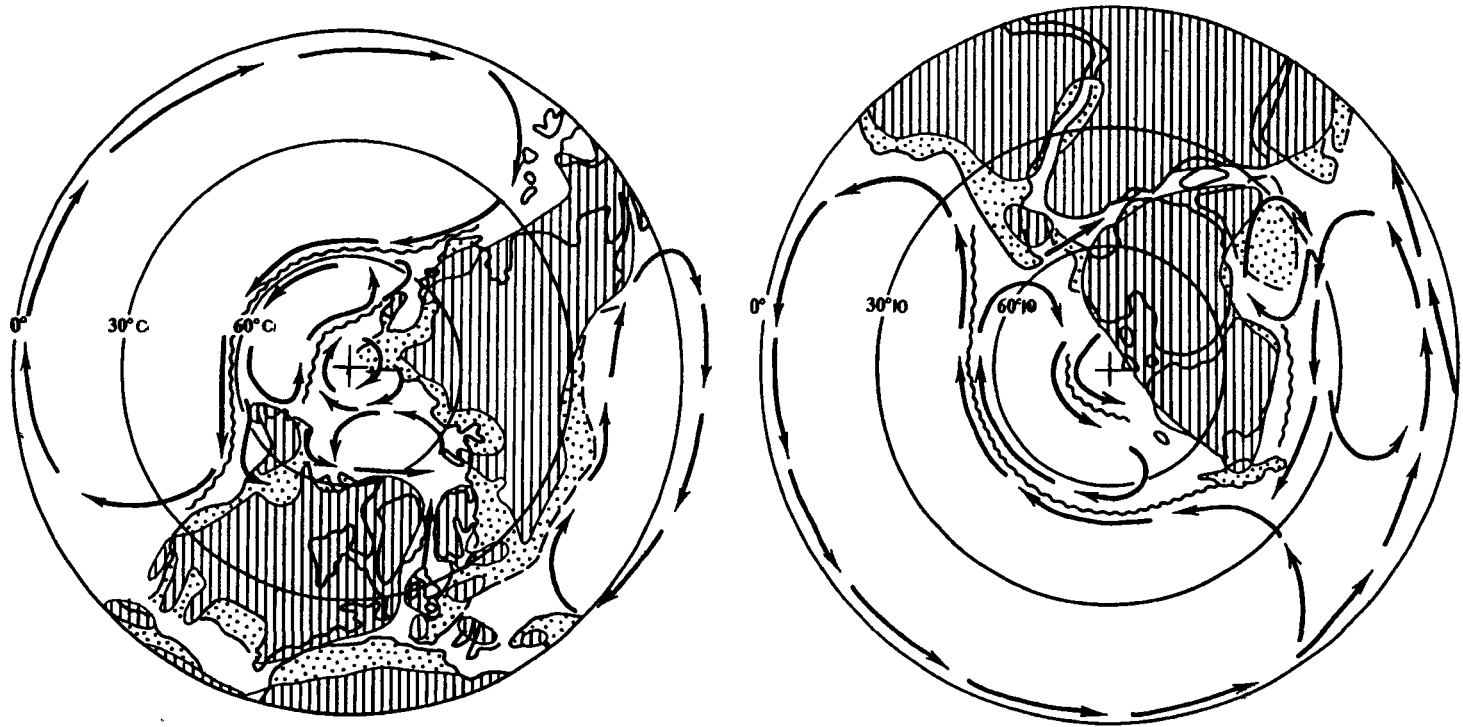


Рис. 1.3.4. Гипотетическая схема течений в раннемеловое время (Stevens, 1980, рис. 5)

Волнистой линией показаны зоны конвергенции океанической системы течений

наиболее широкой трансгрессии, начавшейся еще в конце раннего мела. Эта трансгрессия прерывалась лишь в отдельные интервалы времени небольшими регрессиями, однако в конце поздне мелового времени, в Маастрихте, регрессия стала глобальной (Ager, 1981; Hallam, 1981b), хотя есть указания на кратковременную трансгрессию в некоторых регионах в позднем Маастрихте, усложнившую **эвстатическую** регрессию (Найдин и др., 1986; Hansen et al., 1987).

Трансгрессии и регрессии, вероятно, были вызваны тектоническими движениями - образованием срединных океанических хребтов, погружением участков океанического дна и пр. (Cooper, 1977; Ager, 1981; Schlanger et al., 1981; Howarth, 1981; Найдин, 1985), но, возможно, и за счет изменений количества воды - возникновения эндогенной воды при подводном вулканизме (Ронов, 1964; Найдин, 1985). Существует также мнение, что значительных падений уровня, кроме кратковременного в туроне, в течение мелового времени не было, а происходило непрерывное повышение с кратковременными остановками и небольшими понижениями (Lewy, 1990).

Система течений в меловом океане была реконструирована в ряде работ. Характерной чертой океанической циркуляции в меловое время была система циркумэкваториальных течений через Тетис и центральную часть палео-Пацифики с **циркумглобальным** поясом теплых вод (рис. I.3.4). Теплые течения (Палеогольфстрим и др.) из низких широт распространялись как на север - в Сибирский и Канадский бассейны в частности, так и на юг, в южную часть палео-Тихого океана, доходя до высоких широт. В конце позднего мела из-за дрейфа континентов влияющие теплые циркумэкваториальных течений начало ослабевать (Найдин, 1972; Сакс, 1972; Gordon, 1973; Худолей, 1976; Зилитинкевич и др., 1976; Ager, Walley, 1977; Stevens, 1980; Лисицын и др., 1980; Lloyd, 1982; Ушаков, Ясаманов, 1984б; Соколова, 1989). Происходили изменения циркуляции и в области высоких широт, в частности - формирование северного полярного апвеллинга (Kitchell, Clark, 1982).

В течение мелового времени несколько раз имели место "бескислородные события", результатом которых было формирование "черных сланцев", т.е. осадков с повышенным содержанием органического углерода. Таких событий было, по крайней мере, три: во второй половине раннего мела (поздний баррем - альб), на рубеже сеномана и турона и во второй половине позднего мела (Schlanger, Jenkins, 1976; Arthur, Schlanger, 1979; Москвин, 1979; Jenkins, 1980; Лисицын, Богданов, 1983; Wilde, Berry, 1984, 1986; Hallam, 1984a; Фишер, 1986; Arthur et al., 1988). Причины этих событий и их глобальность дискутируются, но обычно подчеркивается их связь с глобальным подъемом уровня моря (Найдин и пр., 1986; Roth, 1989). В течение "бескислородных событий" (аноксии) океаническая циркуляция была замедленной, вертикальное перемешивание незначительным, а вентиляция глубин плохой (Roth, 1989). Расширились зоны с минимальным содержанием кислорода, дефицит которого приводил к захоронению органических веществ на глубинах и в некоторых **шельфовых** фациях (Arthur, Schlanger, 1979; Parrish et al., 1982; Bralower, Thierstein, 1984).

I.3.2. ХАРАКТЕР ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ НА ШЕЛЬФАХ¹

Для мелового периода в целом был характерен максимальный для мезозоя и кайнозоя объем осадков, что было связано с огромными морскими пространствами (суша занимала лишь около 15-20% поверхности Земли). На шельфах преобладали **песчано-глинистые**, карбонатные, **карбонатно-обломочные** и подводно-вулканогенные отложения, а временами - **фосфоритоносные** и углеродсодержащие (Хаин

¹ Раздел составлен Е.Н. Невесским.

и др., 1983; Ронов и др., 1986; Жарков и др., 1995); в раннемеловое время достаточно широко были развиты **эвапоритовые** осадки, распространение которых в позднем мелу сократилось (Parrish et al., 1982; Жарков, 1989) (см. рис. I.3.1 и I.3.2).

На отдельных этапах (поздний баррем - средний альб и поздний сеноман - ранний турон) формировались богатые органическим веществом отложения, образование которых было связано с аноксией океанов.

По данным А.Б. Ронова, В.Е. Хаина и А.Н. Балуховского (1989), в раннемеловое время на Североамериканской платформе моря окаймляли центральную сушу с севера, запада, юга и узкой полосой с юго-востока, причем в северных бассейнах отлагались **терригенные** - глинистые и **песчано-глинистые** осадки, а на юге - карбонатные и **терригенно-карбонатные**. В центральной части западной площади распространения морей их существование не было постоянным, так что здесь морские **отложения** чередовались с континентальными. На юге были широко развиты **эвапориты**. Для морей юга Северной Америки было характерно возникновение крупных барьерных рифов и биогермов, которые отгораживали лагуны, в которых происходило накопление эвапоритов.

Огромные площади платформенные моря занимали в регионах Западной и Северной Европы, Восточноевропейской платформы, арктических морей, Западной Сибири, Казахстана, Средней Азии. Здесь господствовало терригенное осадконакопление, в периоды регрессий моря отступали и начиналось образование континентальных отложений.

На территории развивавшегося Атлантического океана в раннемеловое время существовали мелководные моря и **лагунообразные** водоемы, в которые поступало значительное количество терригенного материала с прилегавших континентов, приносившееся реками (Тимофеев, Еремеев, 1987).

Краевые платформенные моря окружали и Африканскую платформу, наиболее широкими они были на северо-востоке, где они соединялись с океаном Тетис. Характерными осадками были карбонатные и терригенно-карбонатные, а в районе Аравийского п-ва - песчаные и **песчано-карбонатные**. Узкие краевые моря с преимущественно **терригенными** осадконакоплением **окоугуривали** с северо-запада и севера **Индостанскую** платформу.

На территории Австралийской платформы моря были широко распространены, занимая почти ее половину. В этих морях отлагались глинистые, глинисто-песчаные, реже песчаные осадки. Очень неустойчивыми были условия осадконакопления на Южноамериканской платформе, где море существовало постоянно только на небольших участках на юге и востоке, а на западе вдоль края платформы морские бассейны возникали и исчезали, сменяясь континентальными обстановками. На Антарктической платформе моря практически отсутствовали, существовали лишь небольшие краевые бассейны у северных берегов.

На пассивных окраинах шло разрастание карбонатных платформ, на которых формировались рифовые структуры.

Шельфы морей активных окраин, как правило, были очень узкими и примыкали либо к шельфам платформенных морей, либо непосредственно к суше. В низких широтах на этих шельфах преобладали карбонатные осадки (Мексика, Мексиканский залив, Средиземное море и прилегающие районы Южной Европы и Ближнего Востока, Крым, Кавказ, Копетдаг, Индонезия), а в высоких широтах отлагались главным образом терригенные осадки.

В позднемеловое время площадь морей, занимавших платформы, увеличилась (до 40% от площади континентов). В начале позднего мела расширились области карбонатонакопления, но во второй половине этого времени они вновь сократились. Широко были развиты **подводно-вулканогенные** формации континентальных окраин (Хаин и др., 1983).

В Северной Америке на западе образовалось широкое эпиконтинентальное море, смыкавшееся с морями прогибов Кордильер; в западной части (ближе к Кордильерам) преобладали **терригенные** глинистые, реже **песчано-глинистые** осадки, а восточнее и на юге платформы господствовали карбонатные (писчий мел) и **терригенно-карбонатные** отложения; местами в районе Мексиканского залива отлагались **эвапориты**.

Большая часть континента Евразии, включая Туранскую и Западно-Сибирскую плиты, подверглись самой обширной в мезозое эпиконтинентальной трансгрессии. В южных районах господствовали карбонатные осадки, а в восточных, а также на севере в области современных арктических морей преобладали терригенные - песчаные, песчано-глинистые и глинистые отложения. В районах развития карбонатов характерны отложения писчего мела (Ронов и др., 1989).

В северо-восточной части Атлантического океана продолжали существовать **прибрежно-морские** обстановки, к западу сменявшиеся относительно глубоководными (Тимофеев, Еремеев, 1987).

Расширились площади краевых и **эпиконтинентальных** бассейнов на Африканской платформе. На севере эти моря соединялись с океаном Тетис; осадконакопление в них преобладало карбонатное. В обширном эпиконтинентальном бассейне, располагавшимся на территории современного Нигера и Нигерии, отлагались **терригенно-карбонатные** осадки, а на шельфе Анголы и Намибии - карбонатные. Осадконакопление в краевых морях Индостанской платформы изменило свой характер по сравнению с **раннемеловым** и стало преимущественно карбонатным.

На Австралийской платформе моря сократились в размерах, сохранившись лишь по краям. На севере преобладали глинистые осадки, на узких шельфах вдоль западных и восточных берегов - терригенно-карбонатные; в районе Большой песчаной пустыни на северо-западе континента существовал значительный водоем, в котором отлагались песчаные осадки.

На Южноамериканской платформе узкие краевые моря существовали вдоль восточных, южных и западных берегов. Временами на юге они расширялись и ингрессировали в долины современных рек Парагвая и других соседних территорий. В северных районах на шельфах преобладали карбонатные отложения, а в южных - терригенные. Краевые моря Антарктической платформы тянулись узкой полосой вдоль всех берегов; более обширным было море в районе Уэдделла и моря Росса, повсюду отлагались песчано-глинистые осадки.

Наиболее широкие шельфы морей активных окраин были в районах Мексики и Мексиканского залива, севера Южной Америки, Средиземноморья, Кавказа, юго-западной Азии, запада Бирмы и Таиланда и восточной части Бенгальского залива. На всех этих шельфах господствовало карбонатонакопление. Вдоль побережий Южно-Китайского моря и в районе юго-восточной части о-ва Калимантан на шельфах формировались главным образом терригенные — глинисто-песчаные и песчаные отложения. Такой же тип осадконакопления был характерен для шельфа бассейнов, располагавшихся к югу и востоку от Новой Зеландии, а также шельфа района моря Беллингаузена у северо-западных берегов Антарктиды (Ронов и др., 1989).

Очень характерным для шельфов **позднемеловых** морей, особенно средних и низких широт, было распространение карбонатных осадков, возникших за счет **известьывыделяющих** планктонных организмов, особенно кокколитофорид и фораминифер. Эти осадки, превратившиеся в процессе диагенеза в писчий мел, не имеют и не имели аналогов ни в современных, ни в древних бассейнах и отлагались на глубинах **100–200 м** (Найдин и др., 1986). В зонах перехода от континентов к океану в низких широтах формировались крупные рифовые сооружения (Файбридж, 1968; Москвин, 1979; Найдин, 1979; Конохов, 1988).

Для **поздне мелового** времени было характерно значительное фосфатонакопление на шельфах Атлантического океана, в краевых и **эпиконтинентальных** морях Тетиса, в эпиконтинентальном бассейне Западно-Сибирской плиты и других бассейнах (Занин, 1981). Поздне меловое время было также эпохой интенсивного морского **кремне накопления** (Николаева, 1981a, б; **Kitchell, Clark, 1982**) и образования морских оолитовых железных руд (Николаева, 1981a, б).

1.3.3. СОСТАВ ФАУНЫ И ФЛОРЫ ШЕЛЬФОВ

Как уже отмечалось в очерке по юрскому периоду, на границе юры и мела особых изменений фауны и флоры не произошло, хотя роль отдельных групп изменилась.

В течение мелового периода состав таксонов высокого ранга также практически не изменился. В его начале появились два отряда двустворчатых моллюсков - *Poromyida* и *Cuspidariida*, и, возможно, отряд **Trachylinida** из подкласса *Hydroidea* (класс *Hydrozoa*), сомнительные находки которого известны из верхне-юрских отложений. Бесспорные представители отряда *Sepiida* (головоногие моллюски) отмечаются лишь с начала позднего мела. В конце позднего мела берет начало отряд *Clupeasteroidea* из морских ежей (табл. 1.3.1).

На шельфах меловых морей среди бентоса господствовали двустворчатые моллюски, обычными были **фораминиферы**, губки, кораллы, гидроидные полипы, **брахиоподы**, мшанки, **гастроподы**, **скафоподы**, **остракоды**, циррипедии, **малакостраки** и другие ракообразные, морские ежи, криноидеи, офиуроидеи, морские звезды, голотуриоидеи, черви (**полихеты**, **приапулиды** и др.); более редкими были **строматопороидеи**, **полиплакофоры** и некоторые другие группы. В состав донной растительности входили разнообразные водоросли - зеленые и красные; цианобактерии стали менее распространенными, чем в ранние периоды.

К нектону и нектобентосу, представители которого частично питались за счет бентоса, относились головоногие моллюски, рыбы, пресмыкающиеся (**Vambach, 1983; Thayer, 1983; Шиманский, 1987** и др.).

Следует отметить, что во второй половине меловой эпохи резко повысилась роль хищников, в том числе многочисленных моллюскоедов среди гастропод, а также ракообразных, головоногих колеоидей, рыб и птиц (**Vermeij, 1977; Taylor, 1981**).

Планктон, служивший пищей для многих **бентосных** организмов, был очень многочисленен и разнообразен. Среди фитопланктона преобладали динофлагеллаты и **кокколитофориды**, в середине периода появились **силикофлагеллаты**, пик которых приходился на поздне меловое время, и диатомовые, а другие группы имели меньшее значение. Среди зоопланктона господствовали радиолярии, а во второй половине мелового времени - планктонные фораминиферы; встречались **тинтинниды**, численность которых в начале периода была значительной, а затем уменьшилась (**Downie, 1967; Tappan, 1968; Tappan, Loeblich, 1973; Fischer, Arthur, 1977; Планктон и органический мир пелагиали..., 1979; Kemper, 1982b; Benda, 1982; Knoll, 1989**).

Вторая половина раннего мела (баррем - апт) некоторыми исследователями рассматривается как время возникновения "современного океана" (**Renard, 1986**), что отражалось в становлении пелагической фауны и флоры современного типа, а именно в массовом развитии планктонных фораминифер и диатомовых водорослей, а также других пелагических представителей фито- и зоопланктона (**Taylor, 1980; Kemper, 1982b; Benda, 1982**).

В течение мелового периода отмечалось несколько эпизодов вымираний и изменений в составе органического мира - в апте, в конце сеномана - начале турона и

Таблица I.3.1. Распространение таксонов высокого уровня морских бес позвоночных в меловом периоде

Таксоны	J ₃	K.	K ₂	P ₁
Тип Protozoa				
Класс Sarcodina				
Подкласс Foraminifera				
Отряд Allogromiina				
Отряд Textulariina				
Отряд Miliolina				
Отряд Rotaliina				
Подкласс Radiolaria				
Тип Porifera				
Класс Porifera				
Отряд Hexactinellida				
Отряд Demospongia				
Отряд Carcarea				
Отряд Sclerospongia				
Отряд Chaetida	?	?	?	?
Класс Sphinctozoa				
Класс Stromatoporoidea				
Тип Coelenterata				
Класс Hydrozoa				
Подкласс Hydroidea				
Отряд Trachylinida	?			
Отряд Hydroida				
Отряд Sphaeractinida	-----			
Отряд Hydrocorallina				
Подкласс Syphonophora	-----	-----	-----	-----
Класс Scyphozoa				
Класс Anthozoa				
Подкласс Alcionaria				
Подкласс Hexacoralla				
Отряд Scleractinia				
Отряд Actinaria				
Тип Mollusca				
Класс Monoplacophora				
Класс Polyplacophora				
Класс Solenogastres				
Класс Gastropoda				
Подкласс Prosobranchia				
Отряд Archaeogastropoda				
Подотряд Bellerophonitina				
Подотряд Macluritina				
Подотряд Pleurotomariina				
Подотряд Patellina				
Подотряд Trochina				
Подотряд Neritopsina				
Отряд Caenogastropoda				
Подкласс Opisthobranchia				
Класс Bivalvia				
Отряд Stenodontida				
Отряд Praecardiida				
Отряд Solemyida				
Отряд Actinodontida				
Отряд Cyrtodontida				
Отряд Pectinida				
Отряд Pholadomyida				

Таблица 1.3.1. (продолжение)

Таксоны	J ₃	K,	K ₂	P ₁
Отряд Astartida				
Отряд Carditida				
Отряд Hippuritida				?
Отряд Venerida				
Отряд Poromyida				
Отряд Cuspidariida				
Класс Scaphopoda				
Класс Cephalopoda				
Отряд Orthocerida	-----	-	?	
Отряд Nautilida				
Отряд Ammonitida				
Отряд Phylloceratida				
Отряд Lythoceratida				
Отряд Belemnitida				
Отряд Sepiida	?	?		
Отряд Octopodida				
Отряд Teuthitida				
Отряд Phragmotheutida				
Vermes				
Тип Nematelminthes				
Класс Priapulida	-----	-----	-----	-----
Тип Annelida				
Тип Brachiopoda				
Класс Inarticulata				
Отряд Lingulida				
Отряд Craniida				
Отряд Acrotretida				
Класс Articulata				
Отряд Rhynchonellida				
Отряд Terebratulida				
Тип Bryozoa				
Отряд Cyclostomida				
Отряд Stenoslomida				
Отряд Cheilostomida				
Тип Arthropoda				
Класс Onychophora				
Класс Crustacea				
Подкласс Gnathostraca				
Отряд Phyllopoda				
Подкласс Maxillopoda				
Отряд Copepoda	-----	-----	-----	-----
Отряд Cirripedia	-----	-----	-----	-----
Подкласс Cephalocarida	-----	-----	-----	-----
Класс Crustacea				
Подкласс Malacostraca				
Отряд Anaspidacea				
Отряд Mysidacea				
Отряд Tanaidacea				
Отряд Isopoda				
Отряд Decapoda				
Подкласс Ostracoda				
Отряд Myodocopida				
Отряд Podocopida				
Отряд Podocopa				

Таблица 1.3.1. (окончание)

Таксоны	J ₃	K ₁	K ₂	P ₁
Тип Echinodermata				
Подтип Crinozoa (Pelmatozoa)				
Класс Crinoidea				
Отряд Articulata				
Подтип Asterozoa				
Класс Stelleroidea				
Подкласс Ophiuroidea				
Подтип Echinozoa				
Класс Echinoidea				
Отряд Cidaroida				
Отряд Orthopsida				
Отряд Echinothurioida				
Отряд Diadematoidea				
Отряд Pedinoida				
Отряд Pygasteroida				
Отряд Arbacioidea				
Отряд Salenioida				
Отряд Temnopleuroidea				
Отряд Hemicidaroida				
Отряд Phymosomatoida				
Отряд Echinoida			?	
Отряд Holactypoida				
Отряд Clypeasteroida			—	
Отряд Cassiduloida				
Отряд Holasteroida				
Отряд Spatangoida				
Класс Holothuroidea				
Тип Hemichordata				
Подтип Stomochordata				
Отряд Rhabdopleuridea (= Pterobranchia)				
Тип Chordata				
Подтип Urochordata				
Подтип Cephalochordata				

в Маастрихте, касавшихся в основном таксонов ниже отрядного уровня. В конце сеномана - начале **туруна** имело место значительное вымирание, охватившее как **бентосные** (губки, морские ежи), так и **нектонные** (головоногие, рыбы) и планктонные (**динофлагеллаты**, **глобигериниды** из фораминифер) организмы (Serpkoski, Raup, 1986; Masse, Philip, 1986; Jones, Nicol, 1986; Elder, 1987, 1989; Sohl, 1987; Jarvis et al., 1988; S. Stanley, 1990; Johnson, Kauffman, 1990; Harries, Kauffman, 1990).

Это вымирание, по-видимому, не было единичным актом, а шло ступенчато и состояло из ряда повторных вымираний, миграций и реорганизаций сообществ (Elder, 1987, 1989; Harries, Kauffman, 1990), что сопровождалось и видообразованием (Roth, 1989).

Изменение органического мира в апте и конце сеномана - начале турона, вероятно, вызывалось периодическим развитием аноксии океана, ускорением захоронения Сорг и уменьшения поступления растворенного углерода в океанические воды, повышением уровня кислородного минимума (до 100–200 м ниже поверхности воды) и распространением зоны дефицита кислорода на **эпиконтинентальные** обстановки, что было обусловлено глобальным подъемом уровня океана и

трансгрессией (Jenkins, 1980; Schlanger et al., 1987; Arthur et al., 1987a; Jarvis et al., 1988; Hallam, 1989; Elder, 1989; Leary et al., 1989). Могли играть роль и другие - тектонические, океанографические, климатические факторы и проявления вулканизма (Thierstein, Berger, 1978; Crumière, Crumière-Airaud, 1989; Vogt, 1989; Elder, 1989). В качестве "пускового механизма" некоторыми исследователями рассматривается также столкновение с космическим телом или "дождь" комет (Hut et al., 1987). При таких вымираниях снижение продуктивности вод и сохранение пищевых ресурсов прежде всего отражалось на зоопланктоне и **сестонофагах** (Paul, Mitchell, 1994).

Однако основной кризис всей **биоты** и в том числе бентоса имел место в Маастрихте. Особенно интенсивному вымиранию подверглись планктонные организмы. Так, среди представителей известкового наннопланктона вымерли около 85% видов, 70% родов, 30% семейств; массовое вымирание коснулось силикофлагеллат, динофлагеллат, кокколитофорид, планктонных фораминифер, радиолярий, тогда как диатомовые и **празиофитовые** перешли этот рубеж без особых изменений. Резкое вымирание отмечено также для зависевших от планктона животных, живших в толще воды, — аммоноидей, белемноидей, морских рептилий и костистых рыб.

Из **бентосных** организмов наиболее пострадали двустворчатые моллюски (среди которых исчезли отряд Hippuritida и многие семейства других отрядов, в частности **иноцерамиды**), губки, строматопороидеи, морские ежи. В то же время ряд групп — **гастроподы**, **скафоподы**, криноидеи, **остракоды**, некоторые группы двустворчатых моллюсков на рубеже мела и палеогена не претерпели особых изменений, а **брахиоподы** и мшанки были затронуты на уровне ниже семейственного (Bramlette, Martini, 1964; Newell, 1965, 1972; Tappan, 1968, 1982; Tappan, Loeblich, 1972; Москвин и др., 1972; Найдин, 1976б; Сакс, 1976а; Russell, 1977; Fisher, Arthur, 1977; Cretaceous-Tertiary boundary events Symposium, 1979; **Вужак**, Williams, 1979; Москвин, 1979, 1989; Развитие и смена **беспозвоночных...**, 1980; Развитие и смена **моллюсков...**, 1981; Развитие и смена простейших, кишечнополостных и **червей...**, 1981; Emiliani et al., 1981; **Шиманский, Соловьев**, 1982; Cretaceous-Tertiary extinctions..., 1982; Perch-Nielsen et al., 1982; Sepkoski, 1982; Thierstein, 1982; Ward, 1983; Алексеев, 1984, 1986; **Smit, Romein**, 1985; McKinney, 1985; Красилов, 1985; Sepkoski, Raup, 1986; Masse, Philip, 1986; Perch-Nielsen, 1986; Kitchell et al., 1986; Lipps, 1986; Jones, **Nicol**, 1986; Sheehan, Hansen, 1986; Шиманский, 1987, 1991; Hansen et al., 1987; Keller, 1988b; Knoll, 1989; Johansen, 1989a; Bryan, Jones, 1989; Hallam, Perch-Nielsen, 1990; Surlyk, 1990; **Olsem**, Liu, 1993; Соловьев и др., 1994; MacLeod, 1994; Волкова, 1995; Невеская, 1995б; Захаров и др., 1995) (табл. I.3.2).

Следует указать, что наибольшему вымиранию среди бентосных организмов подверглись мелководные сестонофаги, питание которых связано с приносом органического вещества из фотической зоны, а детритофаги и хищники были затронуты вымиранием в меньшей степени. Меньше пострадал и глубоководный бентос (**остракоды**, **фораминиферы**), адаптированный к скудным пищевым ресурсам (Arthur et al., 1987b; Hansen et al., 1987; Rhodes, Thayer, 1991).

В общей сложности в конце мелового времени вымерли **60–75%** видов, более 35% родов и около 20% семейств (Ager, 1981; Алексеев, 1984; Sepkoski, 1986, 1988, 1989). При этом среди родов морских организмов исчезли около 50% бентосных, около 35% планктонных и около 80% **нектонных** (Cretaceous - Tertiary extinction..., 1982).

При таком массовом вымирании таксонов видового и родового уровня и в меньшей степени - семейственного вымирание высоких таксонов было очень незначительным (см. табл. I.3.1). Вымерли представители трех отрядов головоногих моллюсков (Ammonitida, **Phylloceratida**, **Lithoceratida**) и трех отрядов морских ежей

Таблица 1.3.2. Число семейств основных групп **бентосных** беспозвоночных в раннем мелу - эоцене (Невесская, 1995б)

Таксоны	Мел		Палеоген		
	Ранний	Поздний	Палеоцен		Эоцен
			Дании	Монстанет	
Фораминиферы	24	47	45	46	55
Строматопороидеи		5	7	7	7
Губки (в целом)		90		45	
Сфинктозои		5	7	7	7
Склерактинии	41	47	37	37	38
Гидроидные (в целом)	3	1	1	1	1
Сферактиниды	1	1	-	-	-
Брахиоподы	18	17		14	
Мшанки	30	34	36	35-36	около 60
Гастроподы	65	106 (в маастрихте 93)	97	101	108
Двустворчатые моллюски (в целом)	87	98 (в маастрихте 86)	76	79	85
Гипшуритиды	6	6	7	1 род	-
Скафоподы	2	2	2	2	2
Остракоды	11	12	12	13	13
Морские ежи (в целом)	29	43 (в маастрихте 38)	30	33	45
Гемцидароиды	2	2 (в маастрихте 1)	-	-	-
Ортопсида	1	1	-	-	-
Клипеастероида	-	?	?	1	6
Криноидеи	20	17	7	9	
Морские звезды	15	16	16	16	16

(**Orthopsida, Pygasteroidea, Hemicidaroida**), а также подавляющее большинство рудистов (отряд **Hippuritida** из двустворчатых моллюсков).

К тому же надо отметить, что некоторые группы животных и растительных организмов начали испытывать упадок раньше конца Маастрихта, так что вымирание не было одновременным и катастрофическим. Даже для планктонных организмов - известкового наупланктона и фораминифер указываются весьма различные темпы вымирания. Так, по данным **Тирштейна (Thierstein, 1982)**, вымирание известкового **наннопланктона** произошло в течение нескольких тысяч лет, тогда как другие исследователи (**Perch-Nielsen et al., 1982** и др.) считают, что целый ряд видов наннопланктона пережил рубеж мела и палеогена и исчез только в раннем палеоцене. Что касается планктонных фораминифер, то их вымирание началось раньше мел-палеогеновой границы и в основном затронуло редкие, уже находившиеся в состоянии упадка специализированные формы, тогда как доминировавшие в конце Маастрихта виды были космополитами, толерантными к широкому спектру условий среды; они пережили мел-палеогеновый рубеж без резких изменений в обилии и подверглись вымиранию лишь спустя 100 тысяч лет после начала палеогена, по-видимому, вследствие конкуренции с вновь возникшими третичными видами (Keller, 1988a, 1989; Lamold, 1990; Keller et al., 1994). Сходные данные имеются и для других групп. Так, упадок аммоноидей начался с коньяка, а в Маастрихте оставались только длительно существовавшие формы. То же указывается для иноцерамид (двустворчатые моллюски),

динозавров, млекопитающих, наземных растений (Clemens et al., 1981; Thierstein, 1982; Шиманский, Соловьев, 1982; Ward, 1983; Kauffman, 1984; Smit, Romein, 1985; Buffetaut, 1985; Ward et al., 1986; Jaeger, 1986; Wedmann, 1986; Roth, 1987; Officer et al., 1987; Buffetaut, 1987; Hansen et al., 1987; Jones et al., 1987; Ward, MacLeod, 1988, 1994; Kennedy, 1989; Hoffman, 1989 a, b; Holland, 1989; Keller, 1989; Kennedy, 1989; Knoll, 1989; Шиманский, 1991; Rhodes, Thayer, 1991; MacLeod, Keller, 1991; Monastersky, 1992; MacLeod, 1994; Корчагин, 1995).

Основной причиной, вызвавшей интенсивное вымирание и изменение биоты при переходе от мела к палеогену, по-видимому, было падение первичной продуктивности, вызвавшее резкое сокращение питательных веществ (Bramlette, 1965; Tappan, 1968; Zachos et al., 1988, 1989; Rhodes, Thayer, 1991 и др.). Но, что обусловило уменьшение первичной продуктивности, - это пока не имеет общепринятого объяснения. Выдвигаются две основные группы гипотез: внеземные и земные (Donovan, 1989 и др.).

Сторонники внеземных факторов (импактная гипотеза, **столкновение** с кометой), а именно падения болида или прохождения Земли через скопление комет ("дождь" комет) предполагает, что эти явления вызвали возникновение огромного пылевого облака, которое, затмив Солнце, привело к нарушению процесса фотосинтеза в течение нескольких лет и к массовому вымиранию фитопланктона, а затем - к вымиранию питавшихся за счет фитопланктона животных. К воздействию затмения присоединилось влияние кислотных дождей (Alvarez et al., 1980, 1984; Hsu, 1980, 1982, 1989; Smit, Hertogen, 1980; Ganapathy, 1980; Hsu et al., 1982; Pollack et al., 1983; Wollbach et al., 1985, 1988; Алексеев, 1986; Hut et al., 1987; Prinn, Fegley, 1987; Silvestru, 1988; Smit et al., 1988; Van den Berch, 1989; Алексеев и др., 1990; Kaiho, 1992 и др.). Экспериментальная проверка этой гипотезы на современном фитопланктоне показала вероятность воздействия затемнения и кислотных дождей на фитопланктон, однако не столь резкого, как постулировалось сторонниками импактного события (Griffis, Chapman, 1988, 1990), так что достаточных доказательств в пользу импактной гипотезы вымирания нет. Против же этой гипотезы говорит характер вымирания — селективного и постепенного: одни группы вымерли полностью, другие частично, третьи вообще не пострадали, да и вымирание, как уже говорилось, не было одновременным (Russell, 1977; McLean, 1985a, b; Smit, Romein, 1985; Н. Hansen et al., 1986; Hallam, 1987; Officer et al., 1987; Johansen, 1989; Keller, 1989, Соловьев и др., 1995; Jablonski, Raup, 1995 и др.). Что касается геохимических и физических доказательств, то "пики" концентрации иридия были выявлены и ниже и выше границы мела и палеогена и могли быть результатом усиления вулканизма; **микросферулы** могли иметь органическое и вулканическое происхождение; структуры кварца, трактуемые как ударные, могли быть результатом метаморфизма; повышение кислотности вод вследствие импакта не было достаточным для такого снижения pH, которое бы вызвало вымирание планктонных фораминифер и кокколитофорид и т.д. (Officer, Drake, 1983, 1985, 1989; Officer et al., 1987; Sahni, 1988; Hoffman, 1989 a, b; Officer, 1990; Захаров, Лапухов, 1991; D'Hondt et al., 1994).

Среди земных причин вымирания конца мелового периода называются многие. Самой ранней из них была гипотеза Н. Ньюэлла (Newell, 1965), основанная на предположении о нарушении океанической циркуляции, быстром захоронении питательных веществ и возникновении стагнации, т.е. дефицита кислорода. Эта гипотеза была поддержана другими исследователями (Zachos, Arthur, 1986; Brinkhuis, Zachariasse, 1988; Zachos et al., 1989), установившими наличие падения первичной продуктивности поверхностных вод, вероятно, вызванного прекращением интенсивного перемешивания вод.

Вымирание, по мнению ряда исследователей, могло быть также обусловлено: а) глубокой глобальной регрессией конца мела (Wiedmann, 1969; Cooper, 1977;

Hallam, 1984a; Ginsburg, 1986; Jaeger, 1986; House, 1989), приведшей к сокращению площади морей, изменению рельефа дна, характера **осадконакопления** и другим изменениям среды и вымиранию **бентосных** организмов; б) усилением вулканической деятельности (Officer, Drake, 1983, 1985; Campsie et al., 1984; McLean, 1985 a, b, 1988; Officer et al., 1987; **Courtillot**, Cisowski, 1987; **Erickson III**, Dickson, 1987; **Crocket et al.**, 1988; **Sahni**, 1988; **Rice**, 1990; **Leary**, Rampino, 1990; **Kremp**, 1993), что вызвало сходные с действием импакта явления: кислотные дожди, повышение кислотности поверхностных вод Океана, а также распространение токсических рассеянных элементов и в результате - гибель известкового планктона; выброс продуктов извержения (пыль, аэрозоли) мог привести к разрушению озонового экрана, затемнению атмосферы и похолоданию; за счет излияний мог возникнуть тепличный эффект из-за увеличения в атмосфере содержания углекислоты; в) сочетанием регрессии и вулканизма (Ekdale, Bromley, 1984; Hallam, 1987, 1989; Officer et al., 1987; Officer, Drake, 1989); г) опреснением поверхностного слоя воды за счет притока опресненных вод из Арктического бассейна, которое сочеталось с уменьшением содержания кислорода в толще воды ниже этого поверхностного слоя; при этом планктонные организмы вымирали из-за опреснения, **бентосные** - из-за дефицита кислорода, а наземные - из-за понижения температуры и сокращения количества атмосферных осадков (Gartner, Keany, 1978; Thierstein, Berger, 1978; Gartner, McGuirk, 1979; **Thierstein**, 1982); д) похолоданием (S. Stanley, 1984), которое фиксируется по изотопам кислорода раковин планктонных и бентосных **фораминифер** и могло вызвать в океанах и морях усиление циркуляции и перемешивание обедненных кислородом глубинных вод с **шельфовыми**, обусловившие наряду с понижением температуры дефицит кислорода (Wilde, Berry, 1986), а на суше - снижение интенсивности выветривания и уменьшения приноса питательных веществ в моря (Bramlette, 1965); е) повышением щелочности океана (Caldera et al., 1990); ж) уменьшением гетерогенности океанических вод в связи со снижением термального градиента (Lipps, 1986); з) биотическими причинами, а именно распространением листопадной растительности, что вызвало увеличение почвенного покрова и уменьшение питательных веществ, поступавших с суши в моря и океаны, что вызвало вымирание фитопланктона, а затем питавшихся им консументов (Bramlette, Martini, 1964; Bramlette, 1965; Tappan, 1982; Sheehan, Hansen, 1986; Arthur et al., 1987b; Gallagher, 1991), или же истощением пищевых ресурсов Океана наоборот за счет очень высокой продуктивности фитопланктона и развитием в этой связи "красных" приливов (Найдин, 1986).

К менее распространенным гипотезам относятся гипотезы о вымирании как результате поднятия уровня карбонатной компенсации к поверхности, обусловившего вымирание планктона, а за ним - и других организмов (Worsley, 1971), потепления (Emiliani et al., 1981; Rampino, **Volk**, 1988), кислотных дождей, вызванных биогенными причинами, в частности выделением диметилсульфидов кокколитофорадами (Robinson, 1995), геомагнитных инверсий, вызвавших генетическую изменчивость, появление мутантов и снижение приспособленности видов ряда групп морских и наземных организмов (**Tsakas**, David, 1987), возрастания силы тяжести из-за пересечения Солнечной системой фронта галактической гравитационной волны (Белкин, 1989).

Большинство исследователей в настоящее время сходится на том, что вымирание конца мела было длительным и ступенчатым, не одновременным для разных групп. Скорее всего не было и единой причины вымирания, а имело место сочетание различных факторов (в том числе, возможно, был и импакт), обусловивших общую дестабилизацию условий: усиление вулканизма и связанных с этим явлений, сокращение площади **эпиконтинентальных** морей, общее похолодание, а затем - кратковременное потепление, возникновение дефицита кислорода, уменьшение приноса питательных веществ с суши. На разные группы действовали различные

факторы: на планктонных **фораминиферах** и известковых наннопланктон - уменьшение интенсивности солнечного освещения, изменение химизма и температуры вод, уменьшение количества пищи; на бентосных - брахиопод, двустворчатых моллюсков, мшанок - недостаток пищи, смена карбонатных илов на обогащенные глинистым материалом нестабильные грунты, сокращение **обстановок** обитания, возникновение дефицита кислорода, похолодание и т.д.

Таким образом, на все компоненты **биоты** действовал комплекс абиотических и биотических факторов, и изменения в одной группе **организмов** вследствие **кэзоволюционных** процессов влияли и на остальные группы и на всю биоту в целом (см. **Невесская, 1995б**).

"Пусковым механизмом" для всех этих изменений было резкое снижение продуктивности вод океана за счет быстрого вымирания пелагического планктона, что могло быть обусловлено как неземными, так и земными факторами.

Однако это катастрофическое абиотическое событие наложилось на уже происходившую в конце мелового периода реорганизацию биоты, в том числе и морской, за счет начавшегося снижения разнообразия ряда групп организмов как планктонных и **нектонных**, так и бентосных. В разных группах это происходило по-разному в зависимости от специфических для каждой группы внутренних факторов ее развития. Реорганизация биоты, начавшаяся не позже раннего Маастрихта, по мнению **А. Хоффмана** (Hoffman, 1986a), была лишь усилена и ускорена "терминальным меловым событием".

1.3.4. БИОГЕОГРАФИЯ

Большинство исследователей, как и для других периодов фанерозоя, начиная с карбона, выделяет три основные биогеографические области (пояса) - Бореальную (Северную, умеренную), тропическую **Тетическую** (Средиземноморскую) и Нотальную (Антибореальную, Южную умеренную, **Австральную**), из которых наиболее явственно выделяются первые две (Stevens, 1971a, 1980 - рис. 1.3.5; Kauffman, 1973; Сакс и др., 1971; Сакс, 1976б; Друщиц, Смирнова, 1979; Москвин 1979 - рис. 1.3.6; **Подобина**, 1981; **Hallam**, 1985b; Ушаков, Ясаманов, 1984a, б).

Тетическая биогеографическая область включала моря Северной Африки, южной и центральной частей Западной Европы, Карпат, Крыма, Кавказа, Средней Азии, Ближнего и Среднего Востока, Карибского района и Центральной Америки, а также восточных берегов Северной Америки.

В первой половине раннемелового времени для Тетической области были характерны из аммоноидей представители семейства *Lytoceratidae*, *Phylloceratidae*, *Desmoceratidae*, в берриасе - валанжине еще *Beriassellidae* и *Naploceratidae*, в валанжине *Olcostephanidae*, в готериве и барреме - *Holcodiscidae*, *Silesitidae*, ***Varremitidae*** и многие **гетероморфные** роды (с готерива), а из белемноидей - *Hibolites*, ***Belemnopsis***, ***Mesohibolites*** (с баррема), *Duvaliidae*. Для второй половины раннего мела характерными были в апте - аммоноидей семейств *Deshayesitidae* и ***Parahoplitidae*** и белемноидей, кроме указанных, *Neohibolites* и ***Parahibolites***, а в альбе - аммоноидей семейств ***Leymeriellidae***, *Hoplitidae*, *Diploceratidae*, **гетероморфы *Turrilitidae*** и в конце альба - ***Scaphitidae***. Тетической областью были ограничены рифовые постройки из **герматипных** кораллов и **двустворок** - рудистов (последние получили широкое распространение с позднего баррема), к которым были приурочены **брахиоподы** семейств ***Thecideidae***, ***Megathyrididae***, **кранииды** и др. и **гастроподы - неринеиды**. Только в этой области были широко распространены **фораминиферы** - нуммулиты *Orbitoididae*, род *Orbitolina*, брахиоподы *Pygopidae* (***Nucleata***, *Pygope*, ***Nuclella***, *Pygites*), *Cyclothyris*, *Sellithyris*, ***Somalirhynchia*** и др. (Stevens, 1971a; **Coates**, 1973; Шульгина, 1974; Ager, **Walley**, 1977; Друщиц, Смирнова, 1979; Rawson, 1981; Янин, 1981; Lloyd, 1982; **Middlemiss**, 1984; Doyle, 1987; **Sohl**, 1987; **Hoedemaeker**, 1990).

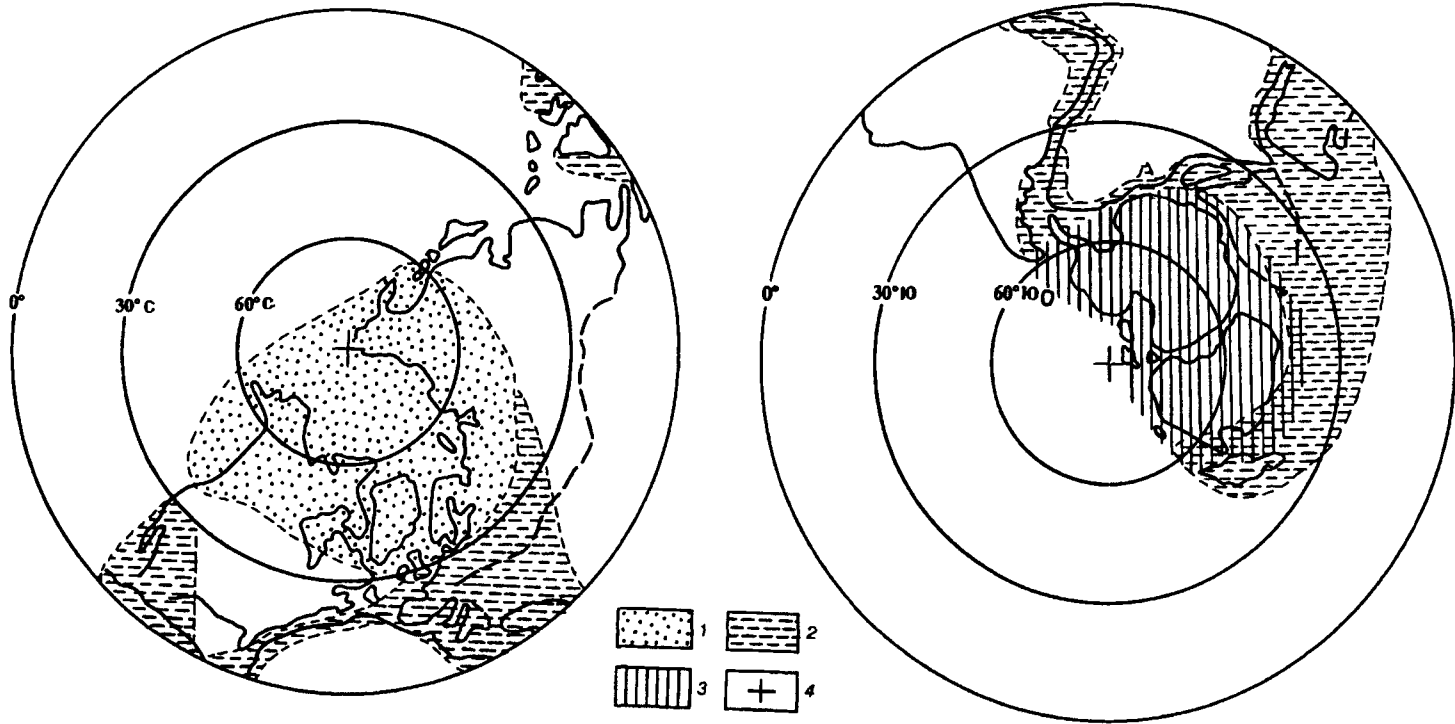


Рис. 1.3.S. Схема биогеографического районирования для раннемелового времени (Stevens, 1980, рис. 4)

1 - Бореальная область; 2 - Тетическая область; 3 - Палеоавстралия область; 4 - полюс

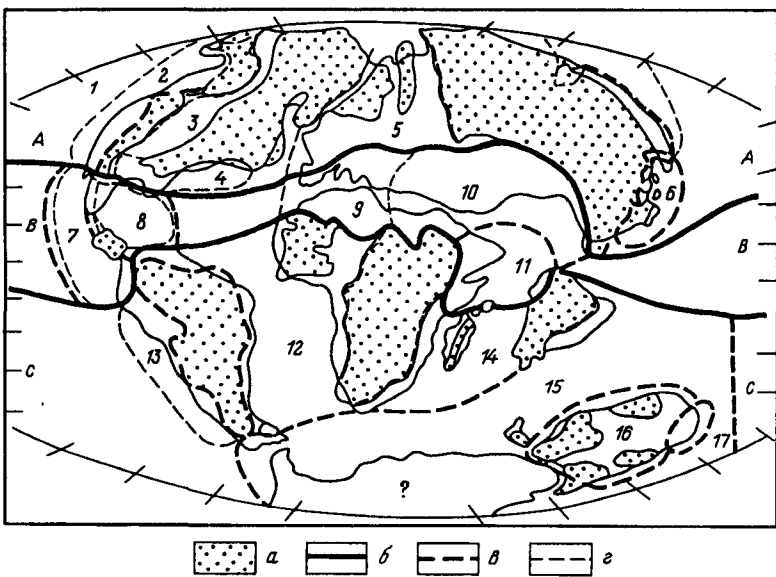


Рис. 1.3.6. Биогеографические подразделения, основанные на распространении меловых двустворчатых моллюсков (Москвин, 1979, рис. 12, по Kauffman, 1973, рис. 2)

a - площади континентов, не покрывавшиеся морем в течение всего мелового периода; *б* - границы областей; *в* - границы провинций и регионов; *г* - границы субпровинций; *A* - Северная умеренная область; *B* - область Тетиса; *C* - Южная умеренная область; *1* - Северо-Тихоокеанская провинция; *2* - Северо-Восточная Тихоокеанская субпровинция; *3* и *4* - Северо-Американская провинция, или Евразийский регион: *3* - центр эндемизма Внутреннего Запада, *4* - субпровинция Мексико-Атлантического побережья; *5* - Северо-Европейская провинция; *6* - Японо-Восточноазиатская субпровинция; *7* и *8* - Карибская провинция: *7* - Западная Центральноамериканская субпровинция, *8* - Антильская субпровинция; *9-11* - Индо-Средиземноморский регион: *9* и *10* - Средиземноморская провинция (*9* - Западная, *10* - Восточная); *11* - Северная Индоокеанская субпровинция; *12* - Южноатлантическая провинция; *13-17* - Индо-Тихоокеанский регион: *13* - Андская субпровинция, *14* - Восточноафриканская провинция, *15* - Южная провинция, *16* - Австралийская субпровинция, *17* - Новозеландская субпровинция

Следует отметить, что во время трансгрессий комплексы тетических морей имели смешанный состав, т.к. сюда проникали бореальные формы (Doyle, 1987).

В позднем мелу Тетическая биогеографическая область сохраняла свои черты: высокое разнообразие фауны и наличие теплолюбивых групп, в частности кораллов, рудистов и крупных фораминифер. Из аммоноидей характерными были семейства *Phylloceratidae* и *Desmoceras*, а также в сеномане и туроне - *Acanthoceratidae* (*Mammites*, *Pseudoaspidoceras* в сеномане, *Romaniceras* в туроне), *Vascoceratidae*, *Tissotiidae*, в коньяке и сантоне - *Tissotiidae*, *Peroniceratidae* и *Coilopoceratidae*, в кампане - *Tetragonitidae*, в Маастрихте - *Sphenodiscidae*. Широко были распространены в конце периода гетероморфы из семейств *Scaphitidae*, *Turrilitidae* и др., а из белемнойей - род *Belemnitella*. Среди морских ежей обычными были виды рода *Hemiaster*, среди фораминифер - представители семейств *Orbitoididae* (*Orbitoides*, *Omphalocyclus*), а затем - *Pseudoorbitoididae*. Кроме крупных фораминифер здесь жили разнообразные мелкие известковые фораминиферы, бентосные и планктонные (крупные *Globotruncana*, *Rugotruncana*, *Rugoglobigerina*, *Rotalipora* и др.). Из брахиопод было характерно подсемейство *Peregrinellinae* (*Rhynchonellidae*), из гастропод - представители отряда *Nerineida*, а также *Actaeonellidae*, *Cassiopidae* и др., связанные обычно с рифовыми постройками. Эти постройки, каркасост-

роителями которых были кораллы и **рудисты**, были широко распространены (**Макридин** и др., 1968; Stevens, 1971a; Coates, 1972; 1973; Морозова, 1973; Москвин, 1979; Янин, 1981, 1989; Подобина, 1981; Philip, 1982; Лысенко, 1982a; **Sohl**, 1987; **Коротков**, 1989; Соколова, 1989).

К мелководьям морей Тетической области были приурочены впервые сформировавшиеся ассоциации "морской травы", представленной цимодоцеоидными формами (Brasier, 1975).

Бореальная биогеографическая область включала моря севера и центральных районов европейской части России, Полярного Урала, севера Сибири, северо-востока России, Северной и севера Западной и Восточной Европы, Шпицбергена, Гренландии, Канады, Аляски, внутренних районов запада США (Stevens, 1971a; Сакс и др., 1971, **1972б**; Шульгина, 1974; Сакс, **1976б**; Друщиц, **Смирнова**, 1979; Найдин и др., 1986). Особенно заметно фауна и флора Бореальной области отличались от Тетической в раннемеловое время и во второй половине позднего мела. В начале раннемелового времени (берриас, валанжин) для этой области из аммоноидей были характерны представители семейства **Craspeditidae** (**Subcraspedites**, **Surites**, **Borealites**, **Platylenticeras**, **Praetollia**, **Tollia**, **Pseudogarnieria**, **Neotollia**, **Homolsomites**, **Neocraspedites**), родов **Riasanites** и **Euthymiceras** из **Berriasselidae**, рода **Chetaites** из **Perisphinctidae** - в берриасе, семейства **Polyptychitidae** (**Polyptychites**, **Dichotomites**, **Euryptychites** и др.) - в **валанжине**. Среди белемноидей были распространены **Arcoteuthis**, **Cylindroteuthis**, **Pachyteuthis**, **Boreioteuthis**. Позже (готерив, баррем) среди аммоноидей были распространены роды семейства **Simbirskitidae** и **Crioceratitidae**, среди белемноидей - **Arcoteuthis** и **Oxyteuthis**, а в конце раннемелового времени из аммоноидей были характерны в апте **Deshayesitidae** и **Parahoplitidae**, а в альбе - **Leymeriellidae** и **Hoplitidae**, т.е. те же семейства, что и в Тетической области; в составе же белемноидей появились **тетические Belemnopsidae (Hibolites)**. В позднемеловое время для этой области так же, как для Нотальной, были характерны семейства **Hamitidae** и **Nostoceratidae**.

Из брахиопод к арктической части Бореальной области были приурочены представители семейства **Boreiothyridae (Taimyrophyria, Siberiothyria)**, а в более южных районах были распространены **Roullieria**, **Russiella** и др. роды. Из двустворчатых моллюсков были характерны **Buchia**, **иноцерамиды**, **Boreionectes**, **Arctotis**, **Aucellina**. В составе фораминифер преобладали агглютинирующие формы - **Lituolidae**, **Ammodiscidae**, **Trochamminidae** и др., реже - **секреционные (Nodosariidae** и др.). Характерно было отсутствие **рифостроителей** - кораллов, рудистов и др. и **рифоллюбов (Дагис**, 1968; Сакс и др., 1972 б; Шульгина, 1974; Друщиц, **Смирнова**, 1979; **Rawson**, 1981; В. Захаров, 1981; Middlemiss, 1984; Найдин и др., 1986; Сгате, 1986; Doyle, 1987; **Хакимов**, 1992).

Нотальная (**Австралийная**, по Stevens, 1971 а) область включала моря Австралии, Н. Каледонии, Н. Зеландии, Западной Антарктики и юга Южной Америки и находилась в области тепло- и холодно-умеренного климата. Для этих морей были характерны представители семейства **Dimitobelidae** из белемноидей, семейств **Neosomitidae** в начале раннего мела, **Aconoceratidae** в апте - альбе, **Kossmaticeratidae**, **Nostoceratidae**, **Hamitidae** в кампане - Маастрихте среди аммоноидей, хотя отмечены и роды, встреченные и в Бореальной и в Тетической областях. Среди брахиопод и двустворок были распространены некоторые эндемичные роды, а также биполярные формы: из двустворок к ним относились жившие здесь в начале мелового времени (берриасе) - **Buchiidae**, **Arctotis**, **Анораеа**, **Retroceraurus**, а во второй половине (**апт - альб**) - **Aucellina** и некоторые виды **Inoceramus** (Stevens, 1971a, 1980; Kauffman, 1973; Друщиц, **Смирнова**, 1979; Верецагин, Халилов, 1981; Сгате, 1986; Крейм, 1990; Хакимов, 1992). Среди **бентосных** фораминифер были характерны представители биполярных родов **Gaudryina**, **Dorothia**, **Fronicularia** (Huber, 1990).

Различия Боральной (а также и Нотальной) и Тетической областей обусловлены скорее всего климатической зональностью (Reid, 1973; Crame, 1986 и др.), а не пониженной соленостью морей Боральной области, как считал Хэллем (Hallam, 1969a и др.). Тем не менее основная часть **бореальных** и **австралийских** морей была в пределах теплоумеренного или тропического климата типа климата современного средиземноморско-атлантического региона, так что резкой разницы температур не наблюдалось (температура поверхностных вод в середине мелового времени в тропиках и полюсов отличалась на 15–20°C по сравнению с 40°C ныне) (Тейс и др., 1968; Stevens, 1971a; Hallam, 1985b). Возможно большую роль играло не столько понижение температуры, сколько наличие сезонной периодичности в освещенности в высоких широтах (Reid, 1973) или же имело влияние существование теплых течений (Тейс и др., 1968; **Frakes**, 1986). Следует отметить, что в позднемеловое время - время широких трансгрессий контраст Боральной и Тетической областей сглаживался, и они скорее имели провинциальный ранг (Gordon, 1973, 1976), а в конце мела провинциальность фауны вновь возросла.

Ряд авторов принимает более дробное подразделение областей (**Макридин**, Кац, 1964; Дагис, 1968; Kauffman, 1973; Gordon, 1976; **Сакс, 19766**; Собецкий, 1978; **Друщиц**, Смирнова, 1979; Москвин, 1979; Худолей и др., 1980; Янин, 1981; Подобина, 1981; **Коротков**, 1989), но общепотребительными эти схемы не стали.

1.3.5. ШЕЛЬФОВЫЕ СООБЩЕСТВА ОТДЕЛЬНЫХ МОРЕЙ

МОРЯ БОРЕАЛЬНОЙ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

Эта область подразделяется на подобласти: **Бореально-Атлантическую** (моря Западной, Центральной и Восточной Европы, включая Русское море, располагавшееся на Восточно-Европейской платформе), Арктическую (моря Гренландии, Шпицбергена, Приполярного Урала, Новой Земли, бассейна Печоры, севера Сибири, Северо-Востока РФ, Арктической Канады), **Бореально-Тихоокеанскую** (моря Дальнего Востока и северо-запада Северной Америки) (Сакс, Нальниева, 1966; Сакс и др., 19726; Шульгина, 1974; Сакс, 19766; Doyle, 1987). К этой же области принадлежала большая часть моря Внутреннего запада Северной Америки.

Моря Арктической биogeографической подобласти

Наиболее изучена фауна **раннемеловых** Северосибирского и Западносибирского бассейнов, которые входили в состав **циркумбореального** моря, располагавшегося на территории севера современной Евразии и Северной Америки и на месте арктических морей (**Howarth**, 1981, рис. 13.14).

Бентос этих бассейнов состоял из двустворчатых и брюхоногих моллюсков, брахиопод, фораминифер и более редких **скафопод**, остракод и других ракообразных, серпулид, изглокожих (криноидей, офиуроидей), мшанок и многих бесскелетных животных, оставивших следы.

К нектобентосу и нектону относились головоногие моллюски, рыбы, пресмыкающиеся. Планктон был представлен радиоляриями, редкими динофлагеллатами и кокколитофоридами. Характерны отсутствие кораллов, тетических моллюсков (**рудисты**, **неринеиды**), тинтиннид и редкость морских ежей (Каплан и др., 1973; Захаров, **Юдовный**, 1974; **Кликушин**, 1979; Экология морской и меловой **фауны**..., 1981; Захаров, 1983; Захаров, Сакс, 1983; Захаров, **Шурыгин**, 1984; Баженовский **горизонт**..., 1986; **Белоусова** и др., 1987).

Этот бассейн представлял собой море-пролив, ограниченный на севере о-вом Таймыр, а на юге Сибирским материком. Максимальная глубина в начале мелового периода около 200 м, может быть несколько больше. Среднегодовая температура была не ниже 10 и не выше 20°C. Соленость 30–36 ‰ (Захаров, 1981).

В берриасе бассейн хотя и сообщался с европейскими и канадскими морями, но это сообщение было затруднено. В валанжине и готериве были широкие связи с восточноевропейскими и западноевропейскими морями, а к концу готерива эти связи ослабли и расширилось сообщение с палео-Тихим океаном (Шульгина, 1966). В раннемеловое время Северосибирский бассейн относился к субтропической и(или) умеренной зонам. В позднем мелу здесь господствовал умеренный климат, хотя градиент между водами этого бассейна и тетическими морями был менее 10°C (Берлин, Найдин и др., 1966). Соленость была, по-видимому, несколько ниже океанической (около 35‰ в открытых частях, а в лагунах и на прибрежном мелководье - 31–32‰ - Захаров, Радостев, 1975; Нальняева, Радостев, 1979). В начале мелового времени (ранний берриас) продолжалась трансгрессия, начавшаяся в конце юрского времени, затем трансгрессия сменилась регрессией, которая продолжалась до баррема включительно (Сакс, 19766; Захаров, Сакс, 1980), одновременно уменьшалась соленость до 32–30,5‰ (Захаров, Радостев, 1975). Последующая трансгрессия совпала с значительным изменением биоты бореальных морей (Сакс и др., 1980).

Последовательная смена бентосных сообществ в Северосибирском бассейне прослежена в ряде работ В.А. Захарова (1966а,б, 1981, 1983), Захарова и Е.Г. Юдовного (1974), Захарова и А.С. Турбиной (1979), В.Я. Санина (1979).

В берриасе (рис. 1.3.7) в зоне верхней сублиторали на песчаных грунтах ядро сообщества составляли двустворчатые моллюски: эпифаунные (*Boreionectes*, *Præexogyra*, *Buchia*, *Entolium*, *Pinna*) или инфаунные сестонофаги (*Astarte*, *Tancredia*, *Neocrassina*, *Arctica*, *Panopea*, *Pleuromya*); встречались также *Grammatodon*, *Homomya*, *Musculus*, *Inoceramus* и др. двустворки, а также гастроподы *Sulcolatodon*, *Costacolpus*, *Hudlestoniella*, брахиоподы - теребратулиды, реже ринхонеллиды, скафоподы, нектобентосные головоногие моллюски. Устрицы и *Boreionectes* часто образовывали скопления. К раковинам *Boreionectes* обычно прикреплялись (прирастали) серпулиды, мшанки *Verenicea*, фораминиферы *Bullorora*, реже устрицы; наблюдались точечные сверления (? водорослей).

На илисто-песчаных и илистых грунтах низов верхней сублиторали ближе к берегу было расположено сообщество, в котором преобладали эпифаунные (*Buchia*) и инфаунные (*Homomya*) сестонофаги и инфаунные детритофаги (*Dacryomya*), жили также другие двустворки (*Astarte*, *Entolium*, *Pinna*), гастроподы (*Hudlestoniella*, *Eucyclus*, *Costacolpus*, *Khetella*, *Sulcolatodon*, *Euspira*, *Helicacanthus*), из брахиопод - лингулиды, ракообразные, нектобентосные головоногие и рыбы. Дальше от берега в этой же зоне господствовали *Buchia*, частыми были *Inoceramus*, *Taimyrodon*, нектобентосные головоногие (особенно аммоноидеи), встречались двустворки — инфаунные детритофаги *Malletia* и *Dacryomya* и гастроподы. Доминировали эпифаунные сестонофаги высокого уровня (*Buchia*), но частыми были и инфаунные детритофаги глубоко и неглубоко зарывавшиеся. Сестонофаги низкого уровня отсутствовали, вероятно, из-за нестабильности субстрата. Таксономическое разнообразие умеренное. На глинистых илах нижней сублиторали преобладали эпифаунные сестонофаги *Buchia* и *Aequipecten*, частыми были инфаунные детритофаги *Taimyrodon*, *Malletia*, *Dacryomya*, реже встречались *Camptonectes*, *Oxytoma*, *Nuculoma* или *Palaeonucula*, *Limea*, из гастропод были характерными *Tomatellaea*, *Khetella*, *Hudlestoniella*; обычными были ракообразные, нектобентосные аммоноидеи и бесскелетные илоеды, оставившие следы; реже здесь селились скафоподы и брахиоподы. Резко доминировали эпифаунные сесто-

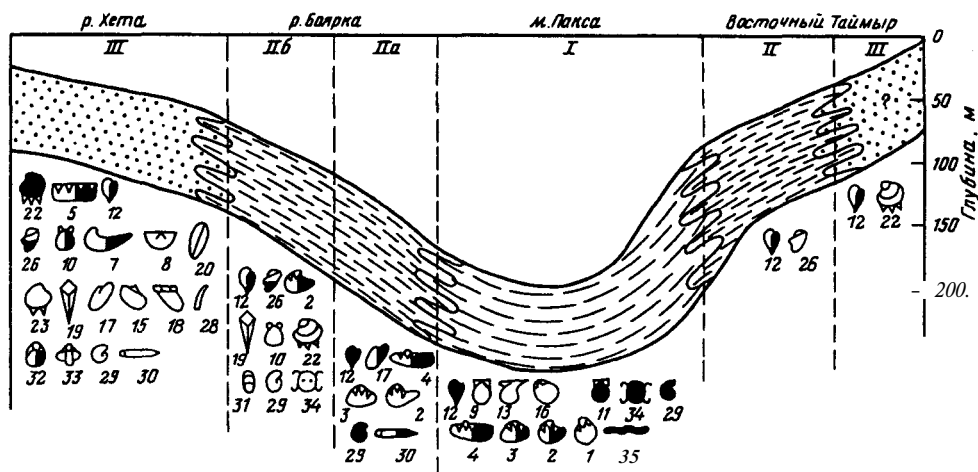
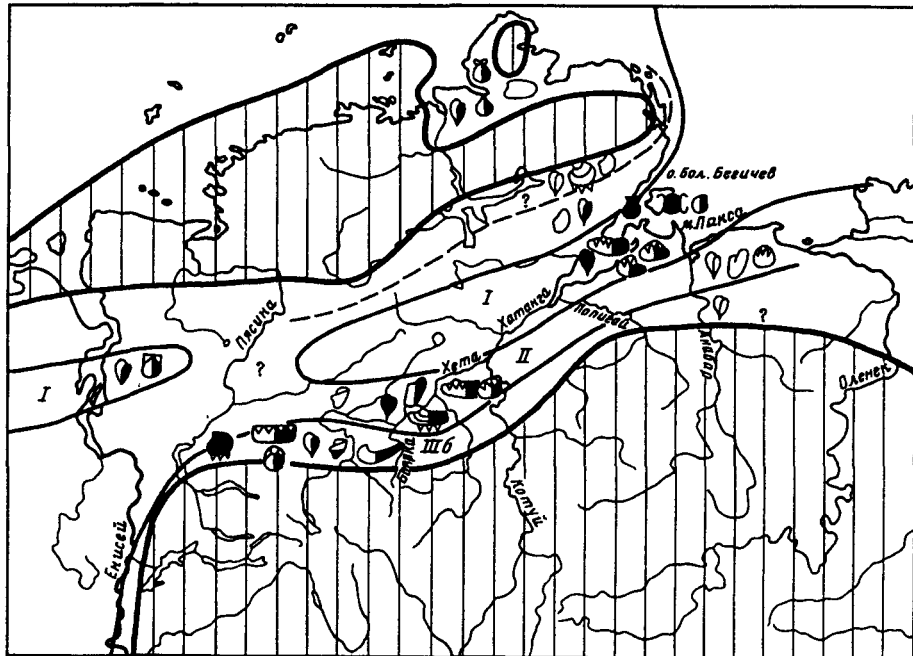


Рис. 1.3.7. Схема фаций, батиметрический профиль и сообщества беспозвоночных в раннеберриаском Северо-Сибирском море (Захаров, 1981, рис. 114)

/ - относительно глубоководная зона; // - умеренно-глубоководная зона; /// - мелководная зона;
 1 - *Nuculoma - Praenucula*; 2 - *Dasyomya*; 3 - *Malletia*; 4 - *Taimyrodon*; 5 - *Grammatodon*; 6 - *Cucullaea*;
 7 - *Praeoxogyra*; 8 - *Boreionectes*; 9 - *Camptonectes*; 10 - *Entolium*; 11 - *Aequipecten*; 12 - *Buchia*;
 13 - *Oxytoma*; 14 - *Arctotis*; 15 - *Limatula*; 16 - *Limea*; 17 - *Inoceramus*; 18 - *Aquilerella*; 19 - *Pinna*;
 20 - *Musculus*; 21 - *Arctica*; 22 - *Astarte*; 23 - *Neocrassina*; 24 - *Tancredia*; 25 - *Lucina*; 26 - *Homomya*;
 27 - *Calyptraeidae*; 28 - скафоподы; 29 - аммоноидеи; 30 - белемноидеи; 31 - лингулиды;
 32 - теребратулиды; 33 - ринхонеллиды; 34 - ракообразные; 35 - следы бесскелетных илоедов;
 36 - следы *Rhizocorallium*; 37 - следы червей-пескожилов *Arctichnus*

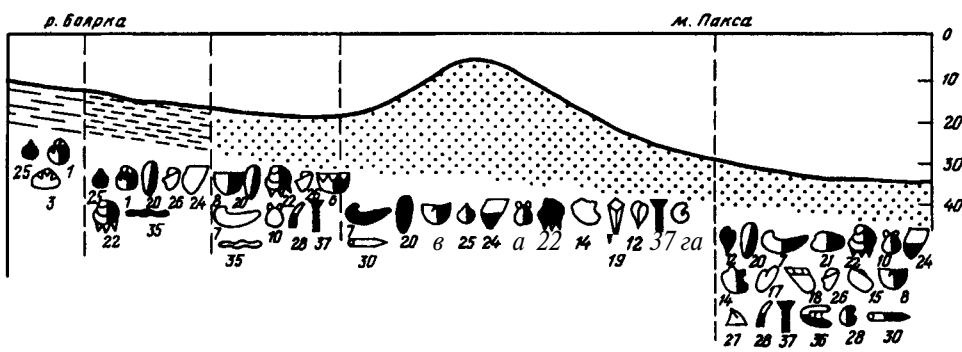
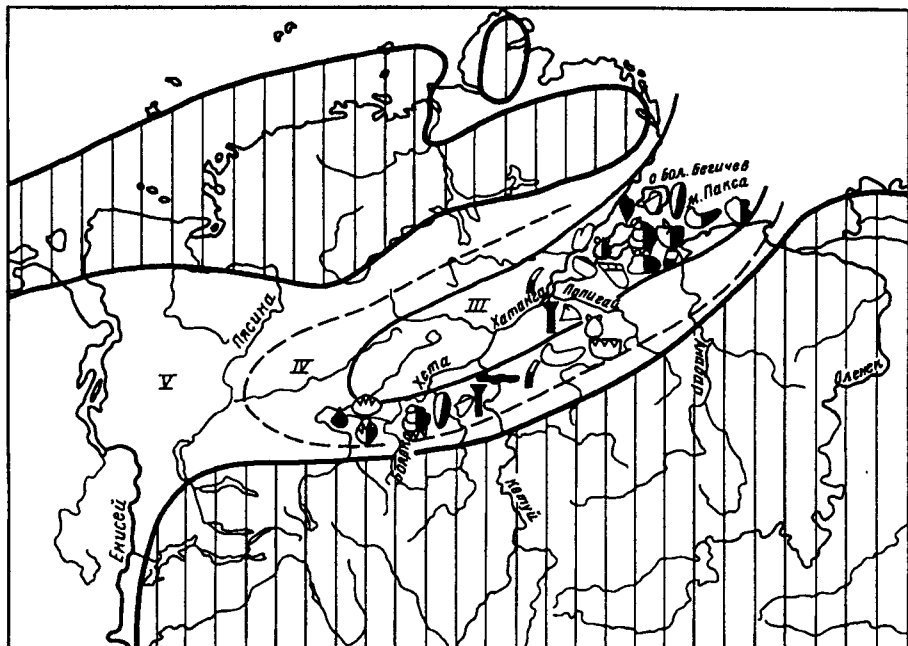


Рис. 1.3.8. Схема фаций, батиметрический профиль и сообщества беспозвоночных в раннеготеривском Северо-Сибирском море (Захаров, 1981, рис. 116)

Условные обозначения см. на рис. 1.3.7

нофаги (*Buchia*), тогда как инфантные сестонофаги отсутствовали или из-за нестабильности субстрата или из-за периодически возникавшего дефицита кислорода. Остальные трофические группировки были представлены немногочисленными видами. Таксономическое разнообразие низкое. На наибольших глубинах (~200 м), существовавших только в раннем берриассе, на глинистых илах бентос был крайне обеднен и представлен двустворками *Buchia* и песчаными (*Ammodiscus*, *Haplophragmoides*) и известковыми фораминиферами, а при дефиците кислорода - очень редкими двустворками, песчаными фораминиферами и ракообразными (Каплан и др., 1973).

В валанжинское время глубоководные обстановки в рассматриваемом бассейне исчезли из-за продолжавшейся регрессии. На песчаном мелководье, в верхней сублиторали преобладали эпифаунные, семинифаунные и инфантные сестонофаги, из которых наиболее распространены *Boreionectes*, *Praeexogyra*, *Arctotis*, *Buchia*, *Astarte*, *Modiolus*, *Entolium*, *Arctica*, *Tancredia*; характерными были *Oxytoma*,

Isognomon, Pinna, Protocardia и др., часто встречались **гастроподы** Sulcoacteon, Costacolpus, Vanicoropsis, Calliomphalus, Hudlestoniella, **брахиоподы** - теребратулиды, реже **скафоподы**, криноидеи; многочисленны были бесскелетные организмы, оставившие следы **Arctichnus** и **Rhizosorallium**. Раковины **эпифауных** двустворок (устриц, пектинид) обрастали серпулидами, мшанками, **фораминиферами** (Bulloporea) и двустворками (Anomia, Arctotis, устрицы). В низах верхней сублиторали на илесто-песчаных и илестых грунтах ядро сообществ состояло из эпифауных **сестонофагов** Buchia и **инфауных** детритофагов Taimygodon, Malletia, реже Nuculana, Sarepta; сопутствующими формами были Oxytoma, Entolium, Inoceramus, Astarte и др.; из гастропод наиболее обычными были Hudlestoniella, Proconulus, Amberleya, встречались Helicacanthus, Khetella, Tornatellaea и др.; частыми были скафоподы **Dentalium**, ракообразные, а также бесскелетные **илоеды**, оставившие следы. Из нектобентоса в верхней сублиторали жили **немногочисленные** головоногие моллюски.

В позднем валанжине произошло дальнейшее сокращение бассейна, который превратился в мелководный залив. Местами образовалась серия лагун, отделенных песчаными пересыпями и валами. Тот же характер сохранился и в раннем готериве (рис. I.3.8). Соленость залива была несколько пониженной (30,5–32,5‰). В лагунах на глинистых илах бентос был обеднен: преобладали **инфауные сестонофаги люциниды** и детритофаги Nuculoma и реже Malletia. Несколько дальше от берега на менее плотных илах — те же люциниды и Nuculoma, а также Musculus, Astarte, реже Homomya и Tancredia, много бесскелетных илоедов, оставивших следы. На тонкопесчаных грунтах лагун за песчаными валами в состав **бентосных** сообществ входили Boreionectes, Musculus, Astarte, Cucullaea, реже Praeexogyra, Entolium, Homomya, частые скафоподы; много было бесскелетных, оставивших следы червей-пескожилов Arctichnus и реже илоедов.

На песчаных валах — многочисленные Praeexogyra, Musculus, Astarte, частые Tancredia, Entolium, люциниды, Boreionectes, редкие Arctotis, Pinna, Buchia; было очень много червей пескожилов, оставивших следы Arctichnus. Мористее баров на песчаных грунтах сообщества двустворок более разнообразны, в них господствовали сестонофаги Buchia, Musculus, Praeexogyra, Arctica, Astarte, Entolium, Tancredia, Arctotis, Boreionectes; сопутствующими были Inoceramus, Aquilerella, Homomya, Limatula, гастроподы из семейства Calyptraeidae; характерными были Dentalium, **нектобентосные** головоногие моллюски, много следов Arctichnus и Rhizosorallium. На раковинах **двустворок**, особенно Boreionectes - многочисленные **эпифауны** - двустворки (устрицы, Anomia и др.), серпулиды, брахиоподы, мшанки, **фораминиферы** (Bulloporea).

В позднем готериве море покидает этот район.

Западносибирский бассейн

На территории Западно-Сибирской плиты **эпиконтинентальный** бассейн существовал в течение всего мелового времени, хотя его площадь и характер значительно изменялись. Через проливы на севере и северо-востоке бассейн соединялся с открытыми пространствами арктических морей, а в конце мелового времени через Тургайский прогиб - с южными морями (Гольберт и др., 1968).

Состав и распространение донных сообществ этого бассейна подробно изучены только для первой половины мела (Захаров, Месежников, 1974; **Палеобиофации** нефтегазовых волжских и неомских отложений Западно-Сибирской плиты, 1978; Экология юрской и меловой **фауны**..., 1981; Захаров, Сакс, 1983; Козлова, 1983; Киприянова и др., 1975, 1986, 1987 а, б; Белоусова и др., 1987; Баженовский горизонт..., 1986).

В берриассе еще продолжалась трансгрессия, начавшаяся в конце юрского времени, и центральная часть Западносибирского бассейна представляла псевдо-

абиссаль с глубинами до **400–500 м**, где обычно имело место сероводородное заражение. При более нормальной аэрации на глубинах **200–300 м** бентос был в основном представлен только фораминиферами, главным образом агглютинированными - *Trochammina*, *Recurvoides*, *Verneuilimoides*, *Ammodiscus* и др.

В нижней сублиторали, на глубинах от 100 до 200 м, на илистых вязких или **песчано-илистых** грунтах, при температуре 10–12°C, нормальной солености и обычно хорошей аэрации селились двустворчатые моллюски (*Buchia*, реже *Inoceramus* и некоторые другие), **гастроподы, брахиоподы, фораминиферы**, последние обычно агглютинированные — *Spiroplectammina*, *Trochammina*, *Evolutinella*, *Recurvoides* и др. В пелагиали над псевдоабиссалью и нижней сублиторалью существовали планктонные радиолярии, **кокколитофориды**, перидинеи, динофлагеллаты, диатомовые и **нектонные** аммоноидеи, **теутиды**, костистые рыбы, редкие белемноидеи.

На глубинах **50–100 м** на илисто-песчаных и илистых грунтах жили разнообразные двустворчатые моллюски - эпифаунные (*Meleagrinella*, *Oxytoma*, *Entolium*, *Buchia*, *Limatula* и др.) и **инфаунные** (*Tancredia*, *Astarte*, *Pleuromya* и др.) сестонофаги и инфаунные **детритофаги** (*Malletia*, *Dacryotia*). Среди **фораминифер** были обычны агглютинированные формы *Cribrostomoides*, *Spiroplectammina*, *Gaudryina*, *Ammodiscus*, *Dorothia*, *Trochammina* и др., а **секретионные** играли подчиненную роль. В верхах верхней сублиторали на глубине **20–50 м** на песчаных грунтах состав двустворчатых моллюсков был очень разнообразен: здесь жили эпифаунные (*Plagiostoma*, *Limatula*, *Entolium*, *Oxytoma*, *Boreionectes*, *Buchia*, *Inoceramus*, устричные и др.), **семиинфаунные** (*Isognomon*, *Pinna*, *Modiolus* и др.) и инфаунные (*Arctica*, *Astarte*, *Pleuromya*, *Macromyza*) сестонофаги, реже детритофаги, а также гастроподы, брахиоподы, **остракоды**, фораминиферы, среди которых чаще встречались секреторионные *Pseudolamarkina*, *Lenticulina*, *Marginulina*. В местах прохождения теплого течения вдоль западного и юго-западного берегов чаще встречались наиболее **тепловодные** формы — **тригонииды, изогномониды, пектииды**, устричные, *Pinna* из двустворок, а среди фораминифер господствовали секреторионные формы.

В валанжине бассейн обмелел, большие глубины (200–300 м) сохранились только у западных берегов, и бентос здесь отсутствовал. В нижней сублиторали (глубина **100–150 м**) на илистых вязких грунтах жили лишь редкие эпифаунные двустворки - сестонофаги (*Buchia*, *Oxytoma*) и песчаные фораминиферы (*Ammodiscus*). На более плотных илах на глубине **60–100 м** двустворки более разнообразны: сестонофаги - эпифаунные *Entolium*, *Boreionectes*, *Oxytoma*, *Buchia*, *Limatula*, *Plagiostoma*, *Inoceramus*, устричные, инфаунные *Astarte*, *Arctica*, *Pleuromya*, *Pholadomya*, *Goniomya*, *Tancredia*, **люциниды** и семиинфаунные *Pinna* и более редкие инфаунные детритофаги (*Nucula*, *Nuculana*); встречались также фораминиферы (*Pseudolamarckina*, *Globulina* и др.) и остракоды.

В верхней сублиторали (глубина **20–70 м**) на илистых, песчано-илистых и песчаных грунтах состав сообществ практически не отличался от предыдущих. Преобладали двустворки - сестонофаги эпифаунные и инфаунные; **детритофагов** было мало. Жили здесь также фораминиферы и остракоды.

В готериве море еще более сократилось. В нижней сублиторали, на глубинах **100–200 м** на вязких илах существовали двустворки - эпифаунные (*Oxytoma*, *Limatula*, *Buchia*, *Entolium*) и инфаунные (*Thracia*, *Tancredia*, *Arctica*) сестонофаги и песчаные фораминиферы (*Acruhammina*, *Hyperammina*, *Trochammina*, *Evolutionella*, *Crithionina* и др.). В условиях нарушенного газового режима преобладали немногие роды - *Evolutionella*, *Thurammina*, *Crithionina* и редко еще другие.

На меньших глубинах (50–100 м) на плотных илистых и илисто-песчаных грунтах — разнообразные двустворки, главным образом сестонофаги — *Pinna*, *Buchia*, *Entolium*, *Oxytoma*, *Modiolus*, *Protocardia*, *Astarte*, *Pleuromya* и др., а также

фораминиферы (*Acruliammina*, *Trochammina*, *Recurvoides*, *Ammobaculites*, *Cribrostomoides*, **Glomospirella** и др.), в основном агглютинированные. Существовали заросли водной растительности. В верхней сублиторали, на глубинах 40–60 м на глинистых и песчаных грунтах — многочисленные двустворки, главным образом **сестонофаги: элифаунные** (*Buchia*, *Entolium*, *Oxutoma* и др.) и **инфаунные** (*Tancredia*, *Mactromya*, *Thracia*, *Arctica*, **Astarte** и др.), реже **семиинфаунные** (*Pinna*); детритофаги играли незначительную роль. Фораминиферы на глубинах 50–80 м составляли сообщество **секретионных** форм *Discorbis* - *Nodosariidae* (**Pseudonodosaria**, *Geinitzita*, *Lenticulina*, **Marginulina**, *Dentalina* и др.), либо сообщество агглютинированных форм — *Saccamminidae* — *Trochamminidae* - *Lituolidae*, в котором первое семейство было представлено родами *Saccammina*, *Thurammina*, *Crithionina*, второе - родом *Trochammina*, а последнее - родом *Cribrostomoides*; кроме руководящих форм здесь жили представители **Hyperammina**, *Glomospirella*, *Glomospira*. В более мелководной зоне было распространено сообщество *Cribrostomoides*, в которое входили еще *Ammobaculites*, *Trochammina*, *Saccamminidae* и **секретионные** *Lenticulina*, *Globulina*, *Pseudobolivina*. В прибрежной зоне, при солености ниже нормальной-морской, на глубинах до 20 м на илстых и песчаных грунтах из двустворчатых моллюсков — только немногие **эвригалинные** формы, среди фораминифер — виды родов *Miliammina*, *Glomospirella*, *Ammoscalaria*, *Saccammina*, **Verneuilinoides**, из остракод - эвригалинные *Palaeocytheridae*, *Mandelstamia* и др. Близкого состава сообщества были распространены и в лагунах, эстуариях, заливах.

О морских донных сообществах Западносибирского бассейна конца раннего и позднего мела почти ничего не известно.

Что же касается других морей Арктической подобласти, то донные сообщества их не изучены. Есть лишь данные о **раннемеловых** сообществах кремневых губок, существовавших в районах Арктической Канады в области нижней сублиторали, на глубинах 100–200 м на глинистых и **известково-глинистых** илах. В этой обстановке **литистидные** губки формировали **рифоподобные** "холмы"; вместе с этими губками селились *Tubiphytes*, мшанки, **гексактинеллидные** губки, **серпулиды**, иглокожие, **брахиоподы**, двустворчатые и брюхоногие моллюски, **остракоды**, фораминиферы и немногие **агерматипные** кораллы и красные водоросли (Eliuk, 1991).

Моря Бореально-Атлантической подобласти

Океанический бассейн Северной Атлантики с юга был ограничен сочленением Африки и Южной Америки, а с севера — континентальной перемычкой, может быть занятой мелководным **эпиконтинентальным** морем. На территории Западной, Северной и Центральной Европы располагалось обширное эпиконтинентальное море с многочисленными крупными островами (Howarth, 1981, рис. 13.13 и 13.16), которое соединялось с Океаном и на юге (с Атлантикой) и на севере (с арктическими морями), так что в нем встречались и смешивались атлантические и арктические воды, но ощущалось и влияние Тетиса. Этот бассейн был открыт к востоку (Kenner, 1982a, рис. 10-1) и в течение трансгрессий, особенно **позднемеловых**, морские воды вторгались далеко на восток, образуя отдельные моря (Русское море, Прикаспийский бассейн), соединявшиеся друг с другом (Howarth, 1981, рис. 13.14).

Моря Западной, Северной и Центральной Европы

В начале раннемелового времени на территории Англии существовал мелководный бассейн, большую часть этого времени отделенный от открытых вод с богатой бореальной фауной (Morter, 1984).

Донные сообщества открытого шельфа состояли из представителей двустворчатых моллюсков — **эпифаунных** (*Camptonectes*), **эпифаунных и/или семиинфаунных** (*Grammatodon*, *Musculus*), **инфаунных** неглубоко (*Isocyprina*, *Venilicardia*, *Myophorella*) и глубоко ("*Pleuromya*"), зарывавшихся сестонофагов и инфаунных детрито-

гагов ("**Mesosacella**"), реже встречались цементировавшиеся сестонофаги Nanouga, а также морские ежи *Hemicidaris* и черви *Serpula*. При солености 18–30‰ господствовало сообщество **двустворок–сестонофагов** *Mugene* - *Modiolus* - *Corbula*, в котором *Mugene* и *Corbula* - неглубоко зарывавшиеся, а *Modiolus* - семиинфаунные; кроме них встречались неглубоко зарывавшиеся *Eocallista*, *Protocardia* и ? растительоядные **гастроподы** *Procerithium* и *Cassiope*. При солености 11–18‰ обычно формировались банки из *Præexogyna*. При еще более низкой солености сообщества имели весьма обедненный родовой состав: при солености 11–14‰ преобладали *Mugene*, к которым присоединялись **эпифаунные** и (или) семиинфаунные *Isognomon*, а при солености 9–11‰ и ниже господствовали неглубоко зарывающиеся *Neomiodon*.

В зоне удаленного от берега мелководного шельфа в аптское время на песчаном грунте жили многочисленные **брахиоподы** *Sellithyris* и *Rhynchonella*, из которых первые часто образовывали банки, причем первые поселенцы прикреплялись к крупным раковинам живших здесь же *Exogyna*. Кроме экзогир, из двустворок встречались эпифаунные **пектиниды**, а из других групп - **серпулиды**, редкие гастроподы; многочисленны были ходы червей.

На более грубых **гравелистых** песках прибрежного мелководья были распространены брахиоподы *Sellithyris* и *Cyrthothyris*, вероятно, прикреплявшиеся к губкам *Rhaphidonema*. Возможно, в некотором удалении от берегов существовали рифы, построенные известковыми губками и кораллами, остатки которых встречаются в песках прибрежной зоны (**Middlemiss**, 1962). На крупных известково-глинистых гальках из прибрежных песков селились многочисленные обитатели хардграунда - инкрустаторы, жители ниш-убежищ и сверлильщики. Большая часть из них относилась к целобионтам, жившим в свободных ходах сверлений двустворок (гастрохенид и литофагин) и обычно образовывавших гроздь вблизи входа в полость, чтобы избежать как нападения хищников и разрушения волнами, так и заносом осадком и быть ближе к источнику пищи - **сестону**. К таким целобионтам относятся инкрустирующие мшанки "**Berenicea**", *Stomatopora*, "**Proboscina**", *Tholopora*, *Idmonea*, губки *Corynella*, *Barroisia* и **аннелиды** *Flucticularia* и **Propomatoceros**, которые селились обычно на внутренней поверхности полостей, но встречались и на внешней, а также живущие всегда внутри полостей сверлений серпулиды **Glomerula** и инкрустирующие **фораминиферы** - агглютинированные **Placopsiliniidae** и известковые **Bullopora**, из которых первые занимали наиболее глубокую часть полости. Внешнюю поверхность инкрустировали массивные с прочным скелетом формы — мшанки *Reptoclausia* и *Discosparpa*, **склероспонгии** *Neuropora*, двустворчатые моллюски *Exogyna* и *Lopha*. К обитателям пустот-сверлений относились двустворки из семейства **Mytilidae** и брахиоподы *Cylothyrus*, *Gemmarcula*, **Praelongithyris**. Из сверлильщиков были также характерны губки и черви (?) **Trypanites** и **Macandropolydora** (Wilson, 1986).

В альбское время в **море**, располагавшемся на территории Англии на песчаных грунтах открытого мелководья, на глубинах от 15 до 85 м существовало богатое бентосное сообщество, в котором доминировали сестонофаги - двустворчатые моллюски - **инфаунные** *Nicaniella*, *Corbula*, **Protocardia**, *Callistina*, *Pterotrigonia*, эпифаунные *Nanonavis*, *Amphidonte*, семиинфаунные *Glycymeris*, меньшее значение имели инфаунные детритофаги *Mesosacella*; другие двустворки были более редкими. Много было гастропод - эпифаунные соскребатели и/или детритофаги *Drepanocheilus* и *Perisoptera*, инфаунные сестонофаги *Turritella*, растительоядные *Cerithiacea*, *Trochacea*, *Rissoacea* и др. Характерно наличие разнообразных хищных гастропод, среди которых преобладали *Forator* и **Muricacea**, питающиеся моллюсками, главным образом неглубоко зарывающимися (*Corbula*, *Glycymeris*, *Nicaniella* и др.) и **эпифаунными** (*Amphidonte* и др. двустворками, а также гастроподами) и **Tomataella**, жертвами которых были **полихеты** (Taylor et al., 1983).

В сеномане на карбонатных грунтах с примесью глауконита и высоким содержанием фосфатов селились **гексактинеллидные** губки, **иноцерамиды** и другие эпифаунные и инфаунные двустворки, **серпулиды**, **брахиоподы**, **гастроподы**, морские ежи, **агерматипные** кораллы, **нектобентосные** головоногие моллюски, а также бесскелетные организмы, оставившие следы *Thalassinoides*, *Chondrites*, *Planolites*, *Spongiomorpha*.

На фосфоритовых конкрециях и хардграундах, возникновение которых, вероятно, отвечало перерыву **осадконакопления**, селились многочисленные **эпibiонты** - двустворки **Руснодonte**, *Spondylus*, *Atreta*, *Plicatula*, брахиоподы *Ancistocrania*, *Crania*, **тецидеиды**, агерматипные кораллы *Xogaster*, **Onchotrochus**, серпулиды, инкрустирующие **фораминиферы**, мшанки, гидрозои и губки. Отмечаются сверления губок-клионид (*Entobia*), полихетилисипункулид (*Nygmities*, **Trypanites**, *Laepispecus*), фолатид, водорослей и/или грибов (Kennedy, Garrison, 1975; Garrison et al., 1987). В позднемеловом море Англии были широко распространены карбонатные **илы**, затем превратившиеся в песчид мел. Грунт был мягким, но местами возникали цементированные участки (**хардграунд**) или скопления раковин, на которых могли селиться эпibiонты.

На мягких карбонатных **кокколитовых** илах нижней сублиторали (глубины 100–250 м) в условиях низкой гидродинамики жили морские ежи (*Micraster*, **Echinocoris**, *Conulus*, *Holaster*), **офиуры**, криноидеи, морские звезды, кремневые и известковые губки, мшанки, брахиоподы, гастроподы, двустворчатые моллюски, нектобентосные аммоноидеи и рыбы, а также бесскелетные организмы, оставившие следы (? **полихеты**) (Nichols, 1959). На мягком субстрате из **двустворок** селились свободно лежавшие на одной из створок и иногда удерживавшиеся иглами (некоторые *Spondylus*, *Arctostrea*, *Plicatula*, *Exogyra*, *Rusnodonte*, *Neithea*), активно передвигавшиеся *Entolium*, некоторые *Chlamys* и *Aequipecten*, прикреплявшиеся биссусом *Chlamys*, *Aequipecten*, *Lima*, цементировавшиеся на обломках раковин, скелетов морских ежей, участках уплотненного субстрата *Plicatula*, *Spondylus*, *Atreta*, *Arctostrea*. Некоторые **грифееобразные эпифаунные** формы цементировались на молодых стадиях, а затем свободно лежали на одной из створок, обычно очень выпуклой - некоторые **Inoceramus** и *Neithea*. Из **инфаунных** форм здесь жили сестонофаги *Pholadomya*, **Fimbria**, **Freiastarte**, *Goniomya*, *Nicaniella*, *Cardita*, "**Cardium**", *Trapezium* и детритофаги *Mesosacella*, *Nucula*, *Nuculana*; к **семиинфаунным** сестонофагам относились представители *Pinna*. На глинистых илах преобладали *Inoceramus* (часто тонкостенные и уплощенные), *Nuculana*, *Nucula*, неправильные морские ежи, крабы; на песках с глауконитом - *Chlamys*, *Neithea*, реже мелкие **грифидные** *Rusnodonte*, серпулиды; многочисленными были бесскелетные животные, оставившие следы *Thalassinoides* и *Spongiomorpha*, редко встречались неправильные морские ежи.

К жителям твердого дна (хардграунд) принадлежали прикреплявшиеся к субстрату или селившиеся в пустотах и трещинах двустворки - сестонофаги *Aucellina*, **Chlamys**, некоторые *Inoceramus*, *Pseudolimea*, *Septifer*, *Barbatia*, *Limopsis*. Многочисленными были гастроподы, главным образом растительоядные - **Cerithium**, **Scalaria**, *Calliostoma*, **Emarginula**, "**Trochus**", "**Turbo**"), аммоноидеи **Turrilites**, брахиоподы, кораллы, мшанки, морские ежи (Carter, 1972; Hancock, 1975; Jablonski, **Bottjer**, 1983).

Близкий состав сообществ мягких грунтов и твердого дна указывается для маастрихтского моря, располагавшегося на территории Дании и других стран Северо-Западной Европы (Surlyk, 1972; Voigt, 1974; Ekdale, Bromley, 1984; Bromley, **Ekdale**, 1986; Johansen, 1989). В сообщество твердого дна (хардграунд) входили цементировавшиеся двустворки **Ostrea**, *Spondylus*, брахиоподы **Thecidea**, серпулиды, кораллы, инкрустирующие мшанки, известковые губки, фораминиферы (**Bdelloidina**, *Placopsilina*), известковые водоросли (*Lithothamnium*), многочисленные

сверлящие полихеты, ? форониды, губки, двустворки, а также мобильные эпифаунные формы - остракоды, фораминиферы, гастроподы, морские ежи, морские звезды, нектобентосные рыбы-дуорофаги. В уплотненном илу с большим количеством ракуши жили бесскелетные ракообразные, оставившие следы *Thalassinoides*. На мягких карбонатных илах, давших начало писчому мелу, селились брахиоподы, мшанки (циклостоматы и хейлостоматы), известковые губки, морские ежи, серпулиды, немногие двустворчатые моллюски, а также бесскелетные организмы, оставившие следы *Planolites* и *Chondrites*, а на больших глубинах — *Zoophicos*. Субстратом для прикрепления ножкой мелких брахиопод и брахиопод с расщеплявшейся на пучок нитей ножкой служили мелкие твердые объекты (мшанки, серпулиды, возможно, также несохранившиеся органические трубки червей, водоросли и пр.); к таким видам относились виды родов — *Terebratulina*, *Rugia*, *Gisilina*, *Argyrotheca*, *Neoliothyrina*, *Kingena* и других. Часть брахиопод (*Cretirhynchia*, *Carneithyris*, *Gemmarcula*, *Trigonosemus*, *Magas*, *Meonia*, некоторые *Thecidea* и *Terebratulina*) жили, свободно лежа на грунте (реклайнеры), а *Isocrania*, *Crania*, *Vermiculothecidea*, *Bifolium* цементировались к твердым предметам. Более редкими были виды, прикреплявшиеся ножкой к грунту (некоторые *Terebratulina* с корневидной ножкой) и зарывавшиеся *Lingula*. На крупных брахиоподах селились немногочисленные эпибионтные мшанки, инкрустирующие фораминиферы, известковые губки, двустворки *Atreta*, брахиоподы *Crania*, серпулиды (рис. 1.3.9). Глубины, на которых формировался известковый ил, давший начало писчому мелу, были не более 100–250 м.

В более мелководных районах также на карбонатных грунтах жили двустворчатые и брюхоногие моллюски, брахиоподы, мшанки, правильные морские ежи, произрастали красные водоросли. У скалистых берегов на валунно-галечных грунтах селились цементировавшиеся образывавшие скопления устрицы (*Ostrea*), *Spondylus*, брахиоподы *Crania*, серпулиды. Встречались здесь также кораллы, мелкие рудисты, биссусные двустворки, из брахиопод - цементировавшиеся тецииды и прикреплявшиеся ножкой виды, гастроподы, хитоны, баланусы, мшанки, правильные морские ежи (Surlyk, Christensen, 1974).

Для шельфа раннетуронского Англо-Парижского бассейна были характерны карбонатные и глинисто-карбонатные илы с сообществами, в которых были обычными двустворчатые моллюски - эпифаунные *Plicatula*, *Entolium*, *Aequipecten*, *Neithea*, *Inoceramus*, *Lima*, *Spondylus* и др., брахиоподы "*Rhynchonella*", *Orbirhynchia*, *Terebratulina*, морские ежи *Cidaris*, *Discoidea*, *Holaster*, офиуриды, морские звезды, гастроподы *Solarium*, *Cerithium*, *Aporrhais*, скафоподы, фораминиферы *Anomalinoidea*, *Cibicides*, *Rheophax*, *Textularia*, *Gaudryina* и др., нектобентосные амmonoидеи и рыбы (Jeffries, 1962).

На прибрежном мелководье, где были развиты твердые карбонатно-фосфатные грунты, жили многочисленные нектобентосные белемноидеи *Goniotheuthis*, питавшиеся мелкими рыбами, ракообразными и другими организмами и размножавшиеся здесь. К мертвым раковинам белемноидеи прирастали устрицы, октокораллы и серпулиды (Jarvis, 1980). На песчаных грунтах преобладали устричные (*Arctostrea*), вместе с которыми жили брахиоподы (*Cyclothyris* и др.) и морские ежи *Holaster* (Hancock, 1975).

В раннемеловом Северогерманском (Нижнесаксонском) бассейне в прибрежных мелководных обстановках на песчаных и илисто-песчаных грунтах в условиях высокой гидродинамики жили многочисленные двустворчатые моллюски, в том числе толстостворчатые *Ostrea* и *Exogyra*, а также эпифаунные *Alectryonia*, *Syncycloptema* и неглубоко (*Venilicardia*, *Astarte*) и глубоко ("*Lucina*") зарывавшиеся формы, гастроподы (*Pleurotomaria*, натициды), серпулиды, криноидеи, офиуры, морские ежи, остракоды (*Paracypris*, *Euryticythere*, *Haplocytheridea*, *Protocythere*, *Cytheridea* и др.), многочисленные фораминиферы песчаные (*Marssonella*, *Ammover-*

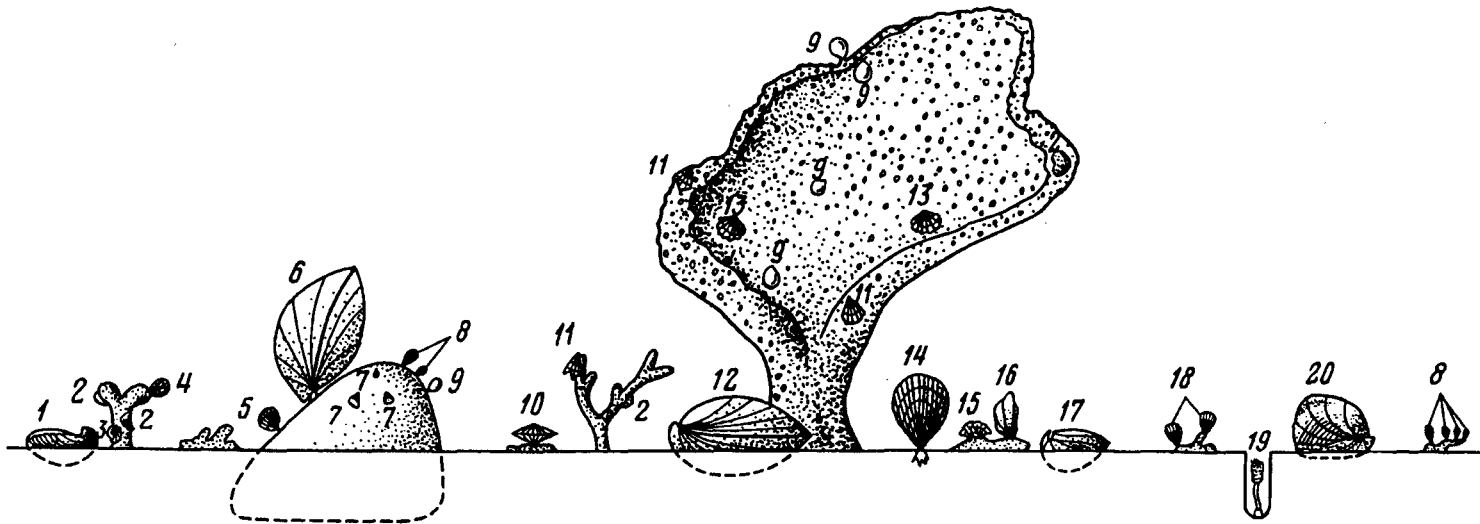


Рис. I.3.9. Реконструкция сообщества брахиопод раннемаастрихтского моря района Дании (Surlyk, 1972, рис. 12)

/ - *Trigonosemus*; 2 - *Aemula*; 3 - *Dracius*; 4, 8, 14 - виды рода *Terebratulina*; 5 - *Gisolina*; 6 - *Neoliothyrina*; 7 - *Bifolium*; 9 - *Scumulus*; 10 - *Isocrania*; 11, 13, 15 - виды рода *Argyrotheca*; 12 - *Cameithyris*; 16 - *Vermiculothecidea*; 17 - *Magas*; 18 - *Rugia*; 19 - *Lingula*; 20 - *Cretirhynchia*. Субстратом служили мшанки, правильные ежи **Echinocorys** и кремневые губки

tella, *Nauplophragmoides*) и известковые (**Lenticulina**, **Marginulina**, **Nodosaria** и др.), редкие мелкие кораллы *Ceratrotrochus*. Мористее на верхней сублиторали на песчаных грунтах преобладали двустворчатые моллюски - эпифаунные *Ostrea*, *Exogyra*, *Lima*, *Pecten*, *Neithea*, *Pteria*, *Plicatula*, реже инфаунные (*Pholadomya*), **гастроподы** *Pleurotomaria*, **скафоподы** *Dentalium*, **брахиоподы** *Terebratula*, мшанки губки, криноидеи, местами кораллы *Actinastrea*, многочисленные **остракоды** (*Cytherella*, *Cytherelloidea*, *Bairdia*, *Paracypris* и др.) и **фораминиферы**, среди которых преобладали известковые.

Глубже на **песчано-глинисто-карбонатных** грунтах также жили разнообразные двустворки - эпифаунные *Ostrea*, **Liostrea**, *Oxytoma*, *Pecten*, *Boreionectes*, *Pteria* и инфаунные *Panopea*, *Pholadomya*, *Nuculana*, *Corbula*, *Siliqua*, *Thetironia* и другие, гастроподы (**Cerithium**, *Glaukonia*, *Putilla*), брахиоподы *Lingula*, криноидеи (*Isocinus*, *Pentacrinus*, *Neocrinus*), мшанки (*Stomatopora*, *Entalophora* и др.), остракоды (*Cythereis*, *Protocythere*, *Dolococytheridea*, *Schuleridea* и др.), фораминиферы песчаные и известковые, редкие нектобентосные головоногие. На глинистых и известково-глинистых илах более глубоководных частей сублиторали, при незначительной гидродинамике из двустворчатых встречались эпифаунные и **семиинфаунные** *Exogyra*, *Inoceramus*, *Pteria*, *Pinna*, *Camptonectes*, *Isognomon*, а также инфаунные *Panopea*, *Goniomya*, *Pholadomya*, *Pharus*, "**Lucina**", *Arctica*, *Aucellina*, *Thracia*, гастроподы *Bathrotomaria*, **Aporrhais**, *Fusus* и другие, морские ежи, кремневые губки, **офиуры**, мшанки, брахиоподы, остракоды (*Protocythere* и др.), песчаные фораминиферы (особенно *Nauplophragmoides*); обычными были нектобентосные головоногие. При дефиците кислорода бентос становился мало разнообразным - мелкие тонкостенные двустворчатые моллюски ("**Lucina**", *Nucula*, *Inoceramus*, **пектиниды**) и немногие фораминиферы (Michael, 1974).

В позднем мелу (поздний турон) в этом бассейне в долине реки Эльбы на прибрежных песках селились главным образом *Ostrea* и *Exogyra*, часто встречались *Lima*, "**Pecten**", *Neithea*, *Inoceramus*, т.е. преобладали эпифаунные **сестонофаги**; локально многочисленны были семиинфаунные *Pinna*. Дальше от берегов на глинисто-карбонатных илах были обычными двустворки - инфаунные детритофаги *Nuculana* и эпифаунные *Inoceramus*, скафоподы *Dentalium*, мелкие гастроподы, реже встречались *Entolium* и другие пектиниды, устрицы, брахиоподы, нектобентосные аммоноидеи.

Для сантонского моря в районе Субгерцинской мульды были характерны на тонкопесчаных грунтах прибрежного мелководья прикреплявшиеся биссусом *Mutilus*, а мористее на карбонатных песках тоже эпифаунные двустворки - *Inoceramus*, *Lima*, пектиниды (*Entolium*, *Neithea* и др.), устрицы, семиинфаунные *Glycymeris*, инфаунные *Liopistha*, "**Cardium**", *Goniomya*, гастроподы *Turritella* и др., причем при значительном содержании глинистого материала преобладали инфаунные двустворки: сестонофаги *Goniomya*, "**Cardium**" и др., детритофаги *Nuculana*, а также инфаунные **гастроподы** *Turritella* (Tröger, 1975).

На чисто карбонатских илах (писчий мел) Нижнесаксонского бассейна в сантонское время были многочисленными неправильные морские ежи *Echinocoris* и *Micraster*, на скелетных остатках (панцирях и иглах) которых селились **эпибионты**: мшанки *Stomatopora*, *Berenicea* и др., двустворки *Pycnodonte*, *Dimyodon*, *Spondylus*, **серпулиды**, кораллы *Parasmilia*, инкрустирующие фораминиферы. Здесь также жили брахиоподы, двустворки *Inoceramus*, неинкрустирующие фораминиферы. На карбонатных илах с большой примесью глинистого материала эпибионты были редки, а преобладали морские ежи, брахиоподы и двустворки - *Inoceramus* (Gundolf, 1966).

В раннекампанское время на мягких глинистых и известково-глинистых илах в прибрежной части бассейна господствовали двустворчатые, главным образом инфаунные (нукулиды, астартиды, венериды, теллиниды) и брюхоногие (туррител-

лиды и **апоррайды**) моллюски и мягкотелые, оставившие следы **Chondrites**. **Мористее**, на **известково-глинистых** илах, на глубинах около **50–70 м** среди двустворок преобладали **Inoceramus**, **пектиниды** (**Syncyclonema**, **Chlamys**), устричные, а также **инфаунные** детритофаги (**Nuculana**, **Nucula**, **Mesosaccella**) и сестонофаги (**Astartemya**); были многочисленны морские ежи - **спатангоиды** и **голастероиды**, офиуроидеи (**Ophiura**, **Ophiomusium**, **Transspodulus**, **Ophioderma**), морские звезды (**Stauranderaster**, **Chomataster**, **Metopaster**), **криноидеи** (**Bourgueticrinus**, **Semiometra**, **Roveacrinus**), **гексактинеллидные** губки; реже встречались **брахиоподы** (**Orbirhynchia**, **Terebratulina**). На **эпифаунных** двустворках селились мшанки и **серпулиды**. Многочисленными были бесскелетные организмы, оставившие следы **Planolites**, **Trichichnus** и **Chondrites** и редкие **Rhizocorallium**. На глубинах **80–90 м** на глинистых илах жили **иноцерамы** и реже **нукулиды** из двустворок, морские ежи-**спотангоиды**, криноидеи **Roveacrinus**, редкие офиуроидеи и морские звезды; обычными были гексактинеллидные губки (**Ventriculites** и др.), а также бесскелетные формы, оставившие следы **Planolites**, **Chondrites**, **Trichichnus** и редкие **Rhizocorellium**, относившиеся главным образом к **fodinichnia**, т.е. следам зарывания в поисках пищи или перманентного убежища для обитания и питания.

В позднем кампане во внутренней части бассейна на мелководье селились двустворки - **пектиниды**, **иноцерамы**, **нукулиды**, морские ежи (главным образом **Echinocorys**), **гексактинеллидные** губки. **Мористее** на глубинах **30–50 м** на **песчано-известковых** грунтах селились многочисленные офиуроидеи (**Ophiura**, **Ophiomusium**, **Transspodulus**, **Ophioderma**, **Amphiura**, **Amphiodia** и др.), мшанки, демоспонгии, кроме которых часто встречались двустворчатые (**пектиниды**, устричные, **иноцерамы**) и брюхоногие (**туррителлиды**, **натициды**), моллюски, брахиоподы (**ринхонеллиды**, **теребратулиды**), криноидеи (**Roveacrinus**, **Isocrinus**, **Bourgueticrinus**, **Semiometra**, **Syathidium**), морские ежи (**Metopaster**, **Stauranderaster** и др.), циррипедии (**Arcoscalpellum**, **Calantica**), **гексактинеллидные** губки, **октокораллы**, **спирорбисы**, **серпулиды**, **остракоды**, **фораминиферы**. Многочисленны были следы, в основном **domichnia** (**Thalassinoides**, ? **Gyrolithes**, **Planolites**, **Arenicolites**). На **больших** глубинах (около **80 м**) на такого же типа грунтах бентос был очень обеднен и представлен лишь **двустворками** - **пектинидами** и бесскелетными, оставившими следы **Thalassinoides**, ?**Gyrolithes** и **Planolites** (**Lommerzheim**, 1991).

Восточнее, в прибрежных районах Богемского массива на песчаном мелководье жили двустворчатые моллюски - **эпифаунные** **Lima**, "**Pecten**", **эпифаунные** и/или семиинфаунные **Cucullaea**, **семиинфаунные** **Pinna**, **инфаунные** **Panopea**, **Protocardia**, а также ракообразные **Protocallianassa**, формирование норки типа **Ophiomorpha** (**Kříž, Čech**, 1974).

На поверхности валунов из гнейса у берегов позднемелового моря селились цементиовавшиеся двустворки, среди которых преобладали устричные (**Exogyra** и др.), частыми были **Spondylus** и ?**Atreta**, а также фораминиферы **Bdelloidina**, **Aculiammina**, **черви-серпулиды** (**Serpula**, **Dorsoserpula**), губки, кораллы и мшанки (**Žitt, Nekvasilová**, 1987; **Nekvasilová, Žitt**, 1988).

В Маастрихте в море, располагавшемся на территории Центральной Польши, на песках с глауконитом преобладали губки, **полихеты** (особенно часто эпифаунные сестонофаги **Sclerostyla**, реже **Glomerula**), брахиоподы **Carneithyris**, **Kingenella**, **Cretirhynchia**, эпифаунные двустворки **Lyropecten**, **Pycnodonte**, **Gryphaeostrea**, **Mimachlamys**, **Plagiostoma**, **Atreta**, **Oxytoma** и др. более редкие; **частыми** были циррипедии (**Cretiscalpellum**), **нектобентосные** белемноидеи **Belemnella**. На **фосфатизированных** песках также господствовали губки, брахиоподы **Carneithyris** и **Neoliothyryna**, двустворки - эпифаунные **Lyropecten**, реже **Limatula**, **Pycnodonte**, **инфаунные** **Nucula**, **Crassatella**, **Pleurocardium** и многие другие более редкие, **гастроподы** - эпифаунные (**Ringicula**, **Tritonium**, **Imbricaria**, **Cylichna**) и **инфаунные** (**Natica**) хищники, эпифаунные **соскребатели** (**церитииды**, **Pleurotomaria**, **Emarginula**,

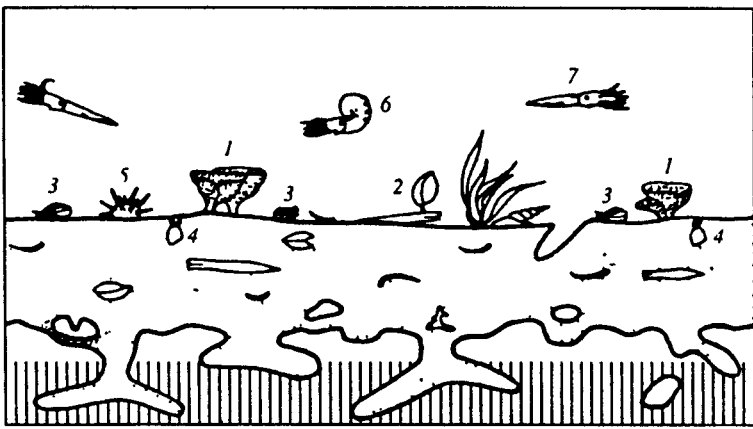


Рис. 1.3.10. Реконструкция позднемаастрихтского сообщества фосфатизированных песков моря района Польши (Machalski, Walaszczyk, 1987, рис А)

1 — губки, 2 — брахиоподы, 3 — эпифаунные двустворчатые моллюски, 4 — инфаунные двустворчки, 5 — морские ежи, 6 — амmonoидеи, 7 — белемnoидеи

Xenophora), **семиинфаунные** сестонофаги (Turritella, **верметиды**), одиночные кораллы (Trochocyatus, Caryophyllia), **нектобентосные** белемnoидеи (Belemnella), редкие **полихеты** (Sclerostyla), морские ежи, нектобентосные рыбы и амmonoидеи (Hoploscaphites) (рис. 1.3.10). На скелетах белемnoидеи и губок местами селились многочисленные **эпибионты** — двустворчки Spondylus, Placunopsis, Gryphaeostrea, Pycnodonte, Dimiodon, мшанки Lichenopora, Stomatopora, Purgipora, Onychocella, Nomalostega и др., **фораминиферы** Bullopora, Nubeculana, **серпулиды** (Cycloserpula, Detraserpula, Dorsoserpula), **октокораллы** (Molikia, Eriphaxum). Отмечались следы сверлений двустворок (Gastrochaenolites), червей (Tyrpanites), **форонид** (Talpina) (Pugaczewska, 1965; Machalski, Walaszczyk, 1987).

Русское море

Русское море занимало большую часть Восточноевропейской платформы, во времена трансгрессий (поздний готерив — ранний баррем, средний альб или сеноман - середина Маастрихта) заходя далеко на север и восток, на севере соединяясь с **эпиконтинентальными** морями Арктической области, на юге - с морями области Тетиса, на западе - с морями Центральной Европы. В раннемеловое время глубины были не более 50–100 м, в позднем — 50–150 или несколько больше (Найдин и др., 1980).

Следует рассмотреть по отдельности юго-западную, центральную и восточную части Русского моря, которые отличались друг от друга некоторыми чертами, но имели и много общего.

Юго-запад Русского моря

В первой половине раннемелового времени (готерив - баррем) море ингрессировало на территорию Днестровско-Прутского междуречья (Романов, 1976), и здесь на **песчано-илистых** грунтах мелководья, возможно, при несколько повышенной солености жили многочисленные разнообразные двустворчатые моллюски, главным образом сестонофаги - эпифаунные (Ceratostreon, Arctostrea, Anomia, Ostrea, Lopho, реже Liostrea, Brachidontes, Gervillia), инфаунные (Astarte, Oris, Protocardia, Thracia, люциниды, Panopea, Solen, реже Pterotrigonia, dementia, Corbula), семиинфаунные (Modiolus), менее были распространены инфаунные детритофаги (Nuculana, Nucula). Кроме двустворок, в **бентосные** сообщества вхо-

дили **гастроподы**, **фораминиферы** (*Choffatella*, *Melathrokeron*, *Lenticulina*, *Pattellina*), **остракоды** (*Protocythere*, *Mandocythere*, *Cytherella*, *Cytheropteron* и др.), морские ежи (*Clypeaster* и др.), мшанки, губки.

В альбское время мелководная зона (глубина 30-80 м) существовала на территории **Вольно-Подольской** плиты, где в условиях близкой к нормальной солености (30–35‰), значительной гидродинамики и хорошей аэрации на песчаных и **песчано-карбонатных**, обогащенных фосфоритом, грунтах преобладали двустворчатые моллюски - сестонофаги: **семиинфаунные** *Glycymeris*, **эпифаунные** и/или **семиинфаунные** *Cucullaea*, **инфаунные** неглубоко зарывавшиеся *Arctica* и *Surgimera*, более редкими были **брахиоподы**, **гастроподы** (*Avellana*), губки, морские ежи, фораминиферы (*Gyroidinoides*, *Gavelinella* и др.), **нектобентосные** головоногие моллюски и рыбы. На песчаных, песчано-карбонатных и ракушечных грунтах, часто с большим количеством остатков губок также основным компонентом были двустворчатые моллюски, среди которых много было устричных (*Amphidonte*, *Exogyra*, *Lopha*), локально образовавших банки, а также эпифаунных *Mimachlamys*, *Lima*, *Entolium*; многочисленными были брахиоподы (*Cylothyrus*, *Cretirhynchia*, *Terebratulina*, *Kingena*) и фораминиферы: агглютинированные *Tritaxia*, *Arenobulimina*, *Eggerellina* и известковые *Gavelinella*, *Cibicoides*, *Gyroidinoides* и др. Жили здесь также губки, мшанки, морские ежи, черви, нектобентосные рыбы. Вероятно, на песчаных грунтах были заросли водной растительности (Билинкевич, Розумейко, 1987).

Более широко море было распространено в юго-западных районах в поздне-меловое время, будучи частью обширного эпиконтинентального бассейна Восточноевропейской платформы (Собецкий, 1977, 1978).

В **Вольно-Подольском** и Предкарпатском районах литоральные отложения сохранились очень ограничено: известно только сообщество скалистой литорали, состоявшее из крупных прираставших устричных рода *Rastellum* и сверлильщиков *Gastrochaena*. В сублиторали были распространены разнообразные сообщества, приуроченные к различным грунтам и сменявшие друг друга в пространстве и во времени (Собецкий, 1966, 1967, 1975, 1977, 1978; **Гаврилишин**, 1968, 1983; Билинкевич, 1987; Билинкевич, Розумейко, 1987; **Пламядла**, 1989).

В раннем сеномане на песчаных грунтах мелководных прибрежных районов было распространено сообщество *Amphidonte* — *Chlamys*, т.е. эпифаунных прикрепленных двустворок, в которое входили еще *Entolium*, реже *Oxytoma*, *Rastellum*, брахиоподы (рис. I.3.11, II и IV). Местами *Amphidonte* создавали банки. На **песчано-гравийных** грунтах в этой же зоне, при более активной гидродинамике, кроме *Amphidonte* и *Chlamys*, жили устричные *Rastellum* и др. двустворки, мшанки, кораллы, морские ежи *Cidaris* (рис. I.3.11, III). В других участках из двустворок преобладали *Glycymeris* и *Cucullaea*, к которым присоединялись *Chlamys*, *Neitheia*, *Arctica*, *Limopsis*, *Cardita*, *Plicatula*, *Amphidonte*, **Arca**; частыми были **гастроподы** *Avellana* и др., **брахиоподы** - **теревратулиды** и **ринхонеллиды**, фораминиферы (*Arenobulimina*, *Gavelinella*, *Cibicides* и др.). Дальше от берега на грунтах, сформированных из спикул губок, в обстановке спокойной гидродинамики и хорошей аэрации преобладали активно плававшие *Entolium*, свободно лежавшие *Amphidonte*, редкие прираставшие *Rastellum*, **биссусные** *Chlamys* и *Lima*, инфаунные *Pterotrigonia*, **Рапореа** (рис. I.3.11, V). Несколько глубже, тоже на **спонгитовых** грунтах были развиты губки (*Craticularia*, *Ventriculites*, *Flabelispongia*, *Callodictyon* и др.); двустворки были более редкими (*Amphidonte*, *Chlamys*, *Pterotrigonia*). Во всех сообществах сублиторали преобладали сестонофаги.

В позднем сеномане на песчаных грунтах мелководья, при активной гидродинамике и хорошей аэрации среди двустворчатых моллюсков преобладали инфаунные сестонофаги — *Aphrodina*, *Venericardia*, *Epicyprina*, *Linotrigonia*, меньше было эпифаунных (*Plicatula*, *Inoceramus*) и/или **семиинфаунных** (*Trigonarca*); разнообразными

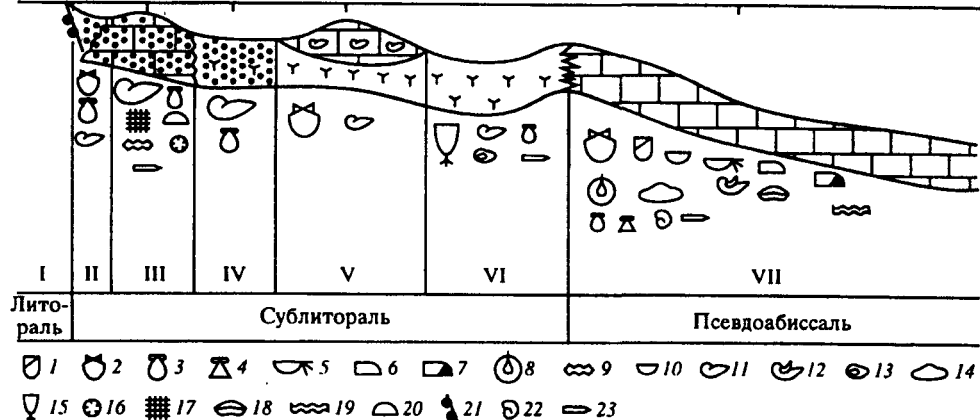


Рис. 1.3.11. Схема распределения бентоса и нектобентоса в юго-западной части Русского моря в раннем сеномане (Собецкий, 1978, рис. 29)

/ — скалистая литораль; // — песчаная литораль; /// — песчано-гравийная sublитораль; IV — песчаная sublитораль; V — устричники; VI — песчано-спонгитовая sublитораль; VII — карбонатно-илистая псевдоабиссаль; 1 — *Inoceramus*; 2 — *Entolium*; 3 — *Chlamys*; 4 — *Neithea*; 5 — *Plicatula*; 6 — *Lima*; 7 — *Pseudolimea*; 8 — *Anomia*; 9 — *Rastellum*; 10 — *Pycnodonte*; 11 — *Amphidonte*; 12 — *Gryphaeostrea*; 13 — *Pterotrigonia*; 14 — *Panopea*; 15 — губки; 16 — кораллы; 17 — мшанки; 18 — брахиоподы; 19 — черви; 20 — морские ежи; 21 — *Gastrochaena*; 22 — аммониты; 23 — белемниты

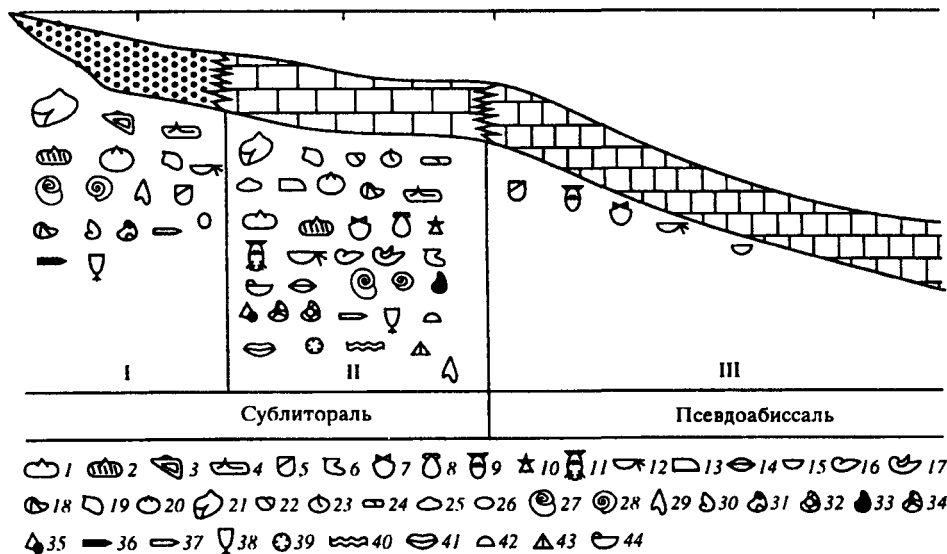


Рис. 1.3.12. Схема распределения бентоса и нектобентоса в юго-западной части Русского моря в позднем сеномане (Собецкий, 1978, рис. 44)

/ — песчано-глауконитовые осадки; // — карбонатные мелкодетритовые осадки с фосфоритами; /// — микрозернистые карбонатные илы; 1 - *Cucullaea*; 2 - *Nanonavis*; 3 - *Trigonoarca*; 4 - *Arca*; 5 - *Inoceramus*; 6 - *Oxytoma*; 7 - *Entolium*; 8 - *Chlamys*; 9 - *Prohinnites*; 10 - *Neithea*; 11 - *Dianchora*; 12 - *Plicatula*; 13 - *Lima*; 14 - *Acutostrea*; 15 - *Pycnodonte*; 16 - *Amphidonte*; 17 - *Gryphaeostrea*; 18 - *Linotrigonia*; 19 - *Epicyprina*; 20 - *Venericardia*; 21 - *Aphrodina*; 22 - *Lucina*; 23 - *Thetis*; 24 - *Azorinus*; 25 - *Tagelus*; 26 - *Tellina*; 27 - *Solarium*; 28 - *Avellana*; 29 - *Turbo*; 30 - *Cymatoceras*; 31 - *Eophylloceras*; 32 - *Schloenbachia*; 33 - *Forbesiceras*; 34 - *Acanthoceras*; 35 - *Paraturrillites*; 36 - *Neohibolites*; 37 - *Actinosamax*; 38 - губки; 39 - *Hexacoralla*; 40 - черви; 41 - брахиоподы; 42 - морские ежи; 43 - циррипедии; 44 - *Exogyra*

были **гастроподы** (Avellana, **Solarium**, Turbo, Pleurotomaria и др.); встречались губки, **нектобентосные** головоногие; была развита водная растительность (рис. I.3.12, I). На **карбонатно-гравийных** грунтах в этой же зоне было распространено сообщество Opis - Cucullaea, в которое входили **инфаунные** (Opis, Aphrodina, Thetis), **эпифаунные** и/или **семиинфаунные** Cucullaea, Trigonarca и **эпифаунные** (Entolium, Chlamys, Neithea, Dianchora, Plicatula, **Anomia**, Pycnodonte, Amphidonte, **Gryphaeostrea**, Inoceramus и др.) **сестонофаги**, а также гастроподы (Avellana, Calliostoma, Trochus, Gibbula, **Nummocalcar**, Eucyloscala, Pleurotomaria, Ringicula и др.), **брахиоподы** — **теребратулиды**, редкие морские ежи и нектобентосные головоногие моллюски. Дальше от берега, на ббльших глубинах (около 60 м) на **карбонатно-детритовых** грунтах с зарослями растительности располагалось сообщество Aphrodina - Ventriculites. В него входили губки Ventriculites, инфаунные двустворки (Aphrodina, **Thetis**, **Azorus**, **Tagelus**, Venericardia и др.), цементно прикреплявшиеся (Plicatula, **Acutostrea**, **Amphidonte**, **Gryphaeostrea**, Dianchora), активно плававшие Entolium, биссусно прикреплявшиеся, но способные к плаванию Chlamys и Lima, свободно лежавшие, иногда плававшие Neithea; много было губок (Ventriculites, Flabellispongia, Polyblastidium и др.); встречались якорные брахиоподы (теребратулиды и **ринхонеллиды**), **гастроподы-фитофаги** (Eucyloscala, Solariella, Nummocalcar, Pleurotomaria, Avellana и др.), немногочисленные морские ежи, одиночные кораллы **Trochocyatus**, **серпулиды**, **фораминиферы** (**Hedbergella**), циррипедии, нектобентосные аммоноидеи и белемноидеи.

В туронско-коньякское время мелководные фации были, по-видимому, распространены за пределами изученной области. Только для позднеконьякского этапа отмечено сообщество сублиторали, в котором преобладали Inoceramus — свободно лежавшие сестонофаги. В это сообщество входили растительоядные гастроподы, что свидетельствует о наличии водной растительности, морские ежи (Stereoicardis, Micraster), губки, нектобентосные аммоноидеи и рыбы, а также бесскелетные илоеды, оставившие следы.

В сантоне на прибрежных карбонатных песках, в условиях активной гидродинамики преобладали неподвижные сестонофаги Dianchora и Pycnodonte, реже встречались **биссусные** Chlamys и инфаунные Рапореа (рис. I.3.13, I). На ббльших глубинах на **карбонатно-алевритистых** грунтах бентос был более разнообразен, здесь располагалось сообщество Acutostrea - губки (рис. I.3.13, II), в котором господствовали неподвижно прикрепленные и/или свободно лежавшие Acutostrea, характерными были Chlamys, а остальные двустворки играли меньшую роль (Entolium, Pseudoptera, Inoceramus, Lima, Dianchora, **Dimyodon**, Plagiostoma, Arca, Nucula). На втором месте по численности были губки, встречались гастроподы (Trochus, **Cerithium**, Turbo), брахиоподы (ринхонеллиды, теребратулиды), кораллы, нектобентосные головоногие и рыбы. Преобладали неподвижные **эпибионтные** сестонофаги, свободно лежавшие и цементно прикреплявшиеся; меньшее значение имели биссусные, способные к плаванию, и якорные; мало было **инфаунных** детритофагов.

В раннем кампане на песчаных нестабильных грунтах прибрежного мелководья в условиях значительной гидродинамики располагалось сообщество Inoceramus - Dianchora, которое состояло в основном из неподвижных сестонофагов, свободно лежавших и цементиrowавшихся. В сообществе входили также нектобентосные хищники - белемноидеи (рис. I.3.14, I). Дальше от берега, на тонких **карбонатно-алевритовых** грунтах, при низкой гидродинамике местами отмечались заросли водорослей, и бентос был разнообразен. Преобладали губки, а среди двустворок - биссусные сестонофаги Chlamys и инфаунные детритофаги Nucula, реже **Nuculana**; среди остальных двустворок - **Arca**, Acutostrea, редкие Lima, Plagiostoma, Pseudoptera, Dianchora. Среди остальных групп — циррипедии Scalpellium, морские ежи, одиночные кораллы, серпулиды, редкие Dentalium, гастроподы Trochus, бра-

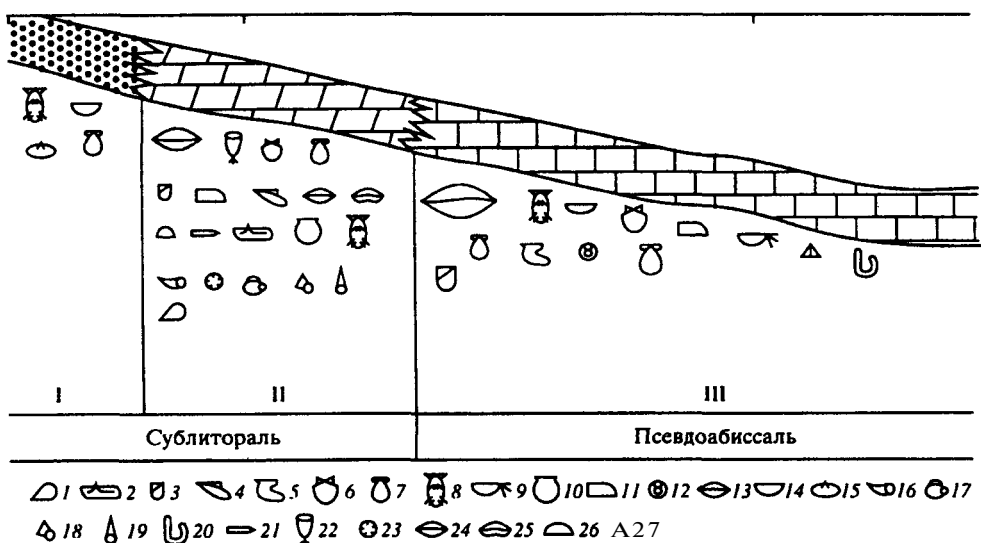


Рис. I. 3, 13. Схема распределения бентоса и нектобентоса в юго-западной части Русского моря в сартоне (Собецкий, 1978, рис. 73)

/ - песчаные осадки; Я - карбонатно-алевритистые илы; /// - карбонатно-глинистые илы; 1 - *Nucula*; 2 - *Arca*; 3 - *Inoceramus*; 4 - *Pseudoperna*; 5 - *Oxytoma*; 6 - *Entolium*; 7 - *Chlamys*; 8 - *Dianchora*; 9 - *Lima*; 10 - *Dimyodon*; 11 - *Lima*; 12 - *Anomia*; 13 - *Acutostrea*; 14 - *Pycnodonte*; 15 - *Panopea*; 16 - *Dentalium*; 17 - *Turbo*; 18 - *Trochus*; 19 - *Cerithium*; 20 - черви; 21 - белемноидеи; 22 - губки; 23 - кораллы; 24 - теребратулиды; 25 - ринхонеллиды; 26 - морские ежи; 27 - циррипедии

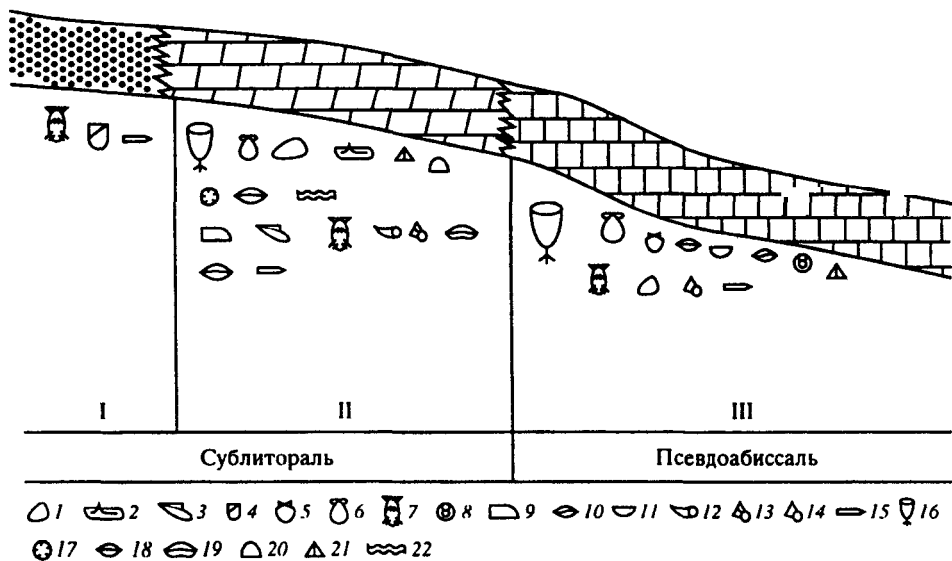


Рис. I.3.14. Схема распределения бентоса и нектобентоса в юго-западной части Русского моря в раннем кампане (Собецкий, 1978, рис. 82)

/ - *Nucula*; 2 - *Arca*; 3 - *Pseudoptera*; 4 - *Inoceramus*; 5 - *Entolium*; 6 - *Chlamys*; 7 - *Dianchora*; 8 - *Anomia*; 9 - *Lima*; 10 - *Acutostrea*; 11 - *Pycnodonte*; 12 - *Dentalium*; 13 - *Trochus*; 14 - *Turbo*; 15 - белемноидеи; 16 - губки; 17 - кораллы; 18 - теребратулиды; 19 - ринхонеллиды; 20 - морские ежи; 21 - циррипедии; 22 - черви. Остальные обозначения см. рис. I.3.13

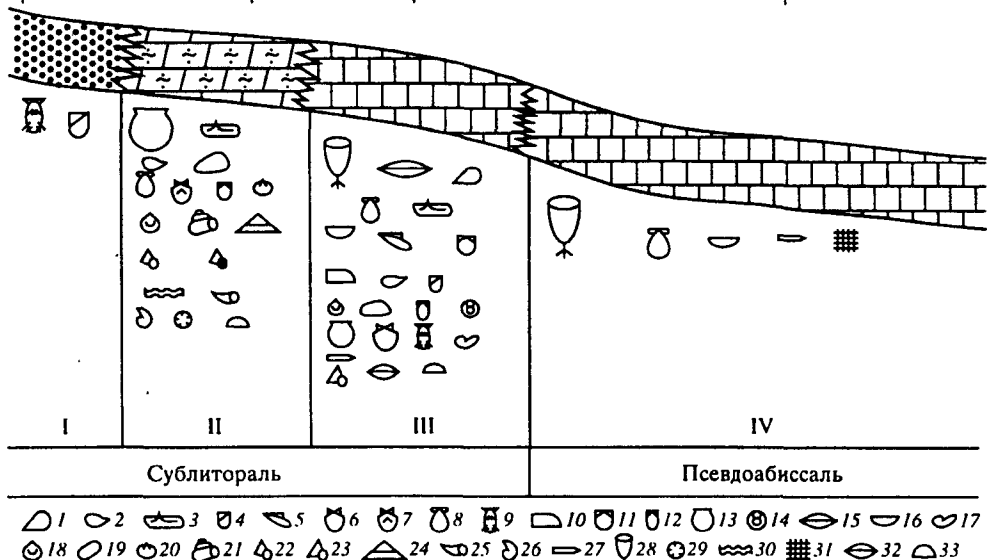


Рис. I.3.15. Схема распределения бентоса и нектобентоса в юго-западной части Русского моря в позднем кампане (Собецкий, 1978, рис. 89)

/ - песчаные осадки; // - карбонатно-алевритовые осадки; /// - карбонатно-глинистые осадки; IV - микрзернистые карбонатные илы; I - Nucula; 2 - Nuculana; 3 - Arca; 4 - Inoceramus; 5 - Pseudoptera; 6 - Entolium; 7 - Propeamussium; 8 - Chlamys; 9 - Dianchora; 10 - Lima; 11 - Limea; 12 - Limatula; 13 - Dimyodon; 14 - Anomia; 15 - Acutostrea; 16 - Pycnodonte; 17 - Gryphaeostrea; 18 - Astarte; 19 - Tellina; 20 - Venericardia; 21 - Turbo; 22 - Arrhoges; 23 - Cerithium; 24 - Trochus; 25 - Dentalium; 26 - аммоноидеи; 27 - белемнойдеи; 28 - губки; 29 - кораллы; 30 - черви; 31 - мшанки; 32 - брахиоподы; 33 - морские ежи

хилоподы Cyclothyris, Ornatothyris, нектобентосные белемнойдеи. В сообществе преобладали эпибонтичные сестонофаги - обрастающие, цементноприкрепляющиеся, якорные, биссусные, реже инфаунные сестонофаги; довольно много было инфаунных детритофагов, немногочисленны были фитофаги и нектобентосные хищники (рис. I.3.14, II). Для несколько уплотненных карбонатно-алевритовых илов, где местами возникали заросли водорослей, было характерно сообщество Dimyodon - Turbo - Ditrupula, в которое, кроме Dimyodon, входили двустворки Arca, Nucula, Nuculana, реже Chlamys, Propeamussium, Limatula, Acutostrea, Venericardia, Astarte, из гастропод, кроме Turbo, Solarium, Arrhoges, Cerithium и др., а также трубчатые черви Ditrupula, скафоподы, кораллы, морские ежи, нектобентосные аммоноидеи. Более 50% составляли неподвижные сестонофаги, довольно много было инфаунных форм, среди которых отмечались и сестонофаги и детритофаги, менее многочисленны были активно плававшие и мобильные сестонофаги, фитофаги, нектобентосные хищники.

В позднем кампане на песчаных и карбонатно-алевритовых грунтах были распространены те же сообщества, что и в раннем кампане - Inoceramus — Dianchora и Dimyodon — Turbo — Ditrupula (рис. I.3.15, I и II) соответственно. Местами на известковистых илисто-песчаных грунтах вместе с гастроподами (Turbo, Cerithium, Cylichna и др.), жившими, вероятно, в зарослях водорослей, было много инфаунных детритофагов (Nucula, Nuculana), а также брахиопод (Lingula, Carneithyris, Cretirhynchia, Magas, Bisulcina). Встречались также кораллы, лопатоногие, морские ежи, фораминиферы (Discorbina, Cibicidoides и др.). Глубже на жидких карбонатно-илистых грунтах при малой подвижности воды донное сообщество состояло из губок и устриц Pycnodonte, вместе с которыми встречались Acutostrea и другие

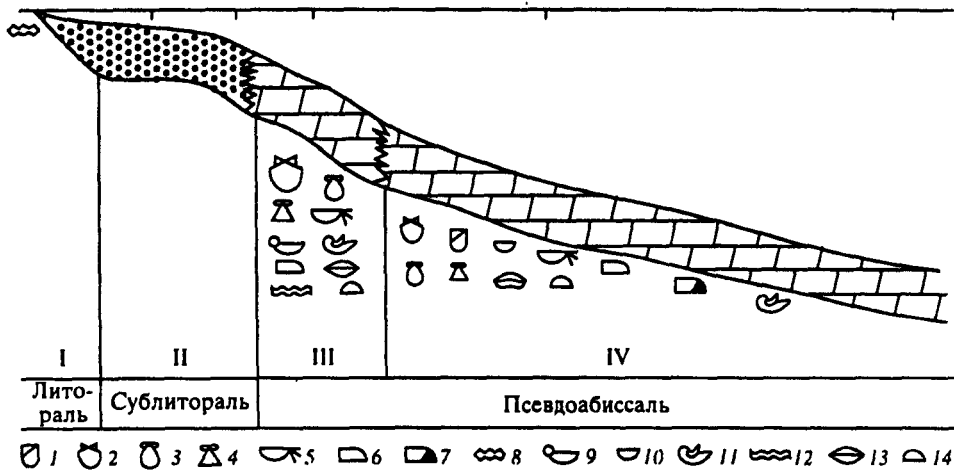


Рис. I.3.16. Схема распределения бентоса в юго-западной части Русского моря в раннем сеномане (Собецкий, 1978, рис. 39)

/ - скалистая литораль; // - песчаные осадки; /// - мелкодетритовые карбонатные осадки; IV - карбонатно-илистые осадки; 1 - *Inoceramus*; 2 - *Entolium*; 3 - *Chlamys*; 4 - *Neithea*; 5 - *Plicatula*; 6 - *Lima*; 7 - *Pseudolimea*; 8 - *Rastellum*; 9 - *Acutostrea*; 10 - *Pycnodonte*; 11 - *Gryphaeostrea*; 12 - черви; 13 - брахиоподы; 14 - морские ежи

двустворки (*Nucula*, *Chlamys*, *Nuculana*, *Lima*, *Astarte*, реже *Pseudoptera*, *Limea*, *Inoceramus*, *Entolium*, *Anomia*, *Dimyodon*, *Dianchora*, *Arca*, *Limatula* и некоторые другие); здесь жили также брахиоподы, гастроподы, морские ежи; было много червей-грунтоедов, оставивших следы; встречались нектобентосные белемноидеи. Основу составляли эпифаунные сестонофаги – обраставшие (губки), цементно прикреплявшиеся к обломкам и целым раковинам, свободно лежавшие; более редкими были биссусные сестонофаги, инфаунные детритофаги – сортирующие и безвыборочно заглатывающие, растительноядные, нектобентосные хищники (рис. I.3.15, III).

В раннем Маастрихте на прибрежном мелководье в условиях умеренной гидродинамики, на карбонатно-алевритистых грунтах, при обилии водной растительности располагалось сообщество, в котором большую роль играли инфаунные детритофаги *Nucula* и *Nuculana*, довольно много было сестонофагов - биссусных эпифаунных, из которых некоторые могли свободно плавать - *Chlamys*, *Camptonectes*, *Entolium*, *Lima*, *Limea*, *Limatula*, *Neithea*, *Gervillia*, *Pseudoptera*, *Arca*, неподвижных цементирувавшихся и/или свободно лежавших устричных (*Acutostrea*, *Agerostrea*, *Pycnodonte*, *Exogyra*, *Gryphaeostrea*, *Lopha*) и *Dianchora*, свободно лежавших или прикреплявшихся биссусом *Inoceramus*, инфаунных *Astarte*, *Eriphyla*, *Venericardia*, *Limopsis*, *Nemocardium*, люцинид и др. Кроме двустворок, здесь жили гастроподы, скафоподы, брахиоподы (*Carneithyris*, *Cretirhynchia*, *Magas* и др.), кораллы (редкие), морские ежи (*Echinocoris* и др.), черви, циррипедии (*Scalpellum*, *Polysipes*), губки, мшанки, фораминиферы, нектобентосные головоногие, в том числе крупные бакулиты, а также скафитиды и белемноидеи. Преобладали инфаунные организмы - сестонофаги и детритофаги. Эпифаунные формы обычно мелких размеров, вероятно, в связи с быстрым осадконакоплением, вызывавшим погребение осадком.

В позднем Маастрихте на мягких карбонатно-алевритистых илах, вероятно, в условиях несколько ухудшенного газового режима сообщество *Nucula-Nuculana-Arca*, существовавшее здесь в раннем Маастрихте, сохранило свое ядро, но имело

обедненный состав. Из **двустворок**, кроме руководящих форм, отмечались **Limopsis Entolium**, **Chlamys**, **Acutostrea**, **Pholadomya**; здесь жили также **гастроподы** (**Turritella**), **скафоподы**, **брахиоподы** (**Carneithyris**, **Stretirhynchia**, **Bisulcina**, **Lingula** и др., губки, черви, морские ежи, ракообразные, редкие кораллы, **фораминиферы** (**Textularia**, **Grammostomum**, **Praebulimina**), **нектобентосные** головоногие.

Более глубокие части (до 150–200 м глубиной) позднемелового бассейна юго-запада Восточноевропейской платформы представляли собой низы нижней сублиторали, или псевдоабиссали, где господствовали в условиях низкой гидродинамики рыхлые карбонатные (из скелетов кокколитофорид, главным образом), иногда слабо глинистые, местами кремнистые (за счет растворения спикул губок) **илы**.

В начале раннего сеномана для псевдоабиссали было характерно сообщество **Entolium-Inoceramus-Pycnodonte** (рис. I.3.11, VII), в котором преобладали **сестонофаги** - плававшие (**Entolium**), свободно лежавшие (**Inoceramus** и **Pycnodonte**). Кроме них встречались также относившиеся к этим же экологическим группам, а также биссусно прикреплявшиеся (**Plicatula**, **Gryphaeostrea**, редкие **Lima**, **Pseudolimea**, **Chlamys**, **Neithea**, **Anomia**), а также редкие **инфаунные** (**Панореа**, **Плеурома**) двустворки, брахиоподы (**теревратулиды** и **ринхонеллиды**), **серпулиды**, редкие губки, нектобентосные головоногие моллюски; много было червей-илоедов, оставивших следы.

Во второй половине раннего сеномана ближе к берегу на карбонатных илах с детритом располагалось сообщество **Entolium-Chlamys**, в которое входили свободно плававшие **Entolium**, биссусные, но способные плавать **Chlamys**, **Neithea**, цементно прикреплявшиеся и свободно лежавшие **Plicatula**, **Pycnodonte**, **Gryphaeostrea**, **Acutostrea**, **Inoceramus**, биссусно прикреплявшиеся **Lima**; встречались брахиоподы (якорные **Cyclothyris**), **черви** – серпулиды и бесскелетные **илоеды**, хищные **гастроподы**, оставившие следы сверления, редкие морские ежи (рис. I.3.16, III). Мористее его сменяло сообщество **Entolium-Inoceramus-Pycnodonte**, т.е. то же, что было описано для раннего сеномана, лишь состав второстепенных членов сообщества был несколько беднее (рис. I.3.16, IV).

В позднем сеномане на карбонатных илах псевдоабиссали отмечалось сообщество **Inoceramus-Entolium** (рис. I.3.12, III), состоявшее исключительно из **эпифаунных** сестонофагов, достаточно малочисленных - активно плававших **Entolium**, **свободо** лежавших **Inoceramus** и **Pycnodonte**, цементирувавшихся **Plicatula** и **Prohinnites**.

В раннем туроне на карбонатных грунтах этой же зоны располагалось сообщество **Inoceramus — Dianchora**, в которое входили еще мелкие **Pycnodonte**, губки и морские ежи (**Conulus**), а на **карбонатно-кремнистых** илах - сообщество **Inoceramus - Entolium**, второстепенными его членами были **Plicatula** и **Pseudolimea**. В том и другом сообществах преобладали свободно лежавшие сестонофаги. Многочисленны были бесскелетные илоеды, оставившие следы.

В позднетуронской псевдоабиссали на несколько уплотненных илах существовало сообщество **Inoceramus** и морских ежей, в которое, кроме свободнолежавших **Inoceramus**, входили биссусные **Chlamys**, **Limea**, **Plagiostoma**, **Pseudoptera**, **Propeamusium**, **Neithea**, цементно прикреплявшиеся **Dianchora**, **Dimyodon**, **Acutostrea**, **Gryphaeostrea**, **Anomia**, а также серпулиды, губки, брахиоподы **Cyclothyris**, **Gibbithyris**, **Orbirhynchia** и др., одиночные кораллы, криноидеи, фораминиферы (**Buliminidae** и др.), нектобентосные головоногие моллюски и рыбы.

В раннем коньяке на такого же типа грунтах, кроме **Inoceramus**, было много устриц **Acutostrea**, жили здесь также **Pycnodonte**, **Chlamys**, более редкими были **Gryphaeostrea**, **Dimyodon**, **Anomia**, **Dianchora**, **Lima**. Разнообразными, но малочисленными были морские ежи (**Steriocidaris**, **Echinocorys**, **Micraster** и др.). Преобладали **эпифаунные** сестонофаги, главным образом неподвижные, свободно лежавшие и прикрепленные.

То же сообщество **Acutostrea - Inoceramus** занимало псевдолиtoralь и в **сантон-**ское время (рис. I.3.13, III). В нем резко преобладали *Acutostrea*, прираставшие на ранних стадиях развития, а затем свободно лежавшие, имевшие небольшие размеры и тонкостенную раковину. К раковинам *Acutostrea* и обломкам прирастали немногочисленные *Dianchora*, *Pycnodonte*, *Plicatula*, *Anomia*, прикреплялись **биссусные** *Lima*, *Chlamys*, *Oxytoma*; встречались свободно плававшие *Entolium*. Из других групп отмечались цементировавшиеся циррипедии *Scalpellum* и черви **Vermetus**, якорные **брахиоподы** *Ornatothyris*. Преобладали **эпифаунные сестонофаги**, особенно цементировавшиеся.

В кампанское время в относительно глубоководной зоне псевдоабиссали жили многочисленные губки, а из двустворок характерны были *Chlamys*, встречались также *Pycnodonte*, в раннем кампане еще *Entolium*, *Acutostrea*, *Anomia* и более редкие другие, а из других групп — циррипедии *Scalpellum*, **гастроподы**, **нектобентосные** белемнойдеи, в позднем **кампане** — мшанки (см. рис. I.3.14, III и I.3.15, IV). Преобладали эпифаунные неподвижные сестонофаги, много было **нектобентосных** хищников, остальные эволюго-трофические группировки имели меньшее значение.

В Таврическом районе сублиторальные сообщества известны только для Маастрихта. В **раннемаастрихтское** время на **карбонатно-алевритистых** грунтах, на глубине не ниже уровня фотической зоны, в спокойной обстановке было распространено сообщество *Limaria - Dianchora* - морские ежи. Кроме руководящих форм, в сообщество входили губки, двустворчатые моллюски (**детритофаги** *Nucula*, **сестонофаги** *Chlamys*, *Camptonectes*, *Neithea*, *Plagiostoma*, *Limea*, *Limatula*, *Lopha*, *Acutostrea*, *Pycnodonte*, *Inoceramus*, **люциниды**, *Fragum*, *Granocardium*, *Pholadomya*), брахиоподы (*Carneithyris*, *Oranithyris*), нектобентосные головоногие моллюски и рыбы. Преобладали эпифаунные сестонофаги - цементно прираставшие и биссусные, меньше было свободно лежавших, способных к плаванию, якорных, **инфаунных** сестонофагов и детритофагов, нектобентосных хищников.

На **карбонатно-песчаных** грунтах, при значительной гидродинамике отмечалось сообщество устричных - *Exogyra - Lopha*, к которым присоединялись **Gryphaeostrea**, *Pycnodonte*, *Ostrea*, *Agerostrea*, *Rastellum*, *Acutostrea*, **Ceratostreon**, а также *Chlamys*, *Camptonectes*, редкие *Entolium*, *Liopistha*, *Corbula*, *Plagiostoma*, *Pholadomya*, много серпулид; встречались неправильные морские ежи, мшанки, сверлящие губки, хищные гастроподы. Основная часть сообщества состояла из **цементноприраставших** сестонофагов, меньше было свободно лежавших, активно плававших, еще меньше биссусноприкреплявшихся и инфаунных сестонофагов. Представители *Lopha* и *Acutostrea* формировали **гроздевые** скопления. Местами при активной гидродинамике возникали банки *Chlamys*, к которым были приурочены менее многочисленные *Entolium*, *Neithea*, *Exogyra*, *Pycnodonte*, нектобентосные белемнойдеи.

В псевдоабиссали в течение всего позднемерелового времени особенно были распространены свободно лежавшие сестонофаги *Inoceramus*, к которым присоединялись устричные, **пектинидаы**, губки, морские ежи. Так в сеномане было характерно сообщество *Inoceramus*, остальные **двустворки** были редкими (*Plicatula*, *Anomia*, **Arga**, *Proreamussium*, *Nucula*), также редки были губки, морские ежи, циррипедии; довольно много было червей-илоедов и нектобентосных головоногих моллюсков. В позднем сеномане выделялось еще сообщество *Inoceramus - Proreamussium*, в которое входили более редкие *Pycnodonte*, *Dianchora*, *Lima*, мелкие гастроподы, нектобентосные аммонойдеи.

В раннем туроне менее распространены *Inoceramus*, а преобладали морские ежи и *Acutostrea*; встречались кринойдеи, губки, головоногие моллюски.

В позднем туроне на **карбонатно-кремнистых** илах существовало сообщество

Inoceramus — **Груфаеостреа**, в котором резко преобладали свободно лежавшие Inoceramus, остальные формы (Gryphaeostrea, Acutostrea, якорные брахиоподы **Concinnothyris**, морские ежи) немногочисленны.

В течение коньякского времени также преобладали Inoceramus, за ними по численности шли морские ежи и Acutostrea; редкими были Anomia, **теребратулиды** и криноидеи.

В сантоне на тонких **карбонатно-глинистых** илах помимо Inoceramus было много губок и морских ежей, присутствовали здесь также двустворки Lima и Acutostrea, брахиоподы - **ринхонеллиды** и теребратулиды, **нектобентосные** рыбы.

В кампане и в раннем Маастрихте в Таврическом районе на тонкозернистых часто жидких карбонатных илах преобладали губки, Inoceramus и **инфаунные** детритофаги (Nucula, Nuculana), встречались морские ежи и нектобентосные головоногие, а в раннем Маастрихте еще редкие другие двустворки (Pholadomya, Golsa, Dianchora, Puschodonte, **Plagiostoma**, Astarte), брахиоподы (Carneithyris), кораллы, **серпулиды**, бесскелетные (? черви). Преобладали неподвижные **эпифаунные** сестонофаги (свободно лежавшие, обраставшие, редкие **биссусные** и якорные), меньше было **инфаунных** сестонофагов и детритофагов и **нектобентосных** хищников.

Центральная часть Русского моря

В раннемеловое время море было мелководным с песчаными грунтами. В берриасе и валанжине здесь жили двустворки Buchia, Trigonina, Camptonectes, Ostrea, Lima, Pteria, брахиоподы Rhynchonella и Russiella, нектобентосные головоногие (Rjasanites, **Euthymiceras**, Pachyteuthys, Belemnites и др.) (Макридин, 1964).

В готериве на песчаных грунтах мелководья (до 50 м) с примесью гравия и галек селились многочисленные устрицы (Ostrea, **Alectryonia**, Exogyra), местами в прибрежной несколько опресненной зоне образуя банки, а также другие двустворки - сестонофаги (Gervillia, Perna, Camptonectes, Dosinimeria, Arctica, Panopea, Lima, Anomia), редкие **гастроподы**, нектобентосные амmonoидеи. В барреме на такого же типа грунтах из двустворок были характерны в основном эпифаунные и **семиинфаунные** сестонофаги - Lima, Camptonectes, Pinna, Exogyra, Oxytoma, брахиоподы Velbekella, Zeillera, крупные гастроподы, мелкие морские ежи, нектобентосные белемнойдеи.

В аптское время на тонко- и мелкозернистых песках жили как **инфаунные** детритофаги (Nucula) и сестонофаги (Protocardia, Thetironia, **венериды**, **фоладомиды**, **тригонииды**), так и эпифаунные (Pteriidae) и семиинфаунные (**пинниды**) сестонофаги; встречались нектобентосные амmonoидеи (Deshayesites) (Пославская, 1966).

В поздне меловое время море расширилось и с позднего сеномана стало более глубоководным и включало зоны нижней сублиторали и псевдоабиссали с глубинами до **200 м** (Савчинская, 1966, 1971, 1976, 1982; Пославская, 1974; Плотникова, 1975; Найдин и др., 1986). Климат был теплым, но временами имели место холодные течения.

Особенно подробно изучены **поздне меловые** сообщества Донецкого бассейна (Савчинская, 1982), которые были характерны для отдельных зон моря.

В **прибрежно-мелководной** зоне этого бассейна в условиях активной гидродинамики, при солености близкой к нормальной на песчано-гравийно-галечных и ракушечных грунтах в сеноманское время формировались устричные банки (Amphidonte, Loph) и скопления брахиопод (теребратулиды и ринхонеллиды); многочисленными были морские **ежи-цидароиды** (Cidaris, Balanocidaris), встречались обрастающие усонogie, серпулиды, мшанки. В этой же прибрежной части верхов сублиторали, где местами развивались заросли водорослей, имело место фосфоритообразование, которое происходило на дне в верхних слоях осадка и было максимальным в спокойных, с небольшой скоростью

течения участках - углублениях дна, где концентрация кремния и фосфора была несколько повышена.

При немного пониженной солености на мягких тонкозернистых глауконитово-песчаных, иногда **известковистых** грунтах, при умеренной подвижности воды бентос был обеднен (отсутствовали морские ежи, **скафоподы**, головоногие), жили здесь губки, **брахиоподы (лингулы)**, крабы, **нектобентосные** рыбы. На более или менее открытом мелководье, на **глауконитово-песчаных** и **галечно-гравийных** грунтах, при усиленной гидродинамике и нормальной, иногда несколько пониженной солености преобладали двустворчатые моллюски: **элифаунные (Neithea, Entolium, Plicatula, Lima, Inoceramus, Exogyra, Loph, Amphidonte, Chlamys и др.)**, **семиинфаунные** и/или **эпифаунные (Grammatodon, Cucullaea, Trigonarca)**, **инфаунные (Opis, Astarte, Arctica, Cyprimeria, Panopea, Linotrigonia и др.)** **сестонофаги**, реже **инфаунные детритофаги (Nucula)**. К зарослям водорослей были приурочены **гастроподы (Pleurotomaria, Turbo, Trochus, Solarium, Scalaria, Acmaea, Emarginula и др.)**. Местами было много брахиопод (**Cyclothyris, Terebratula, Terebratella, Trigonosemus, Lingula и др.**) и морских ежей (**Balanocidaris**). Встречались скафоподы и мелкие нектобентосные **бакулиты** и др. головоногие. Участками было много губок (**Craticularia, Ventriculites, Siphonia, Placosciphia, Cribrospongia и др.**). В целом на **фосфоритоносных** осадках преобладали **эпифаунные** формы - двустворчатые моллюски, губки, брахиоподы, реже **серпулиды**, одиночные кораллы и мшанки. Инфаунные формы имели подчиненное значение (лингулы, некоторые двустворчки, скафоподы). Нектобентос был представлен аммоноидеями (**Schloenbachia, скафиты, бакулиты, наутилоидеями** и рыбами).

Для турана-раннего кампана **прибрежно-мелководные** сообщества не известны.

В позднем кампане на **глауконитово-песчано-карбонатных** и **гравелисто-песчаных** грунтах широко расселились устричные (**Gryphaea**), из фораминифер были характерны **Discorbis, Cribronion, Rotalia, Florilus, Elphidiella** и др.

В раннемаастрихтском море на прибрежном мелководье на **песчано-детритовых** грунтах с ракушей среди **двустворок** преобладали устричные (**Gryphaea, Loph, Amphidonte**), жили также морские ежи (**Cardiaster, Echinocoris**), брахиоподы (**теребратулиды** и **Crania**), **фораминиферы Pseudosiderolites**, нектобентосные головоногие (белемноидеи, бакулиты, полуразвернутые аммоноидеи, наутилоидеи), **инфаунные бесскелетные** формы. В более спокойных, несколько углубленных участках дна из двустворок были характерны **Chlamys и Pinna**, а из морских ежей **Satorugus**. На **глауконитово-карбонатных** песках, кроме двустворок (мелкие устрицы **Amphidonte** и др.), было много фораминифер **Pseudosiderolites, Arenobulimina, Cristellaria, Gyroidina, Cibicides, Globotruncana, Anomalina, Ataxophragmidium, Flabellina**, морских правильных ежей **Cidaris** и **Balanocidaris**, брахиопод - **ринхонеллид** и **теребратулид**, **мшанки (инкрустирующих** и свободно растущих); встречались мелкие одиночные **кораллы**, **серпулиды**, реже - **криноидеи**. Растительность была представлена **желваковидными Solenopora**. Многочисленны были бесскелетные **инфаунные** формы, оставившие следы жизнедеятельности.

В позднем Маастрихте на глауконитово-песчаных и карбонатных грунтах несколько отдаленного от берега мелководья формировались устричные банки толстостенными особями родов **Exogyra, Loph, Ceratostreon, Liostrea**, вместе с которыми жили **пектинида Neithea** и **Chlamys**, мшанки, **гастроподы, циррипедии**.

Сообщества верхов открытой верхней сублиторали известны лишь для сеномана и Маастрихта. В сеномане на алевритовых и песчаных грунтах преобладали **Amphidonte**, характерными были "**Cyprina**", **Syncyclonema, Cyprimeria, Trigonina**, местами **Gryphaea, Oxytoma, Myosconcha**, реже встречались **Loph, Trigonarca, Inoceramus, Exogyra, Neithea** и другие двустворчки, **гастроподы (Trochus** и др.), **фораминиферы, брахиоподы, редкие нектобентосные** головоногие моллюски.

В раннем Маастрихте на **глауконитово-песчано-известковых** грунтах верхней сублиторали при нормальной солености в наиболее приближенных к берегам участках селились брахиоподы (**теребратулиды**), **эпифаунные** (*Catopygus*) и **инфаунные** (*Cardiaster*) морские ежи и **бескелетные** организмы. В более спокойной обстановке на небольших глубинах жили **двустворки** (*Lopha*, *Chlamys*, *Neithea*), брахиоподы (*Crania* и теребратулиды), мшанки, **фораминиферы**. В более удаленных от берега районах, где чувствовалось влияние течений и грунт был более подвижным, представителями *Lopha* формировались банки; распространены здесь были мелкие теребратулиды и заросли **кораллиновых** водорослей. На слабо глинистых мягких, но несколько уплотненных карбонатных илах с примесью тонкозернистого песка обычными были **семиинфаунные** *Pinna* и инфаунные *Raporea*, более редкими - эпифаунные *Lopha* и *Gryphaea*. Растительные **гастроподы** *Delphinula*, вероятно, были приурочены к зарослям водной растительности.

В позднем Маастрихте на карбонатных и слабо песчаных илах бентос был обеднен и представлен почти целиком сидячими **эпифаунными** формами - губками, **двустворками**, среди которых преобладали *Lima* и *Limatula*, более редкими были *Chlamys*, *Spondylus*, *Neithea*, брахиоподами (теребратулиды); встречались морские ежи (*Cardiaster*), немногие **нектобентосные** головоногие (*Belemnella*). На рыхлых глинисто-карбонатных илах, местами с глауконитом, при умеренной гидродинамике и нормальной солености сообщества были систематически и экологически разнообразны и состояли из губок, двустворчатых моллюсков, среди которых преобладали эпифаунные цементировавшиеся и свободно лежавшие *Gryphaea*, *Lopha*, *Inoceramus*, часто встречались биссусно прикреплявшиеся *Chlamys*, *Lima*, *Limatula*, *Neithea*, *Syncyclonema*, **Argo**, *Pinna* и др., меньше было **инфаунных** *Raporea*, *Pholadomya*, *Cuspidaria*. Из гастропод было много инфаунных **Turritella**, **Aporrhaidae**, **эпифаунных** *Pleurotomaria*, *Emarginula*, *Delphinula* и некоторых других. Жили здесь брахиоподы, **скафоподы**, **серпулиды**, циррипедии, эпифаунные и инфаунные неправильные морские ежи (**Echinocoris**, *Cardiaster*, *Catopygus*, *Phymosoma*) и редкие правильные морские ежи; много было **нектобентосных** белемноидей, наутилоидей, аммоноидей (**бакулиты**, **скафиты** и др.) и инфаунных бескелетных организмов, оставивших свои ходы. В целом преобладал сидячий **эпифаунный** бентос (неподвижно прикреплявшиеся, свободно лежавшие, биссусные), представленный **сестонофагами**; остальные этолого-трофические группировки имели подчиненное значение. На **глауконитово-известковистых** песках, при активной гидродинамике часто образовались устричные банки из представителей *Lopha*, *Gryphaea*, *Amphidonte*, *Liostrea*, здесь жили эпифаунные биссусно прикрепляющиеся *Chlamys*, *Lima*, *Neithea*, свободно лежавшие *Inoceramus*, гастроподы (*Turritella*, *Delphinula*, *Fusus*), серпулиды, брахиоподы - образывавшие иногда банки теребратулиды, а также **ринхонеллиды** и *Craniidae*, циррипедии *Scalpellidae*, мшанки, морские ежи (**Rhynchopygus**, *Echinocoris*, **спатангоиды**), крупные фораминиферы, черви - пескожилы. Преобладали неподвижно прикрепленные эпифаунные формы, много было свободно лежащих и **биссусных**; **инфауна** (скафоподы, *Turritella*, спатангоиды) имела меньшее значение, мобильные эпифаунные и нектобентосные формы тоже.

В низах верхней сублиторали (на глубинах до 100 м), на кремнисто-глинистых и кремнисто-песчано-карбонатных осадках, главным компонентом которых были раковины кокколитофорид и фораминифер, местами **спикулы** губок, в кампане бентос был представлен неправильными морскими ежами (*Galeola*, *Echinocoris*, *Micraster*), губками, двустворчатыми моллюсками, фораминиферами (*Gyroidinoides*, *Valvulineria*, *Anomalina* и др.); селились здесь также криноидеи, гастроподы (*Patella*, *Turritella*, *Pleurotomaria* и др.), довольно редкие брахиоподы (теребратулиды, ринхонеллиды), мшанки, черви-трубкожилы, единичные скафоподы; нектобентос состоял из аммоноидей (бакулиты, скафиты, хамиты и др.) и более редких

белемноидей. Из двустворчатых моллюсков большее число относилось к **эпифаунным** цементирувавшимся, свободно лежавшим и **биссусным** (*Lopha*, *Inoceramus*, *Lima*, *Limatula*, *Spondylus*, *Chlamys*, *Arca*, *Gryphaea*), меньше было **инфаунных** (*Pholadomya*, *Panorea*, *Tellina*). Преобладали **сестонофаги** - мобильные **эпифаунные** формы, на втором месте - сидячие (неподвижно прикрепленные - губки, *Lopha*, *Gryphaea*, свободно лежавшие - *Inoceramus*, биссусно прикрепленные - *Lima*, *Limatula*, *Chlamys*, **Arca**), подчиненное значение имели **инфаунные** (некоторые **двустворки**, *Micrasteridae*, *Dentalium*, **Turritella**).

В раннем Маастрихте на такого же типа грунтах состав бентоса был очень близок к кампанскому: преобладали двустворчатые моллюски, губки, морские ежи, с ними вместе встречались **брахиоподы**, **гастроподы**, **скафоподы**, **фораминиферы**, местами мшанки, редкие одиночные кораллы, криноидеи, **нектобентосные** многоногие моллюски, особенно часто аммоноидеи. Среди **двустворок** наиболее многочисленными были биссусно прикреплявшиеся *Lima*, *Chlamys*, *Limatula*, *Pinna*, **Arca**, меньшее значение имели свободно лежавшие *Inoceramus*, **Gryphaea**, *Neithea*, редкими были цементно прикрепляющиеся *Spondylus*, *Lopha*, некоторые мелкие **рудисты** *Gyropleura*, немногочисленными были инфаунные сестонофаги — *Panorea*, "**Cardium**", *Pholadomya*, *Tellina* и **детритофаги** - *Nucula* и *Nuculana*. Среди фораминифер встречались как **секреторные** (*Gyroidinoides*, *Valvulineria*, *Stensioeina*, *Cibicides*, *Lenticulina* и др.) так и агглютинированные (*Haplophragmoides*, *Rhabdammina*, *Ammodiscus* и др.). Мобильный бентос был представлен **инфаунными** морскими ежами, из которых большую численность имели **Echinocoris**, несколько меньше было представителей *Micraster*, **Cardiaster**, *Isomicraster*, из правильных морских **ежей** — *Balanocidaris* и гастроподами, немногочисленными, но разнообразными: **эпифаунными** *Pleurotomaria*, *Turbo*, *Fusus* и др. и инфаунными *Turritella* и **Aporrhais**. Преобладали неподвижные эпифаунные формы, особенно на уплотненных грунтах, а на мягких илах значительное распространение имела инфауна.

В позднем Маастрихте на **песчано-глинистых** с глауконитом осадках на глубинах **50–100 м** селились **брахиоподы** (*Cameithyris*, *Clidonophora*), двустворчатые моллюски (*Gryphaea*, *Lopha*, **Ostrea**, **пектиницы**, реже **лимицы**, мелкие *Inoceramus* и др.), фораминиферы, главным образом известковые (*Anomalina*, *Cibicides*, *Lenticulina*, *Valvulineria* и др.).

В туронское и коньякское время центральная часть моря Восточноевропейской платформы была занята глубоководьем, где формировались преимущественно карбонатные кокколитовые и фораминиферовые илы, затем превратившиеся в писчий мел. В зоне нижней сублиторали - псевдоабиссали, на глубинах **100–150 м**, на рыхлых грунтах, при непостоянстве гидродинамики и нормальной солёности состав бентоса был мало разнообразен, хотя численность отдельных видов была большой. Из двустворчатых моллюсков присутствовали почти исключительно **иноцерамы**, остальные (**шипастые** свободно лежавшие *Spondylus*, прикреплявшиеся цементно к раковинам иноцерамов устрицы и **Anomia**, **биссусные** *Oxytoma*, *Chlamys*, *Lima*, *Pinna*) были малочисленны. Довольно много было неправильных морских ежей (*Micraster*, *Echinocoris*, *Conulus* и др.), а правильные (*Tylocidaris*, *Gauthieria*) имели подчиненное значение. Умеренно частыми были губки и мшанки; брахиоподы (**Ornatothyris**, *Cretirhynchia* и др.) встречались редко. На иноцерамах иногда селились **серпулиды**. Разнообразны были **бентосные** фораминиферы — секреторные *Gyroidinoides*, *Stensioeina*, *Anomalina*, *Cibicides* и др. и агглютинированные *Arenobulimina*, **Ataxophragmidium**, **Gaudryina**, **Spiroplectammina** и др. Преобладали свободно лежащие, довольно много было прикрепленных и инфаунных форм. На более топких илах разнообразие уменьшалось, а к характерным формам относились губки.

В сантоне на **известково-кремнистых**, кремнисто-глинистых илах и глинисто-кремнистых илах нижней сублиторали возникали заросли губок - **Ventriculites**, Муг-

mesoptychium и др.; из двустворок здесь жили **эпифаунные** Inoceramus, Chlamys, мелкие устрицы, **пектиниды** с тонкостенной раковинной и **инфаунные теллиниды** и **кардииды**; среди **фораминифер** - много агглютинированных Agenobulimina, Ataxophragmium, Gaudryina, Spiroplectammina и др., из **секретионных** встречались Valvulineria, Gyroidinoides, Stensioenia, Anomalina, Lenticulina и др.

В кампане и Маастрихте в псевдоабиссали, в большом удалении от берегов, при небольшой подвижности воды на топких карбонатных илах и при затрудненной аэрации бентос был обеднен как качественно, так и количественно, и состоял из губок и устриц (Gryphaea, реже Lophia и Amphidonte), редко отмечались Chlamys и морские ежи. Много было **нектобентосных** или **нектонных белемноидей**. В этой же зоне, но на уплотненных илах, при сильных придонных течениях и хорошей аэрации **бентосные** сообщества были значительно разнообразнее. Из двустворчатых моллюсков преобладали эпифаунные — цементирувавшиеся Liostrea, Amphidonte, Lophia, Spondylus, свободно лежавшие Neithea, Gryphaea, прикреплявшиеся биссусом, но иногда плававшие Chlamys, Syncyclonema, Lima, Limatula. Было много брахиопод (**теревратулиды**, несколько реже **ринхонеллиды**); встречались мшанки, **фораминиферы** (Gavelinella, Gyroidinoides, Valvulineria, Stensioeina и др.), редкие одиночные кораллы, черви-трубкожилы. Господствовали неподвижные сестонофаги, главным образом цементирувавшиеся. К мобильным формам относились редкие морские ежи (цидариды и Echinocoris) и гастроподы (**Fusus** и хищники, близкие к Natica).

На участке моря, расположенном в районе Поволжья, в туронско-коньякское время были развиты жидкие карбонатные **илы**, к которым были приурочены немногие организмы — морские ежи, **иноцерамы** и мелкие шарообразные известковые губки Porosphaera, удерживавшиеся на грунте при помощи иглообразных спикул.

В раннесантонское время на карбонатных илах селились многочисленные кремневые губки - **триаксониды**, создававшие "подводные луга". Губки родов Labyrintholites, Plocoscyphia, Guettardioscyphia, черви-трубкожилы, двустворчатые моллюски (Ostrea, Spondylus), **брахиоподы** селились на вторичном субстрате, прикрепляясь к раковинам живших на илу Lophia или фрагментам губок. Кроме триаксонид и Lophia на илистом грунте жили некоторые брахиоподы, а также морские ежи. На глинисто-известковых илах в обстановке спокойной гидродинамики преобладали тонкостенные конические, **грибо-трубкообразные** и ветвистые губки родов Coeloptychium, Napaeana, Sestrocladia, Rhizopoterion, Aphrocallystites со слабо развитыми ризоидами, а также шарообразные Actinosiphonia, Jerea, Siphonia, слабо прикреплявшиеся к субстрату (Первушов, 1989).

В маастрихтское время в этом же районе на песчаном мелководье, в условиях значительно развитой гидродинамики и хорошей аэрации селились многочисленные кремневые губки и устричные Gryphaea, в меньшем числе встречались пектиниды и другие двустворки и **нектобентосные** белемноидеи. Местами на илисто-песчаных грунтах sublitorali было много фораминифер (Пославская, 1974; Первушов, 1989). На илисто-карбонатных илах, на глубинах 50-100 м отмечалось два сообщества: Gryphaea - Carneithyris, в которые входили и другие брахиоподы (Chlidonophora, Rhynchonella), и мелких устричных (Liostrea, Ostrea) и лимид (Lima); здесь также жили двустворки Gryphaea, Lophia, Chlamys, Inoceramus, брахиоподы Carneithyris, Chlidonophora, Rhynchonella, Magas, морские ежи, **скафоподы**, нектобентосные головоногие.

Для чисто карбонатных илов (писчий мел) нижней sublitorali и псевдоабиссали было характерно **кораллово-рудисто-иноцерамовое** сообщество, в которое входили одиночные кораллы Parasmilia, **рудисты** Gyropleura и разнообразные двустворки, в основном эпифаунные сестонофаги (Inoceramus, Neithea, Spondylus, Lophia, Gryphaea), реже инфаунные сестонофаги (Pholadomya), брахиоподы

(*Carneithyris*, *Chlidonophora*, *Rhynchonella*, *Magas*) и многочисленные бесскелетные организмы, оставившие следы. На глинисто-карбонатных нетопких илах, в условиях придонных течений развивалось эхиноидно-иноцерамовое сообщество. Морские ежи были представлены родом *Echinocoris*; кроме *Inoceramus*, из двустворок встречались *Gryphaeostrea*, *Lopha*, *Lima*, **пектини́ды**; много было скафопод. На **карбонатно-глинистых** илах в обстановке спокойной гидродинамики жили мелкие **ринхонеллиды**, *Chlidonophora* из брахиопод, **лими́ды** и **иноцерамы** из двустворок, **гастропо́ды**, морские ежи, кораллы; численность всех **бентосных** форм небольшая (**Пославская**, 1974).

Восточная часть Русского моря

В раннемеловое время Русское море в трансгрессивные эпохи заходило на восток до Урала. В этой восточной оконечности моря в верхах верхней сублиторали на **песчано-гравийных** и песчаных грунтах в условиях активной гидродинамики были распространены поселения устриц, а также других двустворок (*Vuchia* и др.). На илесто-песчаных грунтах верхней сублиторали с зарослями водорослей отмечалось сообщество *Corbula* - *Lingula*, в котором преобладали инфаунные сестонофаги, к которым присоединялись **инфаунные** детритофаги (*Nuculana*, ***Nucula***, *Dentalium*) и растительноядные гастроподы (***Cerithium***). Редкими были инфаунные (*Protocardia*, *Lucina*, *Astarte*), **семиинфу́нные** (*Pinna*), **эпифаунные биссусные**, способные плавать (*Oxytoma*, *Camptonectes*, ***Synsyclonema***, *Limatula*) двустворки-сестонофаги, гастроподы ***Confusiscala***, *Natica*, *Actaeon*, криноидеи *Pentacrinus*. На такого же типа грунтах, в нестабильных условиях мелководья было распространено сообщество двустворок и **гастропод**, в котором преобладали *Corbula*, наряду с которыми жили инфаунные детритофаги *Nucula* и *Nuculana*, эпифаунные (*Inoceramus* и *Camptonectes*) и инфаунные (*Protocardia*) сестонофаги, гастроподы *Vuccinum*, *Melanella*, *Cingula*, **брахиоподы** *Lingula* и редкие **скафоподы**.

Из фораминифер на мелководье жили представители ***Gaudryina***, *Discorbis*, ***Miliammina***, *Glomospirella*, *Haplophragmoides*, *Ammobaculites* и др. Верхи нижней сублиторали, с глубинами до 100 м были заняты илстыми и илесто-песчаными грунтами, гидродинамика была умеренной. Здесь бентос был представлен главным образом **инфаунными** сестонофагами (*Corbula*) и детритофагами (*Nucula*). В низах нижней сублиторали, на глубинах от 100 до 200 м, на илесто-алевритовых и илстых грунтах, в условиях слабой гидродинамики также преобладали **представители инфауны** — детритофаги *Nuculana* и *Dentalium*. Реже в этих сообществах встречались инфаунные сестонофаги *Thracia*, *Protocardia*, *Lingula*; редкими были эпифаунные *Inoceramus* и хищные гастроподы *Vuccinum*. На ббльших глубинах, уже за пределами сублиторали на топких илстых грунтах, при дефиците кислорода бентос отсутствовал (**Хабарова**, 1975; Т. Морозова, 1989, 1990).

Прикаспийский бассейн

Этот бассейн был продолжением на юго-восток обширного внутриконтинентального Русского моря и соединял это море с морями Тетической области.

Донные сообщества мелководного шельфа в раннемеловое время состояли, как и в других морях, из двустворчатых и брюхоногих моллюсков, остракод и фораминифер, среди которых преобладали агглютинированные формы из семейств *Hyperamminidae*, *Saccamminidae*, *Rzehakiidae*, ***Ammodiscinidae***, *Haplophragmiidae*, *Trochamminidae* и др. Местами было много **известковистых** *Polymorphinidae*, *Nodosariidae*, *Epistomonidae* и др. Грунты были **песчано-глинистыми**, **песчано-алевритовыми** и песчаными. В опресненных прибрежных участках бентос был обеднен, из фораминифер здесь жили представители немногих родов (*Miliammina*, *Trochammina*, ***Pseudobolivina*** и некоторые другие), а из

остракод - Palaeocytheridea, Palaeocytheridella и др. В области глубоководного шельфа на глубинах более 100 м также обычно преобладали песчаные **фораминиферы** (Naplophragmoides, Trochammina, Evolutinella и др.), но жили и **секреционные** (Gavelinella, Valvulineria, Hoeglundina и др.), а также **остракоды** (Cytherella, Clithrocytheridea, **Protocthere** и др.) (Мятлюк, 1974).

Значительно более подробно исследованы **поздне меловые** сообщества этого бассейна, среди которых выделены лагунные, сублиторальные и псевдоабиссальные (Собецкий, 1971; Беньямовский, Собецкий, 1971; Беньямовский и др., 1971; Собецкий и др., 1985).

Лагунные **сообщества** известны только для сантонского времени, когда на глинисто-алевроитовых тонких илах лагуны при некотором дефиците кислорода жили двустворчатые моллюски — **эпифаунные** *Inoceramus*, *Acutostrea*, более редкие *Oxytoma* и *Pycnodonte*, **инфаунные** *Tellina* и *Nucula*, **гастроподы**, губки и нектобентосные *Baculites*. Преобладали свободно лежавшие сестонофаги и фитофаги, более редкими были зарывавшиеся детритофаги и сестонофаги, **биссусно** и цементно прикреплявшиеся сестонофаги, а нектобентосные хищники были еще более редкими.

В верхах верхней сублиторали на песчаных грунтах в условиях активной гидродинамики и нормальной солености в сеноманское время преобладали эпифаунные сестонофаги - **биссусные** прикреплявшиеся *Oxytoma*, свободно лежавшие *Inoceramus*, цементировавшиеся *Gryphaeostrea*; жили здесь и другие двустворки - эпифаунные *Chlamys*, *Samptonectes* (могли плавать), *Plagiostoma*, *Acutostrea* и др., более редкие инфаунные (**люциниды**, *Tellina*, *Aenona*, *Nuculana* и др.) сестонофаги и детритофаги. Из других групп присутствовали гастроподы (*Turritella*, **Ampullina**, *Aporrhais* и др.), нектобентосные и **бентосные** (**Turrilites**) головоногие. На некоторых участках наблюдались поселения кораллов *Microbacia*. На несколько больших глубинах, при умеренной гидродинамике, на **песчано-карбонатных** грунтах жили многочисленные свободно плававшие у дна *Entolium* и цементировавшиеся *Gryphaeostrea* и более редкие эпифаунные *Chlamys*, *Plicatula*, *Oxytoma*, *Pycnodonte* и др.; **инфаунных** двустворок было еще меньше (*Dosiniopsis*). Встречались редкие морские ежи и нектобентосные белемнойдеи. В иловых впадинах сублиторали, где аэрация была затрудненной, селились только *Inoceramus* и *Entolium*.

В туроне на небольших глубинах, на **карбонатно-песчаных** грунтах, при активной гидродинамике формировались устричные банки представителями цементировавшихся на ранних стадиях, а затем свободно лежавших *Pycnodonte*. К этим банкам были приурочены редкие *Dianchora*, *Chlamys*, *Lopha*, *Neithea* и некоторые другие двустворки, а также **брахиоподы** *Orbirhynchia* и **Concinnithyris**, **серпулиды**, гастроподы, морские ежи, нектобентосные рыбы. На карбонатных илах, в условиях нормального газового режима располагались сообщества двустворок *Inoceramus* и брахиопод *Orbirhynchia* и **Pycnodonte** - *Orbirhynchia*, в которые входили также эпифаунные прикреплявшиеся биссусом, цементировавшиеся и лежавшие свободно двустворки (*Syncyclonema*, *Chlamys*, *Neithea*, *Dianchora*, *Inoceramus*, *Pycnodonte*, *Acutostrea*, *Gryphaeostrea*, *Plicatula*, **Cerastoderma**, *Lopha*), морские ежи, гастроподы, циррипедии, брахиоподы *Gibbirhynchia* и *Cretirhynchia*, нектобентосные головоногие моллюски и рыбы. Преобладали сестонофаги - якорные и свободно лежавшие в течение всей жизни или с цементным креплением на ранних стадиях, другие группировки имели небольшое значение. В углублениях дна на небольших глубинах, где господствовал застойный режим, могли существовать лишь немногие двустворки - *Inoceramus*, *Pycnodonte*, редкие *Neithea*, *Chlamys*, *Gryphaeostrea*, гастроподы *Scalaria*, *Mesalia*, брахиоподы *Orbirhynchia*. Во все сообщества верхней сублиторали в туроне входили бентосные фораминиферы - секреционные (*Valvulineria*, *Anomalina*, *Bolivinita*, *Bulimina*, *Cibicides*, *Lagenidae* и др.) и агглютинированные.

Коньякские сообщества верхней сублиторали неизвестны.

В раннем сантоне на песчаных грунтах, при высокой гидродинамике развивались поселения губок *Ventriculites* и устричных (*Acutostrea* и *Gryphaeostrea*).

В позднем сантоне на прибрежном мелководье в зарослях водной растительности жили многочисленные **гастроподы-фитофаги**, составлявшие сообщества *Scurria*—*Ficulomorpha*—*Contomaria* (на **песчано-алевритовых** грунтах, в условиях активной гидродинамики) и *Cerithium*—*Margarites* (на глинисто-алевритовых илах при спокойной гидродинамике и некотором дефиците кислорода). Кроме гастропод-фитофагов встречались **эпифаунные** двустворки (*Acutostrea*, *Pseudoptera* и др.), **нектобентосные** головоногие. На глинисто-алевритовых и глинисто-карбонатных грунтах верхней сублиторали основную роль играли биссусно прикрепленные **двустворки-сестонофаги** *Oxutoma*, остальные двустворки (*Pycnodonte*, *Gryphaeostrea*, *Acutostrea*, *Inoceramus*, *Dimyodon*, *Chlamys*, *Lima*, **Entolium**, *Dianchora*, *Plagiostoma*) были редкими. Небольшую численность имели **гастроподы, брахиоподы — теребратулиды**, нектобентосные белемноидеи *Goniocamax*, *Belemnitella*, рыбы. Из фораминифер встречались *Spiroplectammina*, *Ataxophragmium*, *Stensioeina* и др.

В кампане на песчаных грунтах верхней сублиторали, на глубинах менее 20 м, при значительной гидродинамике господствовали неподвижно лежавшие *Pycnodonte* и губки *Ventriculites*, реже встречались другие устрицы (*Acutostrea*, *Agerostrea*), *Chlamys*, нектобентосные белемноидеи *Belemnitella*. В наиболее восточных районах бассейна (западный склон Тургайского прогиба — Собецкий, 1987) на песчаных грунтах, на глубинах менее 20 м, при активной гидродинамике преобладали **инфаунные**, неглубоко зарывавшиеся сестонофаги - двустворки (**венероидные** формы) и эпифаунные (устрицы *Acutostrea* и *Gryphaeostrea*, пектиноидеи *Chlamys* и *Dianchora*, а также *Inoceramus* и **митилиды**), т.е. **цементноприкрепленные**, свободно лежавшие, биссусно прикреплявшиеся, в том числе способные плавать. На глинисто-алевритовых илах при активной гидродинамике в позднем кампане двустворки были более разнообразны - эпифаунные сестонофаги — устричные (*Agerostrea*, *Acutostrea*, *Pycnodonte*, редкие *Quadrostrea*, *Flemingostrea*), *Chlamys*, реже *Arca*, *Neithea*, инфаунные детритофаги (*Nucula*, *Nuculana*, редкие *Mesosaccella*) и сестонофаги (*Pholas*), много было гастропод, особенно **эпифаунных** фитофагов (*Margarites*, *Pirenella*, *Cerithium*, *Ascensovolva*) и фораминифер (*Textularia*, **Heterostomella**, *Arenobulimina*, *Ataxophragmidium*, *Cibicidoides*, *Globorotalites*, *Grammostomum*, *Gyroldina* и др.); встречались нектобентосные аммоноидеи (*Hoploscaphites*, *Glyptoxoceras*). На **карбонатно-алевритовых** грунтах на небольших глубинах местами возникали банки, построенные представителями *Pycnodonte*, на которых жили также менее многочисленные *Agerostrea*, *Gryphaeostrea*, *Chlamys*, *Neithea* и другие более редкие двустворки.

На таких же грунтах верхней сублиторали в раннемаастрихтское время были развиты сообщества *Pycnodonte* - *Carneithyris* и *Chlamys* - губки. Гидродинамика была достаточно высокой, особенно в местах расположения второго сообщества. Первое сообщество отличалось большим таксономическим разнообразием. Кроме руководящих *Pycnodonte*, в него входили эпифаунные *Chlamys*, *Entolium* (свободно плававшие, т.ч. скорее нектобентосные), реже *Gryphaeostrea*, *Acutostrea*, *Dimyodon*, *Lopha*, редкие *Neithea*, *Agerostrea*, **Inoceramus**, *Pseudoptera*, *Lopha*, рудисты, *Syncyclonema* и многие другие, редкие инфаунные *Nucula*, *Corbula*, *Thracia*, **Cardioidea**. Брахиоподы, **кроме** *Carneithyris*, были представлены родами *Terebratula*, *Magas*, *Ornatothyris*, *Terebratulina* и др. более редкими. Встречались также морские ежи, губки, гастроподы, **скафоподы**, редкие **серпулиды**, нектобентосные головоногие, рыбы. Преобладали эпифаунные сестонофаги и среди них **цементноприраставшие** и якорные; эпифаунные сестонофаги **биссусные**, способные плавать, свободно лежавшие, инфаунные сестонофаги, инфаунные детритофаги, подвиж-

ные фитофаги играли значительно меньшую роль; **нектобентосных** хищников было довольно много. Во втором сообществе, кроме *Chlamys*, характерными были **эпифаунные** *Pycnodonte* и *Neithea*, редко встречались другие **эпифаунные** двустворки (**Lopha**, *Anomia*, *Limatula*, *Gryphaeostrea*, *Acutostrea* и др.). Из брахиопод жили *Cretirhynchia* и более редкие *Terebratulina*, **Carneithyris**, *Magas*, **Gemarcula**; редкими были **гастроподы** *Actaeon*. На **алеврито-песчано-карбонатных** грунтах верхней сублиторали при нестабильном режиме преобладали устричные *Pycnodonte* и *Lopha*, другие двустворки были более редкими (*Gryphaeostrea*, *Chlamys*, *Acutostrea*, *Entolium*, *Agerostrea* и др.). Немногочисленными, хотя и разнообразными были **брахиоподы** (**Carneithyris**, *Cretirhynchia*, *Magas*, *Cyclothyris*, *Terebratulina*, **Gemarcula**); редкими были **гастроподы**, очень редкими кораллы *Desmophyllum* и *Parisis*; встречались **нектобентосные** аммоноидеи (**Baculites**), наутилоидеи, рыбы. Из фораминифер в сообществах верхней сублиторали встречались **Grammostomum**, **Spiroplectammina**, **Textularia**, *Stensioeina*, **Anomalina**, *Cibicoides* и др.

В наиболее восточных районах бассейна (западный склон Тургайского прогиба), по В.А. Собоцкому (1987), на **известковистых** песках мелководья преобладали устричные, особенно представители *Agerostrea* и *Pycnodonte*, частыми были *Chlamys*, остальные - редкими (*Exogyra*, *Limca*, *Plagiostoma*, *Dianchora*, *Ceratostreon*, *Entolium* и др.). Встречались также брахиоподы *Trigonosemus* и *Cyclothyris*, серпулиды, нектобентосные белемнойдеи **Belemnella**. Господствовали **сестонофаги** - **цементноприкрепленные**, характерными были свободно лежащие и биссусно прикрепленные, способные плавать, редкими - нектобентосные плававшие формы; редкими были и хищники и детритофаги. На алевритовых грунтах верхней сублиторали главным образом существовали *Chlamys* и *Pycnodonte*, вместе с которыми жили менее многочисленные *Camptonectes*, *Acutostrea*, *Limidae* и др. брахиоподы (**теребратулиды**), морские ежи, **гастроподы**, **серпулиды**, белемнойдеи. На некоторых участках селились многочисленные черви-трубкожилы **Ditrupea**, относившиеся к собирающим детритофагам. Преобладали сестонофаги — эпифаунные, **биссусные** способные плавать и свободно лежавшие, мало было **цементноприкрепленных** и якорных, очень редки были **инфаунные** неглубоко зарывавшиеся. Достаточно многочисленными были (особенно местами) зарывавшиеся детритофаги, в том числе бесскелетные. Фитофаги и нектобентосные хищники имели небольшое значение. Из фораминифер на мелководных участках были распространены как агглютированные (**Arenobulimina**, *Orbignyina*, *Plectina*, *Ataxophragmium* и др.), так и **секреционные** (*Valvulineria*, *Gyroidina*, **Bulimina**, *Cibicides* и др.) формы (**Беньямовский**, **Копавич**, 1975).

В низах верхней сублиторали, где гидродинамика была относительно низкой, а грунты илистыми, в туроне на слабо карбонатных глинистых илах бентос был очень беден и состоял главным образом из **эврифауциальных** свободно лежавших сестонофагов *Inoceramus* и более редких **инфауных** детритофагов *Nuculana* и свободно плававших *Entolium*; присутствовали **бентосные фораминиферы** - **секреционные** *Valvulineria*, *Anomalina*, *Bolivinita*, *Bulimina* и др., а также агглютированные формы.

В коньяке на глинисто-карбонатных грунтах также преобладали *Inoceramus*, вместе с которыми встречались *Pycnodonte*, *Gryphaeostrea*, редкие *Dianchora*, а на карбонатных илах господствовали свободно лежавшие во взрослом состоянии *Pycnodonte*, к которым присоединялись *Acutostrea*, *Dimyodon*, *Inoceramus*, *Chlamys*, редкие *Plagiostoma*, *Dianchora*, *Gryphaeostrea*, *Anomia*, *Neithea*, *Lopha*; довольно частыми были губки, реже встречались морские ежи, брахиоподы *Ornatothyris*, *Concinnithyris*, нектобентосные белемнойдеи. Преобладали свободно лежавшие, с цементным прирастанием на ранних стадиях, много было цементирувавшихся в течение всей жизни, довольно частыми были свободно лежавшие, способные к плаванию, и биссусные, редкими — якорные сестонофаги, инфауные детритофаги

и еще более редкими - **нектобентосные** хищники. На тонких илах, кроме **Pycnodonte**, многочисленными были **биссусные**, способные плавать *Plagiostoma*, а остальные **двустворки** (*Neithea*, *Dianchora*, *Pseudoptera*) были более редкими.

В сантонское время те же **Pycnodonte**, к которым присоединялись **Chlamys** и редкие **Gryphaeostrea** и *Pseudoptera*, заселяли тонкие глинисто-карбонатные **илы**, на поверхности которых аэрация была нормальной, а ниже границы осадок/вода существовал дефицит кислорода, о чем говорит **низкорослость** устриц.

В раннем кампане в таких же условиях редко господствовали **Inoceramus**, вместе с которыми были более редкие *Acutostrea*, **Pycnodonte**, **Dimyodon**, *Syncyclonema* и очень редкие *Chlamys*, **гастроподы** **Scurria**, морские ежи и аммоноидеи *Baculites*. Преобладали свободно лежавшие сестонофаги, остальных (цементно прираставшие и нектобентосные сестонофаги, **инфаунные детритофаги**, нектобентосные хищники) было мало.

В позднем кампане на глинисто-карбонатных топких илах, при хорошей аэрации преобладали **Pycnodonte**, вместе с которыми местами было много **Inoceramus**, а местами — **гастропод** *Nairiella*. Частыми были **эпифаунные** *Acutostrea*, *Pseudoptera*, *Chlamys*, *Agerostrea*, *Gryphaeostrea*, *Dianchora*, *Entolium*, боле редкими - **Arca**, *Neithea*, *Syncyclonema* и др. и инфаунные *Nucula*. Из гастропод, кроме *Nairiella*, здесь жили **Gibbula**, *Calliostoma*, *Volutilithes*, *Cerithium*, *Scurria*, **Turritella**. Представители других групп (морские ежи *Echinocoris*, белемнойдеи **Belemnitella**, аммоноидеи *Hoplascaphites*, *Eupachydicerus*, *Glyptoxoceras*, *Menuites*) были немногочисленными. Преобладали сестонофаги - эпифаунные цементно прираставшие, частыми были свободно лежавшие сестонофаги и мобильные фитофаги, редкими - биссусные, в том числе способные плавать сестонофаги, инфаунные детритофаги, нектобентосные хищники.

В нижней сублиторали, имевшей характер псевдоабиссали, грунты преимущественно были жидкими карбонатными и глинисто-карбонатными **илами**, гидродинамика низкой, аэрация придонного слоя хорошая. Такие обстановки возникли в бассейне только во второй половине позднемерелового времени — с сантона.

В раннем сантоне на топких карбонатных илах существовало сообщество **Pycnodonte** — *Gryphaeostrea*, в котором преобладали цементно прикреплявшиеся на ранних стадиях, а затем свободно лежавшие **Pycnodonte** и цементно прираставшие в течение всей жизни *Gryphaeostrea*. Встречались здесь значительно более редкие *Lopha*, *Chlamys*, *Dianchora*, **брахиоподы** *Concinnithyris*, морские ежи, нектобентосные рыбы. Преобладали сестонофаги уже отмеченных этологических типов, редкими были биссусные, способные плавать, якорные, а также инфаунные детритофаги и нектобентосные хищники.

В позднем сантоне было развито то же сообщество, в которое, кроме указанных **двустворок**, входили *Oxytoma*, *Pseudoptera*, *Syncyclonema*, *Acutostrea*, а из других групп - гастроподы *Pirenella*, губки *Ventriculites* и многочисленные бесскелетные **илоеды**. Другим сообществом было сообщество *Dianchora* - *Gryphaeostrea*, т.е. цементно прикреплявшихся **сестонофагов**, в которое еще входили свободно лежавшие во взрослом состоянии и биссусные, в том числе способные плавать двустворки (*Pseudoptera*, *Pinna*, *Oxytoma*, *Syncyclonema*, *Chlamys*, *Camptonectes*, *Neithea*, *Plagiostoma*, *Limea*, *Acutostrea*), якорные брахиоподы *Cretirhynchia*, морские ежи и нектобентосные белемнойдеи *Belemnitella*, реже *Actinocamax*. На удаленных от берега отмелях среди псевдоабиссали формировались банки представителей *Chlamys*.

В раннем кампане на топком жидком карбонатном илу отмечалось сообщество **эпифаунных** сестонофагов **Inoceramus** - *Acutostrea*, вместе с которыми встречались редкие *Dianchora* и *Chlamys*, якорные брахиоподы - **теребратулиды**; характерны были морские ежи, **серпулиды**, нектобентосные *Belemnitella*.

В позднекампанское время на жидких карбонатных и глинисто-карбонатных илах наряду со свободно лежавшими **двустворками** **Inoceramus** многочисленными

были зарывавшиеся детритофаги - морские ежи *Echinocoris*. Из двустворчатых моллюсков здесь жили также *Rusnodonte*, *Chlamys* и более редкие **эпифаунные** *Gryphaeostrea*, *Acutostrea*, *Agerostrea*, *Lopha*, *Pseudoptera*, *Oxytoma*, *Entolium*, *Merklinia* и др., а также тоже редкие **инфаунные** сестонофаги (*Caestocorbula*) и детритофаги (*Nucula*); разнообразными были **брахиоподы** - *Cretirhynchia*, *Terebratulina*, *Carneithyris*, **Trigonosemus**; встречались **гастроподы** *Margarites* и *Confusiscala*, белемноидеи *Belemnitella*, аммоноидеи *Glyptoxoceras*, *Hoploscaphites*, *Eupachydiscus*, *Menuites*.

В раннемаастрихтское время на псевдоабиссали были распространены карбонатные жидкие **илы**, ниже границы которых отмечался дефицит кислорода, а в придонных слоях газовый режим был нормальным. В этой обстановке господствовали сестонофаги - свободно лежавшие **Inoceramus**, тоже свободно лежавшие во взрослом состоянии, но цементиовавшиеся на ранних стадиях *Acutostrea*, якорные брахиоподы *Carneithyris*, иногда **биссусные** *Limaria* и якорные *Terebratulina*; много было бесскелетных илоедов, оставивших следы своей жизнедеятельности. Более редкими были эпифаунные двустворки — *Rusnodonte*, *Dianchora*, *Chlamys*, *Neithea*, *Oxytoma*, *Gryphaeostrea*, *Limatula*, **Limea**, *Agerostrea*, *Anomia* и др., брахиоподы *Terebratula*, *Cretirhynchia*, *Trigonosemus*, *Gemarcula*, *Magas*, *Cyclothyris*. Встречались морские ежи *Galerites*, *Galeola*, циррипедии, кораллы (*Parasmilia* и др.), криноидеи *Pectacrinus*, **нектобентосные** белемноидеи *Belemnella*, аммоноидеи - **скафитиды** и др. более редкие. Гастроподы были очень редкими (*Volutilithes*). В целом в псевдоабиссали господствовали эпифаунные сестонофаги - свободно лежавшие в течение всей жизни или только во взрослом состоянии и якорные, подчиненное значение имели цементиовавшиеся, биссусно прикрепленные и свободно лежавшие, способные плавать, обитатели гнезд, редкими были зарывавшиеся детритофаги и нектобентосные хищники.

Режим псевдолиторали в позднем Маастрихте был тем же, что в раннемаастрихтское время, что обусловило и сохранение тех же **бентосных** сообществ, в которых господствующими формами были сестонофаги - свободно лежавшие *Inoceramus* и *Acutostrea* (последние цементировались только на ранних стадиях), якорные брахиоподы *Carneithyris* и иногда *Terebratulina* и *Cretirhynchia*, на некоторых участках - цементиовавшиеся *Rusnodonte* и роющие детритофаги - морские ежи *Echinocoris*, места было много **нектобентосных** аммоноидеи *Belemnella* и рыб. Среди двустворок здесь жили более редкие сестонофаги *Dianchora*, *Chlamys*, **Plagiostoma**, *Limatula*, *Pseudoptera*, *Neithea*, очень редкие детритофаги *Nucula*, среди брахиопод - еще редкие *Gemarcula*, *Trigonosemus*, *Magas*, *Cyclothyris*. Из других групп местами было много криноидеи, встречались редкие гастроподы, циррипедии, кораллы,

Моря Бореально-Тихоокеанской подобласти

Хорошо изучены только **кампан-маастрихтские** сообщества краевого Японо-Сахалинского бассейна (Жидкова и др., 1974). На песках и галечниках верхней сублиторали жили двустворчатые моллюски - сестонофаги: эпифаунные (*Inoceramus*, *Ostrea*, *Anomia*, *Mytilus*), **семиинфаунные** (*Glycymeris*, *Modiolus*), инфаунные (*Symbophora*, *Heterotrigonia*, *Protocardia*, "*Lucina*") и инфаунные детритофаги (*Acila*, *Portlandia*, *Leionucula*, *Tellina*), растительоядные (*Patella*, *Margarites*) и хищные (*Natica*) гастроподы, брахиоподы, нектобентосные аммоноидеи. Глубже на песчаных грунтах средней сублиторали селились эпифаунные (*Inoceramus*, редкие *Ostrea*, *Propeamussum*), семиинфаунные (*Glycymeris*), эпифаунные и/или семиинфаунные (*Nannonavis*) и инфаунные (*Trigonia*, *Symbophora*, *Eriphyla*, "*Lucina*", редкие *Aphrodina*, *Apiotrigonia*) сестонофаги и инфаунные детритофаги (*Leionucula*, *Portlandia*, *Tellina*, редкие *Acila*), нектобентосные аммоноидеи. На глинисто-песчаных грунтах средней сублиторали располагались близкого состава

сообщества **двустворок**, в которые входили сестонофаги: **эпифаунные** *Inoceramus*, *Propeamusium*, *Anomia*, *Pecten*, **митилиды**, **семиинфаунные** *Nannonavis*, *Indogrammatodon*, **инфаунные** "Lucina", *Trigonia*, *Tellina*, *Protocardia*, *Periploma* и **инфаунные** детритофаги *Leionucula*, *Acila*, *Portlandia*, *Jupiteria*.

Кроме двустворчатых моллюсков здесь жили и **брахиоподы**. Почти такой же состав имели сообщества нижней сублиторали, где на алевритовых илах селились немногие эпифаунные (*Inoceramus*, *Propeamusium*), эпифаунные и/или семиинфаунные (*Nannonavis*, *Indogrammatodon*, *Glycymeris*), инфаунные ("Lucina") сестонофаги; разнообразны были инфаунные детритофаги (*Acila*, *Leionucula*, *Portlandia*, *Jupiteria*); встречались "хищные" двустворки *Cuspidaria* и **гастроподы** *Scurgia*; многочисленны и разнообразны были **нектобентосные** аммоноидеи.

В поздне меловом море, находившемся на территории о-ва Кюсю в прибрежной опресненной за счет речного стока зоне многочисленными были эпифаунные бисусно прикреплявшиеся *Brachidontes*, образовавшие скопления - "щетки". Несколькими дельте от берега на песчаных грунтах преобладали инфаунные (*Caestocorbula*, *Loxo*, *Mesochione*, *Leptosolen*) и семиинфаунные (*Pinna*, *Aptotrigonia* и др.) сестонофаги, а местами на возвышенных участках дна формировались банки из *Crassostrea*. Еще мористее, уже на открытом шельфе, на песчаных и илесто-песчаных грунтах к **инфаунным** (*Loxo*, *Panorea* и др.) и **семиинфаунным** (*Nannonavis*, *Aptotrigonia*, *Pinna*) добавляются эпифаунные *Inoceramus*, *Sphenoceramus*, а также *Crassostrea*, относящиеся к другому морфотипу, чем прибрежные представители этого рода, а именно к мадстикерам, жившим воткнувшись в илесто-песчаный грунт (= *Konbostrea Chinzei*, 1986). Эти формы также обычно образовывали гроздья из 3-4 поколений. За этой грядой из *Crassostrea* на илесто-песчаных грунтах жили эпифаунные *Glycymeris*, *Nannonavis*, *Inoceramus*, *Sphenoceramus* и инфаунные *Myrtea*, причем **иноцерамиды** могли образовывать банки. Кроме двустворок, здесь встречались морские ежи (*Toshimitsu et al.*, 1990).

Бассейн Внутреннего Запада Северной Америки

Начиная с альба и до раннего Маастрихта внутренняя часть запада Североамериканского континента была занята обширным **эпиконтинентальным** морем, протягивавшимся от Арктической Канады далеко на юг и в периоды наибольших трансгрессий достигавшим района Мексиканского залива (*Reeside*, 1957; *Kauffman*, 1974, 1977b; *Williams*, *Stelck*, 1975 и др.). Таким образом этот бассейн на севере соединялся с **циркумбореальным** морем, и эта его часть входила в Бореальную биогеографическую область, а его южная часть во время максимальных трансгрессий (середина позднего альба, поздний сеноман - ранний турон, коньяк - ранний сантон и начало позднего кампана — см. *Howarth*, 1981, рис. 15, 17, 18; *Barron et al.*, 1981, pl. 6) соединялась с Тетисом и относилась к Тетической биогеографической области. Во времена регрессий (поздний альб, конец среднего турона, ранний кампан, Маастрихт - см. *Howarth*, 1981, рис. 12, 14; *Barron et al.*, 1981, pl. 5) море сокращалось почти вдвое и возникали многочисленные острова, изолированные друг от друга более глубоководными участками, разделенными широкими мелководными платформами.

Климатические условия были **среднеумеренными** на севере и теплоумеренными до субтропических на юге.

Биота бассейна внутреннего Запада отличалась высокой численностью, но небольшим разнообразием, преобладали моллюски - особенно двустворчатые, в мелководных фациях многочисленными были **бентосные фораминиферы**, причем преобладали агглютинированные. Губки, кораллы, мшанки, замковые брахиоподы, морские ежи, а также планктонные фораминиферы и **кокколитофориды** имели подчиненное значение, возможно из-за несколько пониженной солёности в течение

большой части истории бассейна (Kauffman, 1974, 1977b). На севере преобладали **бореальные** виды двустворок, особенно неглубоко зарывавшихся сестонофагов, **гастроподы** семейств **Turritellidae**, **Mactridae**, **Cassiopeidae**, эндемичные аммоноидеи **Gastrolitidae** и колеоидеи (Scott, 1975), на юге **теплоумеренно-субтропические** и тропические - среди двустворок **рудисты**, **тригонииды**, из **гастропод** - **Nerineidae** и **Acteonellidae**, из аммоноидеи — **Mortonoceratidae**, **Eopachydiscidae**, **Engonoceratidae** (Kauffman, 1973; Scott, 1975).

Разнообразие бентоса уменьшалось как с юга на север из-за понижения температуры, снижения стабильности условий и увеличения **турбидности**, так и в сторону центральной относительно глубоководной части бассейна, где были распространены мягкие или жидкие, легко взмучиваемые карбонатные **илы**, температура была ниже, чем в поверхностных водах, циркуляция была ослаблена и газовый режим отклонялся от нормального. Бентос здесь состоял из крупных эпифаунных двустворок из семейств **Inoceramidae** и **Ostreidae** (Pycnodonte, Exogyra и др.), **Spondylus** (с иглами) и некоторых других форм, на раковинах которых селились **эпибионты** - мелкие устричные, **Anomia**, **Paranomia**, черви, губки, мшанки, мелкие **брахиоподы**, **баланусы**, а также - **инфаунных** бесскелетных полихет и членистоногих. В условиях снижения содержания кислорода разнообразие бентоса постепенно снижалось за счет эпибионтов, затем иноцерамид и инфаунных членистоногих и наконец - питавшихся в грунте полихет (Kauffman, 1977b, 1982a; Jablonski, Bottjer, 1983; Hattin, 1986).

В альбское время в мелководных районах бассейна в средней его части (Канзас и др. районы) в прибрежной зоне (лагуны, эстуарии) на песчаных грунтах были распространены сообщества птериидно-митилидное, **Crassostrea**, **Lopha**, **Brachidontes**. В первом из них преобладали **эпифаунные** и/или **семиинфаунные** сестонофаги, прикреплявшиеся биссусом — **Pteria**, **Gervillia**, **Modiolus** и цементировавшиеся **Ostrea**, которые прикреплялись к участкам уплотненного песка или к обломкам или целым раковинам. Здесь также встречались неглубоко зарывавшиеся сестонофаги **Corbulidae** и "**Trachycardium**" (= **Pleuriocardia**), **гастроподы** **Turritella** и **инфаунные** двустворки-детритофаги **Linearia**. **Crassostrea** обычно формировали банки; **Lopha** и **Brachidontes** также часто образовывали скопления. Соленость в этой зоне была пониженной, гидродинамика достаточно высокая (Scott, 1974, 1986 – рис. I.3.17).

В полузамкнутых мелководных (глубина менее 5 м) заливах, имевших затрудненную связь с открытым морем, в условиях пониженной солености, жили **эвригалинные** и **солонатоводные** двустворчатые моллюски и **гастроподы**. На глинистых илах, **песчано-глинистых** и глинисто-известковых грунтах с примесью ракуши и при солености менее 5 ‰ преобладали растительные **гастроподы** **Pyrgulifera**, частыми были двустворки **Ursirivus** (неглубоко зарывавшиеся сестонофаги), редкими были двустворки **Veloritina** (относившиеся к той же экологической группе) и мелкорослые эпифаунные **Brachidontes**. При солености 5-8 ‰ господствовали **Ursirivus** и **Pyrgulifera**, двустворки **Veloritina** и мелкие **Brachidontes**; растительные **гастроподы** **Zptychius** и **Rhytophorus** были редкими. При солености 8—12 ‰ были распространены двустворки **Ursirivus** и **Veloritina**, а **гастроподы** **Pyrgulifera** и **Rhytophorus** и мелкие **Brachidontes** были редки. В мезогалинной обстановке (соленость 12—15 ‰) на **илистопесчаных**, обычно с примесью ракуши грунтах господствовали **Ursirivus** и мелкорослые **Crassostrea**, причем последние могли образовывать **гроздьевидные** скопления. Здесь также жили **Veloritina**, мелкие **Brachidontes** и **гастроподы** **Pyrgulifera** (Fürsich, Kauffman, 1984).

У открытых берегов этих же районов в альбе на песках предфронтальной зоны пляжа жили многочисленные беспозвоночные — **черви-аннелиды** и **ракообразные**, оставившие следы **Arenicolites**, **Rhizocorallium**, реже **Chondrites** и др. **Мористее** в этой же зоне на песках и заиленных песках было распространено сообщество "**Trachycardium**" (**Pleuriocardia**) - **Turritella**, в которое входили главным

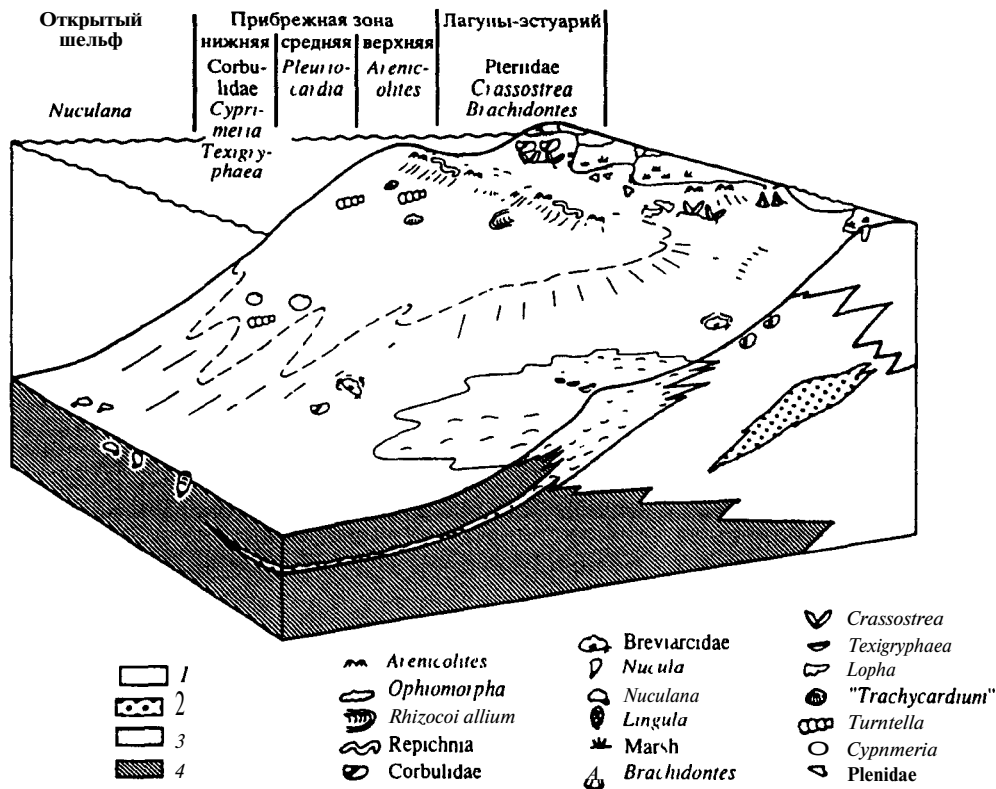


Рис. 1.3.17. Схема распределения бентосных сообществ и их отдельных компонентов в прибрежной лагуне и на открытом шельфе альбского бассейна Внутреннего Запада Северной Америки (Scott, 1986, рис. 4)

/ — тонкозернистые пески; 2 — биотурбированные пески; 3 — глинисто-алеuritистые пески; 4 — глинистые сланцы

образом инфаунные, неглубоко зарывавшиеся сестонофаги, к которым, кроме руководящих форм, относились *Protocardia*, *Homomya*, более редкие *Cypneria*, *Flaventa*, а также *Scabrotrigonia*, причем представители последнего рода местами заменяли *Pleurocardia* в качестве руководящей формы. Реже встречались эпифаунные или семиинфаунные сестонофаги (*Lima*, *Cucullaea*). На илисто-песчаных и уплотненных илистых грунтах, глубже предыдущего, располагалось сообщество *Corbulidae* - *Arcidae*, в котором преобладали неглубоко зарывавшиеся сестонофаги - ? *Corbula*, *Turntella* и семиинфаунные *Breviarcia*; кроме них встречались инфаунные (*Crassinella*, *Pleurocardia*) и эпифаунные (*Syncyclonema*, устричные) сестонофаги и инфаунные детритофаги (*Nuculana*). Соленость здесь была несколько ниже или почти нормальной, гидродинамика значительная. Локально в этой зоне формировались банки устричными *Textigryphaea*, вместе с которыми селились другие эпифаунные сестонофаги — цементировавшиеся *Lopha*, *Crassostrea*, *Ceratostreon*, *Plicatula*, прикреплявшиеся биссусом и способные плавать *Neitheia*, *Syncyclonema*, редкие лежавшие свободно или биссусно прикреплявшиеся *Inoceramus*. Встречались также эпибентонные серпулиды, реже мшанки и баланусы и сверлильщики - губки *Cliona* и двустворки *Botula*. На илистых, местами уплотненных грунтах открытого шельфа располагались сообщества *Nuculana* и *Nuculana* - *Nucula*, в которых преобладали инфаунные детритофаги (кроме руко-

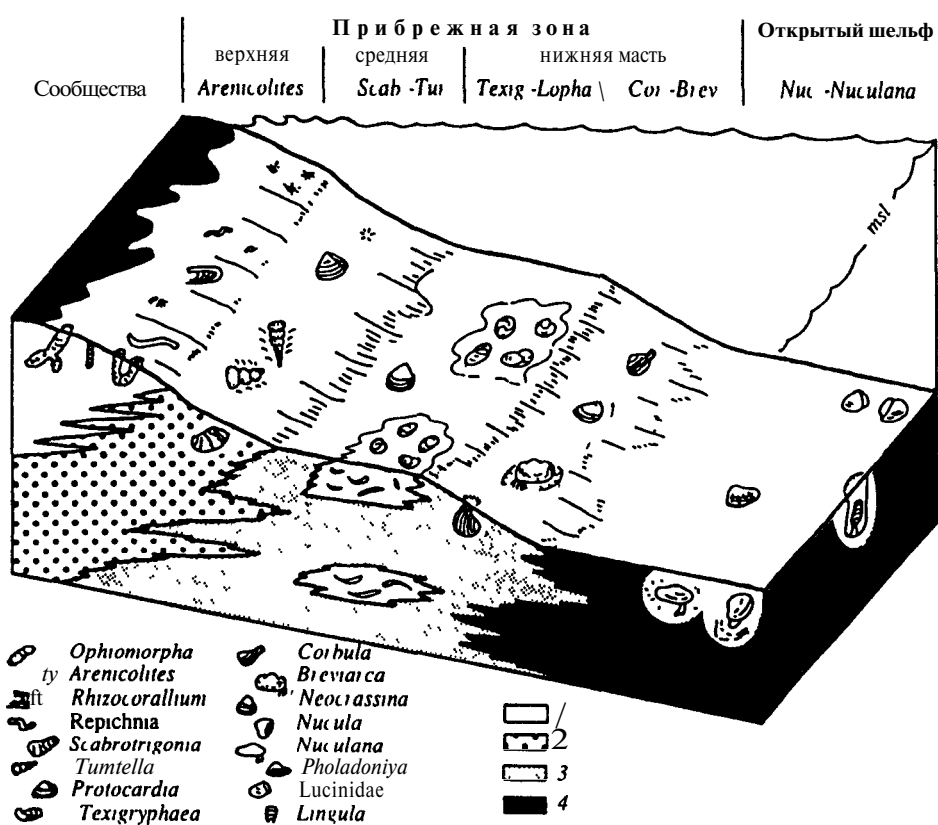


Рис. I.3.18. Схема распределения бентосных сообществ и их отдельных компонентов в прибрежной зоне и на открытом шельфе в том же районе и в то же время, что для рис I.3.17 (Scott, 1974, рис. 11)

/ - тонкозернистые пески, 2 - биотурбированные пески, 3 - глинисто-алевритистые пески, 4 - глинистые сланцы, сообщества: Scab - Tur - Scabrotrigonia - Tumtella, Texig - Lopha - Texigryphaea - Lopha, Cor - Brev - Corbula - Breviarca, Nuc - Nuculana - Nucula - Nuculana

водящих — *Yoldia*); многочисленными были инфузные сестонофаги (*Leptosolen*, *Lucinidae*, *Pholadomya*, *Corbuidae*, *Crassinella*, брахиоподы *Lingula*, гастроподы *Tumtella*), реже отмечались семиинфузные (*Breviarca*) и эпифаунные (*Syncyclonema*, *Inoceramus*) сестонофаги, хищные гастроподы *Drepanochilus* и нектобентосные аммоноидеи (рис. I.3.18).

Эти сообщества и их последовательность в альбское время прослеживались на большем пространстве акватории (ю-в Колорадо, Оклахома, Канзас, Нью Мексико), менялось лишь до некоторой степени соотношение видов, и разнообразие сообществ к югу становилось больше (Scott, 1970a, b, 1974, 1977, 1986).

На юге бассейна Внутреннего Запада (Аризона, Техас) в альбском веке на известковых илах мелководного шельфа в стабильной обстановке формировались "останцовые" (patch) рифы, сложенные, главным образом, кораллами, рудистами и строматолитообразующими известковыми водорослями (*Achauer*, Johnson, 1969; Roberson, 1972; Scott, 1979, 1981 - см. рис. I.3.19). Основание рифов в районе Аризона обычно сложено колониальными массивно пластинчатыми кораллами *Actinastraea*, реже *Monastrea*, *Flexigyra* и *Polytremacis* (пионерное сообщество), на

Мелководный шельф Край рифа Патч-риф Край рифа Отмель

Toucasia-Petalodontia
биостромы *Actinastrea* Микро-
стромато-
литы *Coalcomana*
Petalodontia



Рис. 1.3.19. Схема строения патч-рифа на мелководье альбского моря в районе штата Аризона (Scott, 1979, рис. 13)

1 - гастроподы; 2 - серпулиды; 3 - каприниды; 4 - петалодонтиды; 5 - моноплевриды; 6 - устричные; 7 - кишечнополостные; 8 - орбитолиниды; 9 - следы зарывания; 10 - тоуказииды; 11 - ветвистые кораллы; 12 — строматолиты

которых селились строившие каркас тонкопластинчатые кораллы *Microsolena*, инкрустирующие красные и зеленые водоросли (*Polystrata*, *Lithocodium*), а также цианобактерии, образывавшие строматолиты, нараставшие на скелеты кораллов. В верхней части рифов отмечались ветвистые кораллы *Calamophyllia*. Локально к поверхности кораллов цементировались устричные (*Pycnodonte*) и мелкие колонии мшанок, которые обычно обрастали нижнюю поверхность кораллов или инкрустировали красные водоросли, покрывавшие базальную часть колоний кораллов. Мшанки, в свою очередь, обрастали фораминиферами, которые могли также инкрустировать водоросли *Lithocodium*. Сверлильщиками кораллов были губки и двустворчатые моллюски. Между пластинчатыми и ветвистыми кораллами селились свободно лежавшие (реклайнеры) рудисты *Coalcomana* и *Sarginuloidea*. Они жили отдельными особями или небольшими скоплениями и встречались не только в пределах рифового ядра, но и в верхней части рифа или на рифовой площадке вне кораллов. На флангах рифов обычно селились удлинненно-конические массивные рудисты *Petalodontia*, прикреплявшиеся к твердому субстрату или частично погруженные в осадок и образывавшие обширные поселения, цементируясь друг к другу и образуя каркас. Вместе с капринидами *Coalcomana Petalodontia* встречались и в верхней части рифов, вероятно, занимая защищенные участки. Кроме *Petalodontia*, на краях коралловодородослевых рифов образывали небольшие скопления рудисты *Monopleura*, цементируясь к соседним раковинам. Эпibiонтами рудистов были инкрустирующие зеленые водоросли и фораминиферы, а также сверлящие губки.

В лагунах тыловой части рифов были распространены гроздевидные скопления рудистов *Monopleura* и биостромы, сложенные реклайнерами *Toucasia*. Кроме рудистов здесь жили фораминиферы из семейств *Miliolidae* и *Orbitolinidae* и остракоды и были распространены заросли водорослей.

На мелководном карбонатном шельфе, примыкавшем к рифам, бентосные сообщества состояли из рудистов *Monopleura* и *Toucasia*, ? митилид *Chondrodonta*, гастропод *Nerineidae*, фораминифер семейств *Miliolidae* и *Orbitolinidae* и остракод. *Monopleura* и *Chondrodonta* часто образывали банки (биостромы). Локально были развиты заросли водорослей. В прибрежных на несколько пониженной соленостью лагунах — банки *Echogrua*, а в открытых лагунах при нормальной солености — много гастропод *Nerineidae*, бентосных фораминифер, остракод, локальные скопления

красных (**Permocalculus**) и **дизикладыевых** зеленых водорослей. В области пляжей и песчаных баров, удаленных от берега, - много следов бесскелетных ракообразных и червей (**Arenicolites**, **Scolithos**, **Monocraterion**, **Diplocraterion**) (Scott, 1979, 1981).

В другом районе (Техас) в это же время по краю карбонатной платформы были развиты органогенные постройки, сформированные рудистами **Caprinuloides** и другими двустворками, а также водорослями. Эти рифы защищали кольцевые **холмовидные** биогермы и в свою очередь были защищены от открытого моря большим рифом Стюарт Сити, так что гидродинамика была в этой зоне умеренной или даже низкой. Кольцевые биогермы были построены двустворчатыми моллюсками - рудистами радиолитидами (**Eoradiolites**), капринидами (**Caprinuloidea**) и моноплевридами (**Monopleura**), а также пектинидами (**Pecten**), устричными (**Ostrea**, **Gryphaea**) и хамидами (**Chama**). Наряду с этими двустворками здесь жили еще **Toucasia** и **Chondrodonta**, **гастроподы** **Tylostoma**, морские ежи **Phyrosoma**, **остракоды**. Биогермы начинали расти, по-видимому, в условиях повышенной солености и формировались капринидами и моноплевридами. При восстановлении нормальной солености доминирующими стали **радиолитиды**, нараставшие на отмершие раковины капринид (**Roberson**, 1972).

На мелководье (10–40 м) на карбонатных и глинистых илах с зарослями водорослей вместе с устричными (**Ostrea**, **Gryphaea**) и другими толстостенными двустворками, гастроподами, кораллами, морскими ежами жили **нектобентосные** аммоноидеи (**Engonoceras**, **Oxytropidoceras**, **Placentoceras** и др.). Глубже (40–150–180 м) на такого же типа фунтах жили двустворчатые и брюхоногие моллюски, морские ежи и **бентосные** и нектобентосные аммоноидеи (**Mortonoceras**, **Hamites**, **Turrilites** и др.). До этих глубин встречались водоросли. Глубже 150–180 м водорослей уже не было; гастроподы и двустворки были редки, а из аммоноидеи были характерны **Desmoceras**, **Uhligeella**, **Puzosia** (Scott, 1940).

В сеномане и туроне море Внутреннего Запада протягивалось от Арктической Канады до Мексиканского залива. В центральной части бассейна, с максимальными глубинами 100–200 м были распространены карбонатные и глинисто-карбонатные **илы**, граница которых с водой была границей анаэробных и **дизаэробных** условий. Лишь кратковременно наступало улучшение газового режима. В дальнейшем эти илы превратились в писчий мел. При наибольшем дефиците кислорода на жидких илах - только **Inoceramus**, молодь которых, возможно, прикреплялась биссусом к плававшей растительности, но скорее всего - к обломкам раковин; взрослые особи, вероятно, лежали на более выпуклой створке или "плавали" в осадке. При более благоприятных условиях к **Inoceramus** прибавлялись мелкие **биссусные птерииды** (**Phelopteria**, **Pseudoptera**) и цементиовавшиеся мелкие **Ostrea**, **Pycnodonte**, **Anomia**, **Exogyra**, **брахиоподы** **Discinisca**, иногда гастроподы **Cerithiella**, свободно лежавшие или "плававшие" в грунте **Entolium**, а также многочисленные нектобентосные и бентосные хищники и/или **падаляды** - аммоноидеи (**Eucalicoceras**, **Worthoceras**, **Baculites**, **Mammites**, **Watinoceras** и др.); встречались циррипедии; местами были многочисленные следы червей и ракообразных (**Planolites**, **Chondrites**, **Thalassinoides**). На уплотненном субстрате и при лучшем газовом режиме, кроме указанных форм, обычно более крупного размера, встречались бентосные **фораминиферы** (**Tarpanina**, **Buliminella**, **Valvulinera**, **Gavelinella**, **Neobulimina**) и многочисленные бесскелетные, оставившие же упомянутые следы (**Hattin**, 1975, 1986; **Sageman**, 1989; **Sageman**, Craig, 1997).

В районе западного Канзаса в сеномане и туроне в **придельтовых** участках при пониженной солености на **известково-глинистых** и глинистых илах, песчаных и алевроитовых грунтах преобладали **эпифаунные** двустворчатые моллюски - биссусные **митилиды** (**Brachidontes**, **Volsella**) и цементиовавшиеся устричные (**Crassostrea**, **Exogyra**), менее распространенными были **Breviarca**, **Cymbophora**, **Geltena**, **Laternula**, **Parmicorbula**, **Aphrodina**, гастроподы **Lispedesthes**, **Ringicula**, **скафоподы** **Fustiaria**,

брахиоподы *Lingula*; много было агглютинированных фораминифер. На **грубopесчаных** грунтах мелководий *Ostrea* часто образовывали банки. На **больших** глубинах на мягких известковых илах, затем превратившихся в писчий мел, жили главным образом **иноцерамиды** (*Inoceramus* и *Mtylloides*), на раковинах которых селились **эпибионтные** двустворки *Pseudoptera*, *Pseudononte*, молодь *Exogyra*, мшанки, **фораминиферы**, брахиоподы *Discinisca*, циррипедии, **серпулы**. Обычными были **нектобентосные** головоногие (*Calycoceras*, *Callignoniceras*, *Scaphites*, *Mammites*, *Stromohamites* и др.). Реже встречались **инфаунные** ("*Lucina*", *Yoldia*) и **эпифаунные** (*Lopha*, **рудисты** *Durania*) двустворки, **гастроподы** *Bellifusus* и *Tessarolax*. При дефиците кислорода могли существовать только иноцерамиды (*Hattin*, *Cobban*, 1977).

В районе Колорадо в туронское время **известково-глинистые илы** наиболее глубоких участков бассейна также занимало сообщество **эпифаунных** *Mtylloides*, а местами мягкие грунты были заселены **грифоидными** *Pseudononte* или тонкостенными крупными иноцерамидами, к раковинам которых прикреплялись тонкостенные устричные (*Pseudononte*, *Ostrea*). На мелководье жили **кардииды** (*Ethmocardium* и др.), а в солоноватых эстуариях - *Crassostrea* и *Brachidontes*, раковины которых сверлили губки *Cliona*, и бесскелетные организмы, строившие норы **Ophiomorpha** (*Kauffman*, 1974).

В туронском море района северо-запада Оклахомы в прибрежной зоне, в условиях сильного влияния волнений и вдоль береговых и **приливно-отливных** течений, на глубине менее 15 м располагалось сообщество толстостенных **биссусных** *Inoceramus* и мелких тонкостенных *Ostrea*, прикреплявшихся к твердому субстрату и образывавших банки. Глубже (30–120 м) на мягких насыщенных водой глинистых илах, при относительно низкой гидродинамике существовали крупные плоские тонкостенные, слабо прикреплявшиеся биссусом или свободно лежавшие иноцерамиды *Mtylloides*, на раковинах которых прикреплялись *Ostrea* и брахиоподы *Discinisca*; встречались здесь и песчаные фораминиферы. В других участках открытого шельфа на мягких жидких или несколько уплотненных илах на глубинах 45–90 м **селились** довольно толстостенные **неравностворчатые** *Inoceramus*, обычно лишенные биссуса и свободно лежавшие на одной из створок (**реклайнеры**). Вместе с ними локально встречались образывавшие гроздь *Ostrea* и прираставшие *Exogyra*, **биссусные** *Phelopteria*, мелкие тонкостенные **пектинидаы** (*Entolium* или *Syncyclonema*). Эпибионтами иноцерамид были молодь устриц, **баланусы**, **серпулиды**. Иногда встречались инфаунные двустворки. При дефиците кислорода продолжали существовать только иноцерамиды. На относительно плотных известковых илах, частично **литифицированных**, в фотической зоне, но ниже воздействия волн, доминировали эпифаунные или **семиинфаунные** лишенные биссуса или со слабо развитым биссусом иноцерамиды (главным образом *Mtylloides*) и *Pseudononte*, **пателлоидные** гастроподы *Asmaea* и *Anisomyon* и нектобентосные **гетероморфные** аммоноидеи *Allocrioceras*. Глубже, на известковых илах открытого шельфа иноцерамиды, *Phelopteria*, *Entolium*, мелкие устрицы встречались реже, и здесь господствовали разнообразные нектобентосные аммоноидеи (*Allocrioceras*, *Metoicoceras* и др.) (*Kauffman et al.*, 1977).

На карбонатном шельфе в районе Техаса в сеномане были распространены сообщества *Neithea* - *Plicatula* - *Planolites* и *Kingena*. В первом из них, кроме эпифаунных **двустворок** *Neithea* и *Plicatula*, было много устричных **Техигрифаяеа** и морских ежей, вместе с которыми встречались эпифаунные *Lima*, *Spondylus*, птерииды, а также серпулиды и бесскелетные **илоеды**, оставившие следы *Planolites* и *Chondrites* (? черви), и ракообразные (*Thalassinoides*). В сообществе *Kingena*, кроме руководящей формы, принадлежавшей к брахиоподам, характерными были эпифаунные двустворки (*Neithea*, *Texigryphaea*, *Ilmatogyra*, *Plicatula*), гастроподы **Turritella**, серпулиды, морские ежи и бесскелетные, оставившие следы *Chondrites*,

Thalassinoides, Planolites. В обоих сообществах преобладали **эпифаунные** сестонофаги, а детритофаги, сортирующие и **безвыборочно** заглатывающие грунт, имели подчиненное значение. Ближе к берегу устричными Pmatoguga или Lopha формировались банки, на краях которых селились Neithea, Texigryphaea, **Plicatula**, Lima, **серпулиды** и многочисленные бесскелетные, оставившие следы, перечисленные выше. На твердых грунтах в этом районе жили сверлильщики — двустворки Gastrochaenidae, цементировавшиеся устричные Lopha и серпулиды (Scott, 1976).

Во второй половине сеномана в море района Аризоны, в лагунах на **алевритово-глинистых** илах в наиболее глубоководных участках ниже действия штормовых волн, где соленость была выше, чем в других частях лагуны, а содержание кислорода было низким, селились только двустворки - **люциниды**. В более мелководных участках при нормальном содержании кислорода и пониженной солености было распространено сообщество *Caucosorbula*, в **которое**, кроме корбулид, входили другие двустворки-сестонофаги - *Flemingostrea*, *Anomia*, *Brachidontes*, **гастроподы** *Voysa* и другие, серпулиды, **брахиоподы** *Lingula*, мшанки *Membranipora* (Fürsich, Kirkland, 1986).

На открытом шельфе на плотных илах доминировали двустворки: **инфаунные** (*Lucina* и др.) и эпифаунные (устричные, **иноцерамы** и др.) сестонофаги; меньше детритофагов (гастроподы *Drepanochilus* и др.). При нарушении газового режима на мягких илистых грунтах преобладали детритофаги *Drepanochilus*, а среди инфаунных сестонофагов **Corbula** и **Astarte**; жили здесь и эпифаунные **Inoceramus**.

В начале туона вновь произошла стабилизация субстрата и распространились **эпифаунные** сестонофаги - **иноцерамиды** *Mytiloides* и устричные (Elder, 1987).

Органогенные постройки в этом бассейне были редки, по-видимому, из-за довольно низких температур. Известны только туронские постройки агерматипных кораллов в районе Нью Мексико (Coates, **Kauffman**, 1973), где на глубинах 60–150 м, в условиях умеренной гидродинамики селились дендроидные кораллы *Archohelia*, постепенно образовывавшие выступающие над дном постройки. Вместе с кораллами жили редкие устрицы.

В коньякское время в центральной части бассейна Внутреннего Запада на глубинах до 150–170 м господствовали чистые карбонатные **илы**, сложенные в основном кокколитофоридами и отлагавшиеся медленно; лишь в краткие моменты приноса терригенного материала формировались глинистые прослойки. Ил местами был жидким, из-за течений в придонной зоне он взмучивался, и воды были мало прозрачными. Эти обстоятельства затрудняли развитие бентоса, хотя аэрация была хорошей, воды теплыми и соленость нормальной. На глубинах 15–50 м было распространено сообщество **грифееподобных** *Pycnodonte auctella*, молодь которых прикреплялась к твердым частицам (обломкам раковин и пр.), а взрослые особи лежали на илу свободно. Кроме *Pycnodonte*, здесь жили *Inoceramus*, мшанки *Echoguga*, не **грифееподобные** *Pycnodonte*. На несколько уплотненных участках ила были многочисленны бесскелетные зарывавшиеся формы (следы *Thalassinoides*), а в сильно уплотненном грунте - сверлильщики (? *Teredinidae*). На больших глубинах (60–130 м) на мягких илах господствовали высокие, очень выпуклые иноцерамиды (*Inoceramus deformis*, *I. browni*) совместно с **рудистоподобными** *Volviceramus grandis*, **грифееподобными** и **негрифееподобными** *Pycnodonte congesta*, серпулидами, сверлящими и прикреплявшимися баланусами; реже встречались **рудисты** и **нектобентосные** аммоноидеи; отмечались следы **Zoophicos**, *Teichichnus*, *Asterosoma*. Это последнее сообщество сменилось во времени при сохранении условий сообществом, в котором основными компонентами были **рудистоподобные** *Volviceramus* и *Pycnodonte congesta*, жившие скоплениями. *Volviceramus* на ранних стадиях прикреплялись к раковинам иноцерамид, а затем лежали свободно на жидком грунте, а именно были реклайнерами. Здесь же встречались *Inoceramus*, сверлящие **баланусы** и губки, **эпибионтные** двустворки *Pseudoptera*, серпулиды,

редкие **рудисты** и бесскелетные формы, оставившие следы *Zoophicos* и *Asterosoma*. При возникновении дефицита кислорода бентос становился очень обедненным; преобладали **иноцерамиды**, в том числе с тонкостенной широкой раковиной (Freu, 1971; **Hattin**, Cobban, 1977).

В кампане на мягких илах средних широт Внутреннего Запада на глубинах 60–120 м было широко распространено сообщество моллюсков, в котором господствовали глубоко зарывавшиеся *Thyasira*, способные переносить некоторое ухудшение газового режима. Вместе с *Thyasira* жили другие **инфаунные** сестонофаги ("*Lucina*", редкие *Symbopora*) и детритофаги (редкие *Nucula*), а также **эпифаунные** сестонофаги - *Inoceramus*, *Pteria*, "*Ostrea*"; встречались хищные **гастроподы** (?*Lunatia*, ?*Aporrhais*) и головоногие моллюски (**Hoploscaphites**, *Oxybeloceras* и др.); редкими были **скафоподы** *Dentalium*. В других участках, на такого же типа грунтах и глубинах в условиях нормального газового режима преобладали **нектобентосные** головоногие, слагая сообщество *Hoploscaphites* и *Didymoceras* — *Oxybeloceras*, в которое входили также *Baculites* и др. головоногие (особенно разнообразные во втором сообществе), а из двустворок *Inoceramus*, *Thyasira*, "*Lucina*", реже *Pteria*, *Ostrea*, *Symbophora*, *Nucula*, редкие скафоподы и гастроподы (Kauffman, 1967, 1969).

В среднекампанское время в районе юго-западного Арканзаса примерно на таких же глубинах (75–125 м) в удалении от берегов на жидких чистых карбонатных илах, главным компонентом которых были **кокколитофориды**, и таких же илах с примесью глинистого вещества бентос был весьма обеднен и представлен **эпифаунными** сестонофагами: 1) реклайнерами *Inoceramus*, *Spondylus* (с длинными шипами) и более редкими *Agerostrea*, *Pycnodonte*, 2) биссусно прикреплявшимися и способными плавать *Neithea*, *Mimachlamys*, редкими *Lima*, *Chlamys*, *Camptonectes*, 3) цементирующимися *Ostrea*. Инфаунные сестонофаги и детритофаги были менее распространены (*Lucina* и *Aeolopa*). Кроме двустворок, среди которых преобладали *Inoceramus* и *Ostrea*, были обычными **семиинфаунные** детритофаги морские ежи *Echinocoris* и бесскелетные формы, оставившие следы *Chondrites*, *Zoophicos* и *Planolites*. Подчиненное значение имели эпифаунные сестонофаги **серпулиды** - свободно лежавшие *Namulus* и цементирувавшиеся *Diploconcha*. Аэрация придонного слоя была хорошей, турбидитность слабая, но жидкая консистенция грунта препятствовала заселению его многими **бентосными** формами (Bottjer, 1981).

На юге бассейна, в районе центрального Техаса в раннем кампане на глубинах 100–200 м или несколько меньших, на полужидких илах жили эпифаунные двустворки - иноцерамиды (*Inoceramus*, *Platiceramus*), **пикнодонтиды**, **лимиды** и **пектиниды**, а также бесскелетные организмы, оставившие следы. На раковинах двустворок селились серпулиды. При перерыве в осадконакоплении и образовании твердого дна формировались сообщества из цементирувавшихся **эпифаунных сестонофагов-двустворок** - *Ostrea* и более редких *Pycnodonte*, *Lopha*, *Exogyra* и серпулид, **биссусных** *Pteria*, *Lima*, свободно лежавших *Inoceramus*, а также редких кораллов *Sargophyllidae*. Инфаунные формы были более **редкими**, существовавшими в участках с мягким грунтом - двустворки *Trigonia*, *Caestocorbula*, *Lucinidae*, *Tellinidae*, *Nuculana*; из **гастропод** встречались инфаунные сестонофаги (?*Turritella*), детритофаги *Anisomyon* и хищники (**Fürsich et al.**, 1981).

В более мелководных прибрежных зонах моря в кампанское время в районе северо-восточного Техаса на тонкозернистых песках существовало сообщество **инфаунных сестонофагов** *Caestocorbula*, в которое входили другие представители этой же группировки - *Cyclorisma*, *Granocardium*, *Pleuriocardia*, *Scabrotrigonia*, а также эпифаунные *Inoceramus*, хищные гастроподы *Euspira*; встречались одиночные кораллы **Microbasia**.

В районе юго-западного Теннесси в прибрежной зоне также преобладали инфаунные сестонофаги *Caestocorbula*, *Cucullaea*, *Cyclorisma*, *Aphrodina*, *Crassatella*,

реже отмечались *Corbula* и *Scabrotrigonia*; **эпифаунные** двустворки были более редкими (*Synsyclonema* и др.). Из **гастропод** частыми были **инфаунные** сестонофаги *Turritella*, **детритофаги** *Arrhoges* и хищники *Euspira* и *Caveola* (рис. I.3.20).

На илесто-песчаных грунтах атлантической прибрежной равнины также доминировали инфаунные сестонофаги *Pleuriocardia*, *Scabrotrigonia*, **теллиниды** и **гастроподы** *Turritella*; встречались и инфаунные детритофаги *Nuculana* (Jablonski, Bottjer, 1983).

В Маастрихте в северной части бассейна Внутреннего Запада (**Саскачеван**, Монтана, Северная Дакота) в относительно глубоководных (глубины до 150 м) глинистых и **известково-глинистых** илах преобладали двустворчатые моллюски - инфаунные детритофаги (*Malletia*, **Nucula**, *Nuculana*) и сестонофаги (*Protocardia*, *Corbula*, *Dosiniopsis* и др.), более редкими были эпифаунные *Pteria*, *Inoceramus*; часто встречались **нектобентосные** головоногие *Vaculites*, **Naploscaprites**, *Discoscaprites* и другие. Из **гастропод** наиболее обычными были инфаунные детритофаги *Drepanochilus*. На более плотных субстратах на тех же глубинах больше было эпифаунных форм — *Srenella*, **Gervillia**, *Limopsis*, но частыми были и инфаунные — *Nucula*, *Nuculana*, *Tellinidae*; встречались **гастроподы** и головоногие (*Scaphites*) (Feldmann, 1972; Reiskind, 1975). Из фораминифер на этих глубинах жили *Praebulimina*, *Gavelinella*, *Coryphostoma*, **Pullenia**, *Pseudouvigerina* (Nyong, Olsson, 1984). На илах и песках с ракушей среднего — внешнего шельфа района Нью-Джерси существовали сообщества, в которых доминировали устричные - *Exogyra* и *Pycnodonte*, лежавшие, погрузившись частично в осадок, и *Agerostrea*, образывавшие скопления. Кроме них, в сообщества входили **пектиниды** и **спондилиды** и якорные **брахиоподы** *Chorystothyris*, инкрустирующие и ветвистые мшанки, а **инфаунных** форм было мало - **кардииды** из **двустворок** и **скафоподы** (Jablonski, Bottjer, 1983). На заиленных песках были многочисленными инфаунные сестонофаги - двустворки *Protocardia* и *Dosiniopsis*, и брахиоподы *Lingula*; более редкими были инфаунные детритофаги *Malletia* и эпифаунные сестонофаги *Inoceramus*, *Ostrea*, *Oxytoma*, *Anomia*, а также хищные **гастроподы** *Euspira* (Feldmann, 1972; Reiskind, 1975). Среди фораминифер обычными были *Clavulina*, *Hoeglundrina*, *Gaudryina*, **Nodosaria** (Nyong, Olsson, 1984).

На песчаных грунтах прибрежного мелководья в северной части бассейна жили бесскелетные организмы, оставившие норы **Ophiomorpha**, неправильные ежи *Nardouinia* и крабы; более редкими были инфаунные двустворки **Panopea** и *Tancredia*, а местами устричные **Crassostrea** формировали банки, и к ним были приурочены хищные **гастроподы** *Polinices* и *Fasciolaria*, питавшиеся устрицами (Feldmann, 1972; Reiskind, 1975).

В раннем Маастрихте в средней части бассейна Внутреннего Запада (юго-западный Арканзас) на карбонатных жидких илах с примесью глинистого и песчаного материала, на глубинах 25-50 м преобладали сестонофаги - эпифаунные **реклайнеры** *Agerostrea* и *Inoceramus* и биссусно прикрепленные *Camptonectes* и *Synsyclonema*; частыми формами были **реклайнеры** *Pycnodonte*, биссусно прикреплявшиеся *Neitheia*, *Chlamys*, мобильные *Lima*, цементировавшиеся к раковинам *Anomia* и *Paranomia*, способные плавать *Camptonectes*, инфаунные *Crassatella*, *Granocardium*, *Symbophora*, *Trigonia*; более редкими были эпифаунные, прикрепляющиеся к раковинам и *Ostrea*, инфаунные *Corbula*, *Veniella*, **Liopistha**, *Glossus*, **Legumen**, ?*Lucina*, **семиинфаунные** *Idonearca*, *Striarca*, а также инфаунные детритофаги (*Aenona*, ?*Linearia*, ?*Nucula*). Кроме двустворок здесь жили **гастроподы** - инфаунные сестонофаги (*Turritella*) и детритофаги (*Pterocerella*, *Arrhoges*), прикреплявшиеся сестонофаги (*Laxispira*) и хищники (*Gyrodes*, *Napulus*, *Caveola*, *Hercorhuncus*) и морские ежи - инфаунные детритофаги *Hemiaster* (рис. I.3.21). Разнообразие увеличивалось, по-видимому, по мере уплотнения грунта (Bottjer, 1981; Jablonski, Bottjer, 1983).

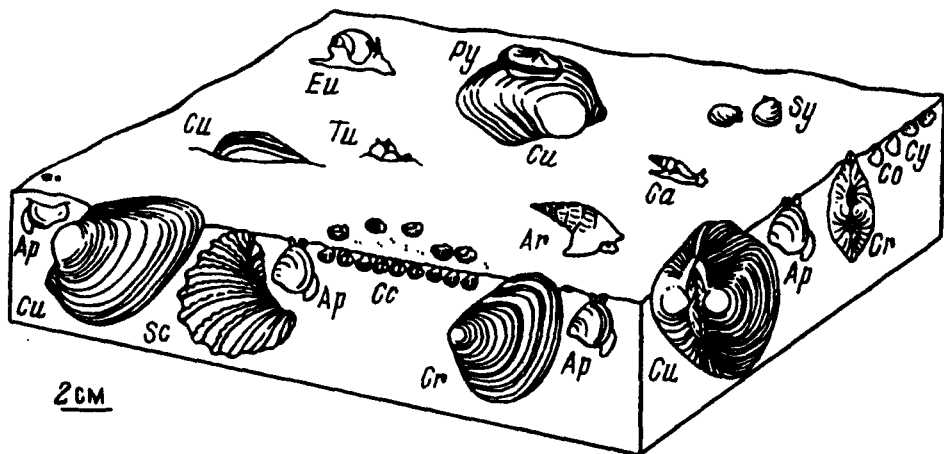


Рис. I.3.20. Реконструкция позднекампанского сообщества прибрежного мелководья (юго-запад Теннесси, формация Кун Крик) (Jablonski, Bottjer, 1983, рис. 10)

Ap - Aphrodina; Ar - Arrhoges; Ca - Caveola; Cc - Caestocorbula; Cr - Crassatella; Cu - Cucullaea; Cy - Cyclorisma; Eu - Euspira; Py - Pycnodonte; Sc - Scabrotigonia; Sy - Syncyclonema; Tu - Turritella

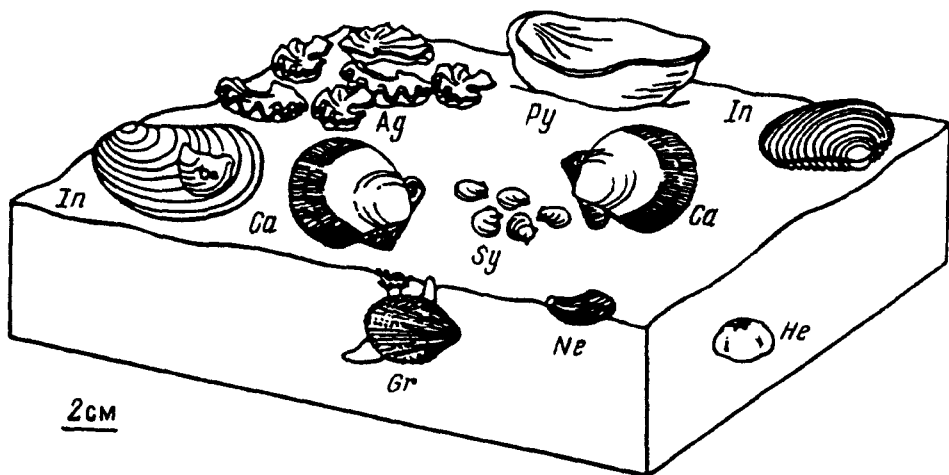


Рис. I.3.21. Реконструкция раннемаастрихтского сообщества карбонатных илов открытого шельфа (юго-запад Арканзаса, формация Саратога) (Jablonski, Bottjer, 1983, рис. 6)

Ag - Agerostrea; Ca - Camptonectes; Gr - Granocardium; He - Hemiaster; In - Inoceramus; Ne - Neithea; Os - Ostrea; Py - Pycnodonte; Sy - Syncyclonema

В прибрежных районах северной части маастрихтского моря Внутреннего Запада (Южная Дакота) на песчаных грунтах открытого мелководья при активной гидродинамике было развито сообщество сестонофагов *Tancredia* - *Orphiomorpha* (трубки декапод), в которое входили главным образом мобильные инфаунные организмы - *Tancredia*, *Dosiniopsis*, реже *Ранореа*, а также эпифаунные *Ostrea* и *Phelopteria*. В тех же условиях, но при умеренной гидродинамике разнообразие было выше, преобладали также инфаунные формы как сестонофаги (*Protocardia*, *Cucullaea*, реже *Tellinimera*, *Symbophora*), так и детритофаги (*Nuculana*, *Malletia*), а эпифаунные сестонофаги (*Phelopteria*, *Ostrea*, *Охутота*) имели подчиненное значе-

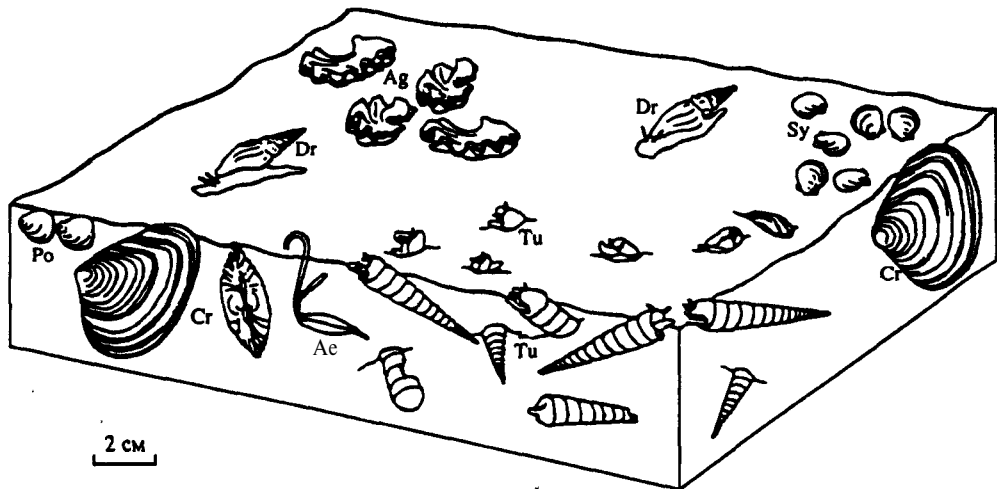


Рис. I.3.22. Реконструкция раннемаастрихтского сообщества прибрежного мелководья (север Миссисипи, формация Риплей) (Jablonski, Bottjer, 1983, рис. 9)

Ae - Aenona; *Ag* - Agerostrea; *Cr* - Crassatella; *Dr* - Drilluta; *Po* - Postligata; *Sy* - Syncyclomena; *Tu* - Turritella

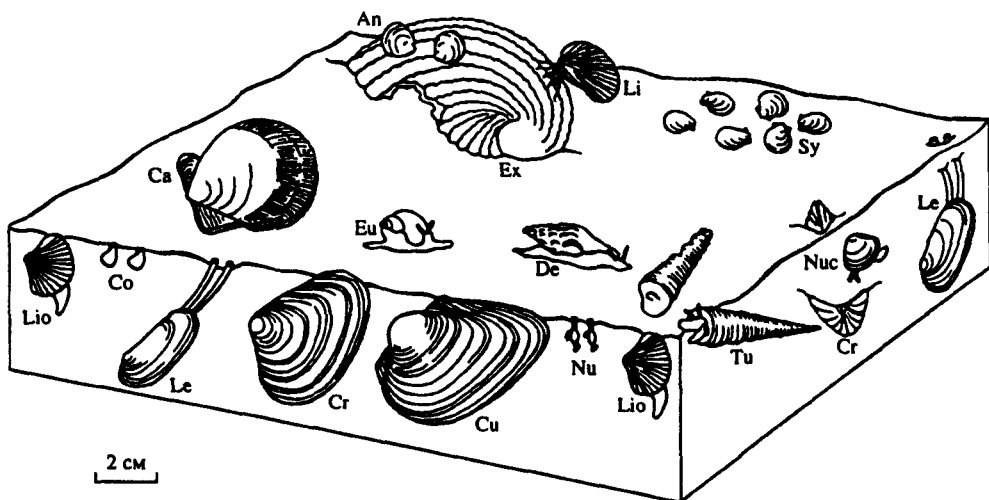


Рис. I.3.23. Реконструкция среднемаастрихтского сообщества прибрежного мелководья (север Миссисипи, формация Оул Крик) (Jablonski, Bottjer, 1983, рис. 11)

An - Anomia; *Ca* - Camptonectes; *Co* - Corbula; *Cr* - Crassatella; *Cu* - Cucullaea; *De* - Deussenia; *Eu* - Euspira; *Ex* - Exogyra; *Le* - Legumen; *L* - Lima; *Lio* - Liopistha; *Nu* - Nuculana; *Nuc* - Nucula; *Sy* - Syncyclomena; *Tu* - Turritella

ние. Мористее на плотных глинистых илах и песках, при низкой гидродинамике располагалось сообщество сестонофагов *Limopsis* - *Pseudoptera*, в котором господствовали неглубоко зарывавшиеся *Limopsis*; вместе с ними селились эпифаунные биссусные *Pseudoptera*, *Oxytoma*, *Parallelodon* и неглубоко зарывавшиеся *Corbulamella*. При большем содержании органического вещества на такого же типа грунтах наряду с сестонофагами - эпифаунными биссусными *Oxytoma* и *Tenuiprateria* и инфаунными *Protocardia* жили инфаунные детритофаги - *Nuculana* и

Malletia (Waage, 1968; Rhoads et al., 1972). Кроме **двустворок**, в эти сообщества входили некоторые **гастроподы** и **бентосные** и **нектобентосные аммоноидеи** (Scaphites, Discoscaphites, Sphenodiscus), а также морские ежи **Hardouinia** (Feldmann, 1972). Склон песчаного бара, обращенный к лагуне, и прибрежные участки лагуны были заселены устричными **Crassostrea**, к скоплениям которых были приурочены черви Polydoridae, сверлящие губки (Cliona) и мшанки, а также инкрустирующие мшанки; встречались здесь же **Anomia**, **Corbicula**, гастроподы **Melania**, **Euspira** и некоторые другие. Соленость была пониженной (10–20‰) (Feldmann, 1972; Feldmann, **Palubniak**, 1975). Среди фораминифер, живших на прибрежном мелководье, были характерны **Gavelinella**, **Cibicides**, **Pullenia**, **Globulina** (Nyong, Olsson, 1984).

В прибрежных участках южной части моря Внутреннего Запада (Джорджия, Миссисипи, Теннесси - формация Риплей) были многочисленными **эпифаунные** **Syncyclonema** и неглубоко зарывавшиеся **Crassatella**. Обычными были образовавшие **гроздьевидные** скопления **Agerostrea** и **инфаунные** сестонофаги **Turritella**; встречались более редкие инфаунные детритофаги **Postligata** и **Аепопа** и хищные гастроподы **Drilluta** (рис. I.3.22).

В других участках прибрежного **мелководья** на глинистых песках (штат Миссисипи, формация Оул Крик) преобладали неглубоко зарывавшиеся сестонофаги **Cucullaea**, **Corbula**, **Crassatella**, **Liopistha**, **Turritella**, более глубоко зарывавшиеся **Legumen**; инфаунные детритофаги **Nuculana** и **Nucula** имели подчиненное значение. Из **эпифаунных** сестонофагов обычными были **Syncyclonema**, **Camptonectes**, "**Lima**", **Ехоуга**, цементировавшиеся **Anomia**. Встречались хищные гастроподы **Euspira** и **Deussenia** (рис. I.3.23).

МОРЯ ТЕТИЧЕСКОЙ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

Моря восточного побережья Северной Америки

В раннемеловое время на территории восточного побережья Северной Америки (Восточная Канада, Нью Джерси, Делавэр, Мэриленд) на глинистых илах на глубинах **60–100 м** кремневыми губками **Gilletia**, **склероспонгиями** — хететидами **Chaetetopsis**, **гексактинеллидными** губками (? **Porospongiidae**) формировались биогермы. Реже встречались **фаретронные** известковые губки **Sestromella**, **строматопороидеи** (**Sphaeractinia**, **Cyclicopsis**), ветвистые склерактинии, **Tubiphites**. Губки обрастали цианобактериями, червями и фораминиферами; реже встречались зеленые водоросли, отмечались следы сверления двустворок в скелетах губок. К биогермам были приурочены также мшанки, иглокожие, двустворчатые и брюхоногие моллюски, **остракоды**, **фораминиферы** (неинкрустирующие) (Jansa et al., 1982; Gari, 1988).

Моря юга Северной Америки, района Мексиканского залива и Карибского моря

В меловое время в западной части Тетиса была развита карбонатная платформа, окаймленная Мексиканским заливом. Полоса рифов тянулась в самом начале мела вдоль атлантического побережья в районе штатов Нью-Джерси, Делавэр и Мэриленд. Рифостроителями были строматопороидеи, губки, мшанки, кораллы, фораминиферы, цианобактерии, вместе с которыми жили иглокожие, двустворчатые и брюхоногие моллюски, остракоды (Edson, 1988).

Ожнее в берриас-готериве здесь формировались кораллово-водорослево-губковые постройки, в барреме-раннем апте на краях платформы возникали кораллово-водорослевые и **рудистовые (капринидовые)** постройки, в апте и альбе - у берегов рудистовые **останцовые** рифы, а на краю шельфа — кораллово-водорослевые и **кораллово-водорослево-рудистовые** рифы.

В позднем альбе кораллы испытали вымирание, может быть в связи с повышением температуры или же из-за распространения бескислородных условий, вероятно, в связи с местными изменениями среды. Во всяком случае, на мелководье коралловые рифы заместились **рудистовыми**, и в позднемеловое время на карбонатных платформах доминировали **биогермные** постройки из рудистов, а коралловые постройки были редки и обычно представлены "**останцовыми**" рифами или отдельными колониями в лагунах, а на шельфе - на относительно больших глубинах. В качестве подчиненных элементов кораллы встречались и в **рудистовых** постройках (Enos, 1974; Scott, 1984 a, b, 1990; Collins, 1988).

Вдоль внешнего края шельфа в раннеальбское время рифы строились кораллами и водорослями. В течение пионерной стадии главную роль играли массивные колониальные Actinastrea и другие колониальные кораллы, а инкрустирующие красные и зеленые водоросли, **рудисты** — **каприниды** и **Chondrodonta** имели меньшее значение. Это сообщество сменялось сообществом тонкопластинчатых **колониальных** кораллов **Microsolena**, обросших пластинчатыми или гемисфероидальными строматолитами, а также в меньшей степени — инкрустирующими красными и зелеными водорослями; встречались *Toucasia* и *Chondrodonta* и **фораминиферы**. На мелководье в условиях активной гидродинамики формировались **останцовые** рифы из ветвистых кораллов **Flexigyra**, обросших зелеными и красными водорослями. Двустворки *Toucasia* и *Chondrodonta* здесь были редкими. В спокойной обстановке на рифовой площадке располагались **биостромы** из *Toucasia* и *Chondrodonta*. В лагунах между рифами и за рифами наблюдались сообщества: 1) **устрицеподобных** двустворок *Chondrodonta*, вместе с которыми встречались *Monopleura*, *Toucasia*, фораминиферы (**милиолиды**, *Orbitolina*), водоросли; 2) гастропод-неринеид и многочисленных фораминифер (милиолиды, реже **орбитолиниды**); здесь же жили менее распространенные двустворки, **серпулиды**, **остракоды** и росли красные водоросли *Ruaporidium*; 3) строивших биостромы рудистов *Monopleura*, а также фораминифер — милиолид и орбитолин.

В среднеальбское время в этой же обстановке края шельфа основание рифов создавали инкрустирующие красные и зеленые водоросли и столбчатые строматолиты, а верхняя часть рифов строилась массивными кораллами *Microsolena* и *Thamnasteria*, реже *Flexigyra*, *Montastraea*, ?*Amphistrea*; обычными были мелкие ветвистые *Pleurocora*. Рудисты играли второстепенную роль, хотя локально были многочисленными *Petalodontia*, а более редкими - *Eoradiolites* и **Texticaprina**, а также прираставшие устричные, **брахиоподы**, серпулиды, мшанки, сверлящие двустворки. На рифовой площадке на рыхлых карбонатных грунтах преобладали рудисты *Texticaprina* и *Toucasia* и ветвистые кораллы *Pleurocora*, реже отмечались рудисты *Petalodontia*, *Eoradiolites*, **строматопороидеи** *Steineria*, фораминиферы (милиолиды и др.), **остракоды**, **гастроподы**, двустворки *Chondrodonta* и другие, брахиоподы, инкрустирующие водоросли.

В краевой зоне рифа селились кораллы (*Microsolena* и др.), строматопороидеи, росли инкрустирующие зеленые водоросли и **строматолитообразующие** цианобактерии. В более глубокой части края рифа доминировали кораллы *Microsolena* и *Thamnasteria*, реже ветвистые *Pleurocora* и *Calamophyllia*; обычными были строматопороидеи, инкрустирующие водоросли. Эпибионтами были устрицы, сверлящие двустворки, мшанки, инкрустирующие фораминиферы; другие фораминиферы, а также губки были редкими формами. Для проксимального склона передового рифа было характерно кораллово-рудистовое сообщество *Pleurocora* — *Petalodontia*, в которое входили также *Texticaprina*, *Planocaprina*, *Eoradiolites*, формировавшие небольшие поселения на рыхлом, но стабильном субстрате, тогда как мелкие колонии *Microsolena*, *Thamnasteria* и *Flexigyra* обрастали **субстрат**, а ветвистые *Pleurocora* и *Calamophyllia* жили на расстоянии друг от друга; встречались строматопороидеи и инкрустирующие цианобактерии,

зеленые и красные водоросли. Бентос дистального склона передового рифа был обеднен: здесь жили довольно многочисленные кораллы и **рудисты** (**каприниды**, **тоуказииды**, *Petalodontia*, *Eoradiolites*) и отмечались цианобактерии. Мористее рифов в бассейне в **известково-глинистых** илах существовали многочисленные бесскелетные организмы, оставившие следы *Planolites*, *Chondrites*, **Teichichnus**, *Zoophicos*, редкие тонкостенные двустворчатые моллюски и цианобактерии, формировавшие **онколиты**. В лагунах отмечались сообщества фораминифер (милиолид и орбитолид), **Chondrodonta**, *Toucasia* и цианобактерии.

В позднеальбско-раннесеноманское время "рифы" края шельфа формировались рудистами, которые слагали **монотаксонные** рыхло упакованные скопления капринид, лежавших на грунте (*Caprinuloidea*) и приподнятых над дном (*Mexicaprina*), причем преобладали то одни, то другие. Реже представители этих родов (*Mexicaprina* реже) формировали биогермы; *Caprinuloidea* были характерны для обстановок высокой гидродинамики, а *Mexicaprina* были приурочены к илистым грунтам спокойных участков. Сопровождавшими формами были мелкие рудисты — **Radiolites** и *Sauvagesia*, мелкие ветвистые кораллы, инкрустирующие зеленые водоросли, обраставшие остатки капринид. Для склона передового рифа на карбонатных песках было характерно сообщество прямых толстораковинных радиолитид (*Eoradiolites* и *Sauvagesia*), формировавших скопления, могущие противостоять действию волн и течений. Ниже по склону на илисто-песчаном грунте селились крупные лежавшие свободно каприниды. Для **зарифовых** известковых и доломитовых илов были характерны **биостромы** из представителей реквиениид. Ближе к рифам селились *Toucasia*, реже *Requienia*, а также **капротиниды**, каприниды и радиолитиды, в средней части — **семиинфаунные** *Requienia*, реже *Toucasia*, а в дистальной части — тоже семиинфаунные, слабо завернутые *Requienia*, а также *Eoradiolites*. Многочисленными были **фораминиферы** — **милиолиды**; встречались здесь *Chondrodonta*, кораллы, губки, **остракоды**, иглокожие; отмечались заросли водорослей.

Таким образом, рифы края шельфа в раннем и среднем альбе и в начале позднего строились в относительно глубоководных условиях кораллами и водорослями, а в более мелководных участках — в основном рудистами. В позднем альбе и сеномане органогенные постройки целиком формировались рудистами.

Кроме **внешнешельфовых** рифов, в альбе - сеномане органогенные постройки типа банок возникали и в области внутреннего шельфа. В раннеальбское время в прибрежной области банки строились устричными **Техигрыфеа**, капринидами и представителями *Chondrodonta*. Во всех сообществах большую роль играли фораминиферы, особенно милиолиды. К устричным банкам были приурочены также **остракоды**, морские ежи и редкие рудисты - *Planocaprina* и **реквиениды**, к барьерным банкам капринид - **реквиениды** и **гастроподы неринеиды**, к банкам из *Chondrodonta* - устричные, реквиениды, неринеиды, морские ежи, остракоды; последние банки обычно располагались за **капринидовыми** банками. В прибрежных лагунах господствовали остракоды, милиолиды и другие фораминиферы, неринеиды, некоторые двустворки, морские ежи, наблюдались заросли известковых водорослей; в некоторых участках устричные образовывали скопления типа **биостромов**.

В среднеальбское время на приподнятых краях полузамкнутых водоемов внутреннего шельфа формировались биостромы капринидами и *Eoradiolites*. В первых из них преобладали *Caprinuloidea*, реже *Texicaprina*, возникали эти поселения в нестабильной обстановке и часто разрушались волнениями. Биостромы из *Eoradiolites* были приурочены к спокойным обстановкам и формировались на **известковопесчаных** грунтах. Вместе с руководящей формой здесь селились *Toucasia*, *Chondrodonta* или *Caprinuloidea*, реже капротиниды и каприниды; встречались морские ежи, росли водоросли *Globochaeta*. В лагунах за рифами жили *Toucasia*.

В позднеальбское время во **внутришельфовых** бассейнах на карбонатно-песчаных и илистых грунтах банки формировались **реквениидами**, вместе с которыми жили **каприниды** или **радиолитиды** или *Chondriodonta*, реже другие **двустворки**, а также **гастроподы**, иглокожие, **остракоды**, многочисленные фораминиферы — **милиолитиды**; местами росли известковые водоросли (Scott, 1990).

В районе Карибского моря в поздне меловое время наибольшее распространение имели **рудистовые** постройки, тогда как кораллы были лишь второстепенными элементами.

Так, для района Ямайки, в течение кампан-маастрихтского времени отмечалось наличие нескольких коралловых сообществ: 1) сообщество в основном одиночных мелких кораллов (*Paracyloseris*, *Trochoseris*, *Trocharea*, *Trochocyathus*, *Cunnolites*, *Actinacis*), прикреплявшихся в обломкам рудистов или свободно лежавших на карбонатном илу; из рудистов здесь встречались только мелкие *Distefanella*; 2) сообщество мелких, низких, ветвистых или инкрустирующих *Actinacis*, *Multicolumnastrea*, *Actinastrea*, живших рядом с преобладавшими здесь радиолитидами (*Biradiolites*, **Bournonia**, *Chiapasella* и др.); 3) сообщество ветвистых, трубчатых или инкрустирующих *Astreopora*, *Multicolumnastrea*, селившихся на илисто-детритовых грунтах или в промежутках рудистовых построек; 4) сообщество "**Dichocoenia**", образовывавших **гроздьевидные** скопления на глинистых грунтах с детритом (Coates, 1977).

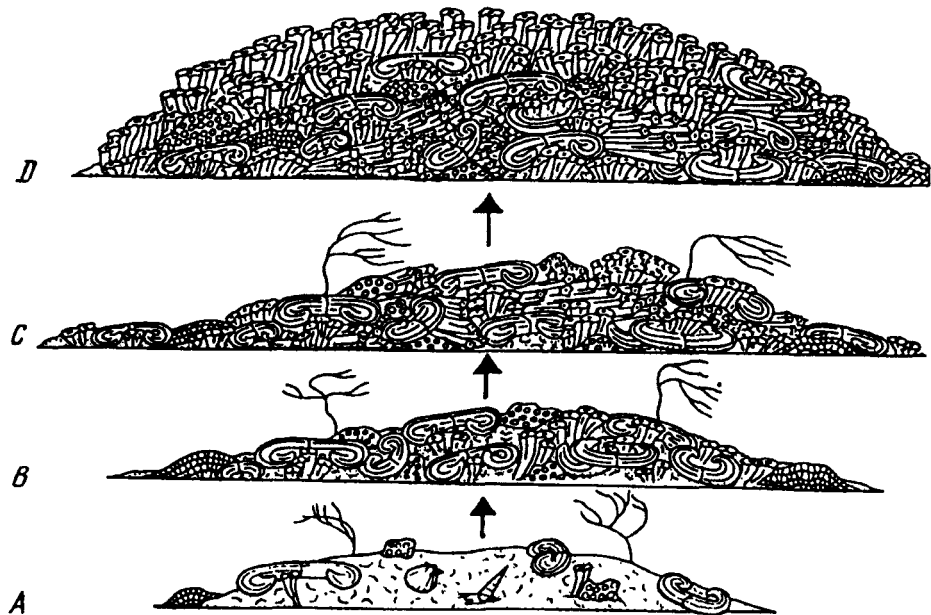
Рудистовые **рифовидные** постройки не являлись настоящими рифами, так как **рудисты** и ассоциировавшие с ними организмы (кораллы, строматопороидеи, гидроидные, полипы, мшанки, водоросли) не образовывали плотного каркаса, а формировали лишь скопления типа зарослей. Рудисты обычно были приурочены к приподнятым участкам на прибрежном мелководье с глубинами около 15 м, где песчаные осадки были в определенной степени уплотнены и обогащены раковинным детритом. Рудистовые постройки часто образовывали барьеры типа современных барьерных рифов.

В рудистовых постройках встречались гидроидные, колониальные и одиночные кораллы, строматопороидеи, корковидные мшанки, **серпулитиды**, губки, известковые водоросли, цементиовавшиеся *Ostrea*, *Rynodonte*, реже *Spondylus* и *Plicatula*, сверлильщики — двустворки *Lithophaga*, губки *Cliona*, **полидориидные** черви и мшанки; жили здесь некоторые гастроподы (**церитииды**, **натициды**, **стромбиды** и др.) и **брахиоподы**, встречавшиеся локально (Perkins, 1969; Kauffman, 1974).

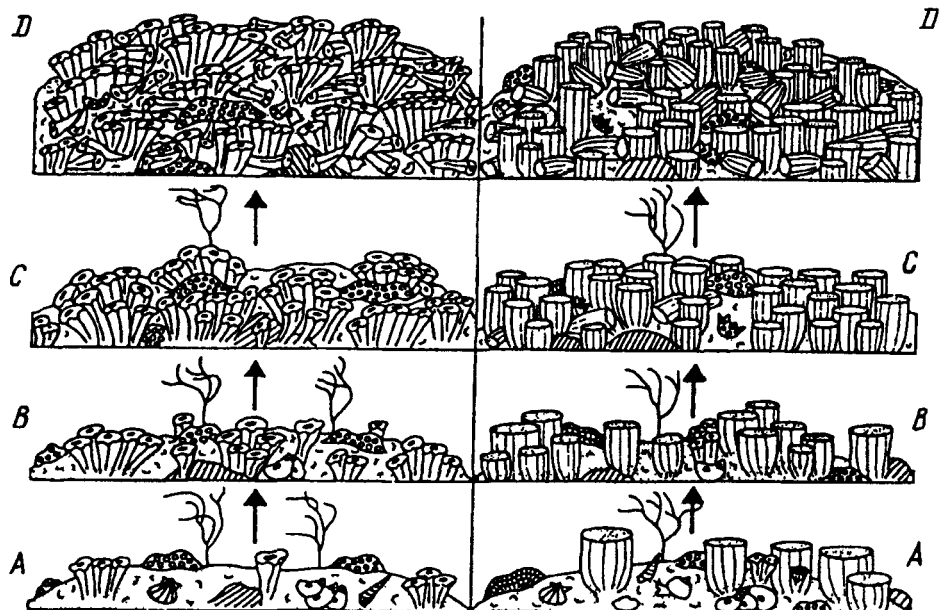
В течение мелового времени разнообразие рудистов возрастало за счет развития новых адаптивных типов (пряморастающих, планоспирально завитых, лежавших свободно на субстрате, **устрицеподобных** и пр.); возникали скульптурированные формы, ребра и гребни на раковинах которых способствовали прочному соединению прямостоящих форм; некоторые формы цементируются к соседним особям. У многих форм верхняя створка становится прободенной или покрывается мантийной тканью, что облегчало симбиотическое отношение с зооксантеллами.

Отмечается развитие сукцессии, которые были двух основных типов. При первом первоначальная колонизация известкового субстрата производилась различными моллюсками и/или колониями кораллов (рис. 1.3.24, тип I, А), затем субстрат заселялся скоплениями прямых рудистов - маленьких радиолитов или крупных **бочонковидных** радиолитов и гиппуритид (тип I, В); за этим следовало увеличение размера популяции, образование гроздьев рудистов и поселение на них сверлящих и инкрустирующих организмов и дальше - слияние гроздьев в заросль (тип I, С). На последней стадии (тип I, D) — дальнейшие латеральный и вертикальный рост поселения и диверсификация рудистов и ассоциировавших с ними форм.

Второй тип сукцессии начинался с колонизации приподнятого участка (например, бара) массивными умеренных размеров или крупными лежавшими свободно **рудистами** типа *Titanosarcolites* и *Antillocaprina*, вначале редкими, ассоциировав-



Tun I



Tun 2

Tun I

Рис. 1.3.24. Схема, представляющая типы / и Я формирования каркасов органогенных построек из рудистов (Kauffman, Sohl, 1974, рис. 26)

Развитие типа / начиналось либо с поселений мелких радиолитид или гиппуридид (внизу слева), либо крупных бочонковидных форм (внизу справа), развитие типа // начиналось с поселения крупных свободно лежащих рудистов. А - ассоциация рыхло расположенных особей, В - плотная ассоциация с образованием гроздьев; С - стадия зарослей, D - стадия зрелой заросли

шимися с другими моллюсками, одиночными кораллами, строматопороидами (рис. I.3.24, тип II, А). Затем происходило увеличение популяций и образование гроздьев лежавших рудистов, а также появление прямых радиолитид, различных эпибионтов и сверлильщиков, селившихся на крупных рудистах (тип II, В). Гроздьев лежавших рудистов увеличивались, образуя заросль, в защищенных участках которой селились мелкие прямые радиолитиды *Biradiolites*, кораллы и/или строматопороида (тип II, С). На конечной стадии оставшиеся промежутки заполнялись гроздьями мелких лежавших свободно радиолитид *Biradiolites*; постройка росла в высоту за счет мелких прямых радиолитид и кораллов (тип II, D) (Kauffman, 1974; Kauffman, Sohl, 1974).

У берегов Карибского бассейна на карбонатных песчано-илистых и песчаных грунтах мелководья (рис. I.3.25) были развиты останцовые рифы из кораллов, банки устриц и заросли водорослей. Рудисты - отдельные прямостоящие *Antillocaprina* и одиночные или мелкие гроздьев инкрустирующих *Plagiocythus* были редки так же, как другие моллюски. В лагунах при умеренной гидродинамике на калькаренистых песках и глинисто-карбонатных грунтах жили кораллы, строматопороида, рудисты, образывавшие гроздьев в защищенных обстановках (*Biradiolites*, *Thyrastylon*), или инкрустирующие *Plagiocythus*. На несколько больших глубинах (до 10 м) возникали постройки из рудистов *Barretia*, *Durania*, *Parastroma*, мелких прямых радиолитид, а также отмечались отдельные колонии кораллов и строматопороида. Мягкие известковистые илы центральных частей лагуны периодически заселялись мелкими прямыми тонкостенными радиолитидами (*Distefanella*, *Biradiolites*), гибнущими при заносе осадком во время волнений. На тыловой стороне барьера из рудистов преобладали радиолитиды *Biradiolites* и *Thyrastylon*, образывавшие гроздьев. Сама барьерная постройка в основании была сложена лежащими на приподнятом участке дна рудистами *Titanosarcocites* и *Antillocaprina*, в промежутках между которыми селились мелкие радиолитиды, изолированные колонии кораллов и строматопороида, обраставшие в свою очередь мелкими радиолитидами. В результате возникла приподнятая, противостоящая до определенной степени волнениям структура. На мелководном передовом склоне барьера рудисты были крайне редки, а мористее их поселения не возникали (Kauffman, Sohl, 1974 - см. рис. I.3.25).

На каменистом субстрате литорали — верхов сублиторали в районе Бая Калифорния в кампан-раннемаастрихтское время было развито сообщество инкрустирующих устричных (*Ostrea*, *Exogyra*), спондилид и пликатулид *Atreta* из двустворок, серпулид (*Hamulus*), хейлостоматных мшанок (*Alderina*, *Cheethamia*, *Microgona* и др.), двустворок - (пектинида и рудисты *Coralliochama*), прикреплявшихся ножкой брахиопод - ринхонеллид; локально были распространены кораллы — склерактинии, обычны были сверлильщики (двустворки - фолладида, губки). В щелях между валунами жили правильные морские ежи *Trocholasoma*. Встречались хитоны, гастроподы (трохиды, церитиниды, морские блюдечки). Обильными были инкрустирующие кораллиновые водоросли (*Sporolithon* и др.) (Leschinski et al., 1991; Johnson, Hayes, 1993).

На твердом субстрате, возникшем за счет плотных поселений устричных - реклайнеров *Ruspodonte*, в маастрихтском море (побережье Мексиканского залива) жили многочисленные эпибионты и сверлильщики. На живых устрицах первыми поселялись молодь этого же вида, сверлящие ?черви *Tryanites*, затем - сверлящие губки (*Entobia*), инкрустирующие серпулиды и фораминиферы *Bulloroga* и последними - хейлостоматные мшанки. Внутренность раковин отмерших особей первыми осваивали сверлящие клионидные губки (*Entobia*), а затем другие уже упомянутые организмы (Bottjer, 1982).

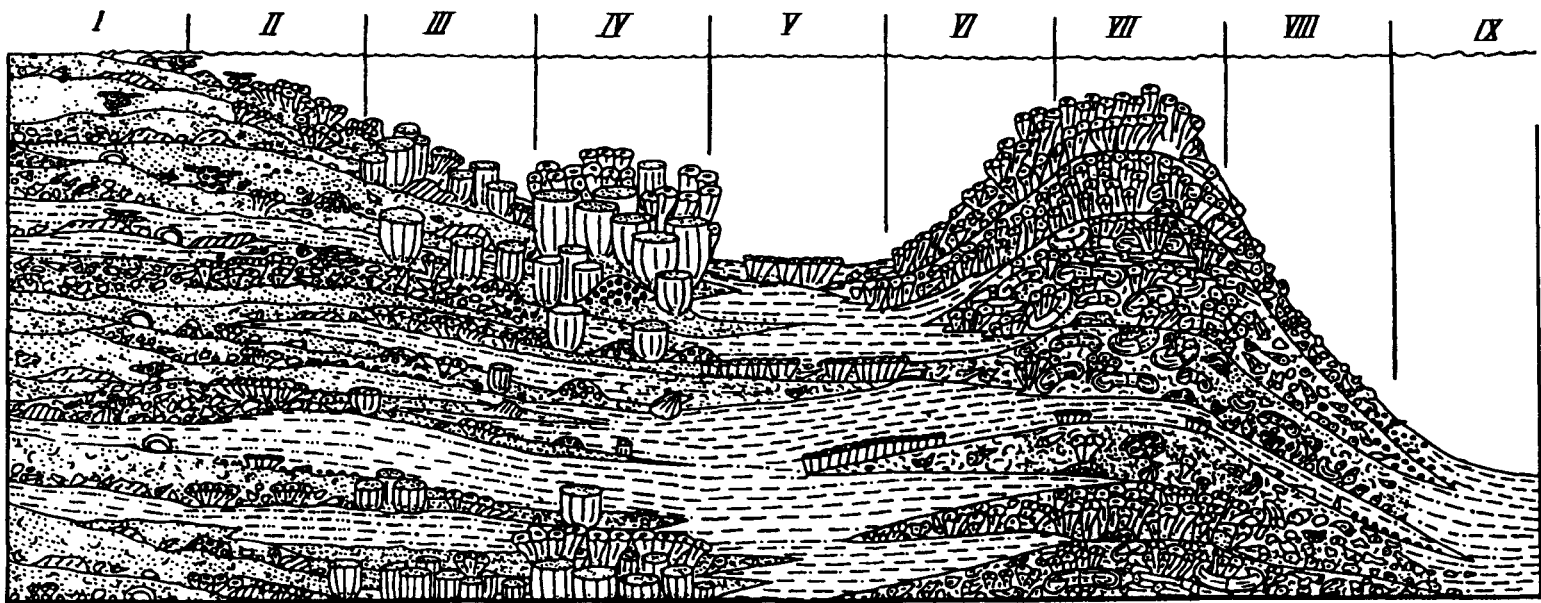


Рис. 1.3. 25. Модель распределения рудистов и их построек на шельфе у островов мелового Карибского моря (Kauffman, Sohl, 1974, рис. 27)
 Ассоциации: / - приливно-отливной зоны и мелководной субтидали; II-IV - передового склона лагуны (// - внутренней, /// - средней и IV - внешней частей); V - центра лагуны; VI - склона тылового барьера; VII - барьера из рудистов; VIII - мелководья передового склона барьера; IX - внешней части передового склона барьера, граничащего с открытым шельфом

В краевых морях средиземноморской части Тетиса на прибрежном мелководье в раннемеловое время донные сообщества состояли из двустворчатых моллюсков, среди которых обычными были устричные, местами строившие банки, а также гастропод (особенно неринеид), фораминифер (*Orbitolina*, *Mesorbitolina*, *Praeorbitolina*, *Simplorbitolina*, *Hensonina*, **Orbitolinopsis**, *Choffatella*, **Dictyoconus**, **Sabaudia** и др.), остракод (*Paracypris*, *Cytherella*, *Platycythereis* и др.); многочисленными были зеленые (*Neomeris*, **Pseudoactinoporella**, **Acicularia**, **Cylindroporella**, *Acroporella* и др.) и красные (**Permoalcalculus**, **Marinella** и др.) водоросли; местами многочисленными были **рудисты Monopleuridae**, *Requieniidae* и **Agropleuridae**, **серпулиды**, морские ежи.

На приподнятых участках карбонатной платформы и в ее краевых частях на глубинах 20–40 м, в условиях повышенной гидродинамики формировались органогенные постройки кораллами, гидроидными полипами, хететидами, **рудистами**, известковыми водорослями (проблематичные *Vaccinella*, ряд зеленых). В одних постройках доминировали кораллы (*Tabulogyra*, **Calamoseris**, *Stylina*, *Calamophyllopsis*, *Felixigyra*, *Microsolena*), а гидроидные и **хететиды** имели подчиненное значение; встречались также кальциспонгии (*Barroisia*) и **фаретронные губки**; многочисленными были **фораминиферы** из семейства *Orbitolinidae*, *Pavonitidae*, *Lituolidae*; жили здесь также мшанки (*Radiopora* и др.), **брахиоподы (ринхонеллиды)**, **гастроподы**, рудисты *Requieniidae*, **эпибионтные серпулиды**. В условиях умеренной гидродинамики и некоторого приноса терригенного материала наряду с кораллами (*Actinastraea*, *Microsolena*) в формировании построек типа банок участвовали гидроидные (**Varioparietes**, *Axiparietes*, *Dehornella*) и хететиды. Эпибионтами построек были **кораллиновые** водоросли и цианобактерии, фораминиферы **Nubecularia**, *Pascopsilina* и др. и губки. Кроме них, к постройкам были приурочены фораминиферы - **орбитолиниды** и **литуолиды**, двустворки (устричные), брахиоподы (ринхонеллиды). В других участках сублиторали, обычно на отмелях, преобладали рудисты, представленные радиолитидами, капринидами, капротинидами и **реквиенидами**, также формировавшие местами постройки типа "останцовых рифов". Для фауны органогенных построек были **характерны** зеленые водоросли (*Neomeris*, **Salpingoporella**, **Macroporella** и др.); встречались здесь гастроподы - **неринеиды** и морские ежи.

На открытом мелководном шельфе селились кораллы (*Felixigyra*, *Actinastraea*, *Microsolena*, *Thamnoseris* и др.), гидроидные (*Actostroma*, **Milleporidium**), рудисты *Caprotinidae* и *Caprinidae* и другие двустворки, гастроподы, брахиоподы, фораминиферы (*Orbitolinidae*, **Lenticulina**, *Hensonina* и др.), мшанки (*Siphodictyum*, **Melicerites**, *Entalophora* и др.), иглокожие, более редкие серпулиды; местами были заросли зеленых известковых водорослей (**Salingoporella**, *Pseudoactinoporella* и др.). В спокойной обстановке верхней сублиторали возникали поселения кораллов, обычно **одновидовые**, особенно рода *Microsolena*, а с ними были связаны сверлильщики - двустворки *Lithodomus* и цементировавшиеся устричные, а на периферии коралловых поселений жили гастроподы **Nerinea**, мшанки *Petalopora*, реже губки (*Barroisia*, *Peronidella*), **остракоды**, фораминиферы, серпулиды, морские ежи *Heteraster* (Masse, Walter, 1974; Masse, 1977; **Garcia-Hernander**, 1981; Masse, Philip, 1981; **Pleničar**, 1983; **Sartorio**, 1986; Cugny, 1986; Arias et al., 1987; **Fernandez-Mendiola**, 1988; **Fernandes-Memdiola**, **Garcia-Mondejar**, 1989; **Crnjaković**, 1989; **Schlagintweit**, 1990; Loga, 1990).

Особыми сообществами, как и в других морях, были сообщества **хардграунда** (твердого дна), возникшего при перерывах в осадконакоплении на мелководном шельфе. В эти сообщества входят цементировавшиеся устричные (*Ostrea*, *Exogyra*), серпулиды (**Proliserpula**, **Spiroserpula**), реже мшанки, мелкие кораллы из **Coryophylidae**, брахиоподы **тецидеиды**, сверлильщики - **литофагиды** (?*Botula*) и жившие в полостях сверлений двустворки (?**Barbatia**), серпулиды, мшанки; иногда встречались

прикрепляющиеся **биссусом двустворки** (*Gervillella* и др.) (Kennedy, Klinger, 1972; Revert, Pajaud, 1975).

На карбонатных с примесью глинистого материала илах средней сублиторали при умеренной гидродинамике сообщества состояли из двустворчатых моллюсков (устричные, **Pholadomya**, *Panorea* и др.), брахиопод (**теребратулиды**), серпулид, известковых губок, **фораминифер** (*Lenticulina*, *Dorothia* и др.), мшанок (*Heteropora*, **Melicerites**, *Mesenteripora*, *Stomatopora* и др.); встречались морские ежи *Toxaster*. Еще глубже на **терригенных** илах жили двустворчатые моллюски, **брахиоподы**, мшанки (*Mesenteripora*, *Stomatopora*, *Heteropora*, *Petalopora* и др.), редкие криноидеи, морские ежи *Toxaster*, **серпулиды**, **фораминиферы** (Masse, Walter, 1974; Arnaud-Vanneau, Darsak, 1984).

В поздне меловое время в краевых бассейнах средиземноморской части Тетиса органогенные постройки в верхней сублиторали были также широко развиты и слагались главным образом рудистами, которые, по-видимому, образовывали симбиоз с зооксантеллами, что способствовало их быстрому росту.

В прибрежной зарифовой зоне на **песчано-галечных** грунтах селились многочисленные, но мало разнообразные **фораминиферы** (*Cuneolina*, *Spiroloculina*, *Quinqueloculina*, *Ammodiscus*, **Nodosariaceae**), а представители остальных групп были более редкими: **рудисты** и другие **эпифаунные двустворки**, **гастроподы**, **остракоды** (*Paracypris*, *Neocythere*, *Pterigocythere* и др.). Местами развивались заросли зеленых водорослей.

В спокойной обстановке, при небольшом приносе глинистого материала обычно возникали **рудистовые** банки, в которых доминировали **гиппуритиды** (*Hippurites*, *Hippuritella*, *Vaccinites*) и **радиолитиды** (*Praeradiolites*, **Radiolites**, *Bournonia*, *Biradiolites*); меньшее значение имели *Plagiptychus* и *Sauvagesia*. Кроме **рудистов**, в формировании банок принимали участие кораллы, строматопоориидеи, **хететиды** и **кораллиновые** водоросли *Solenoporaceae*. Селились здесь также устричные и другие двустворки, гастроподы, **офиуриды**, правильные морские ежи - **цидариды**, фораминиферы, остракоды (*Limburgina*, *Kalipovalva*, *Mauritsina* и др.). Эпибионтами рудистов были инкрустирующие фораминиферы, цианобактерии и красные водоросли; многочисленными были сверлильщики - **клионидные** губки, черви, водоросли.

В зарифовой зоне на глинисто-известковых грунтах при слабой гидродинамике жили одиночные кораллы, эпифаунные (устричные, редкие рудисты) и **инфаунные** двустворки, гастроподы (особенно **неринеиды**), остракоды, редкие брахиоподы, мшанки, серпулиды, инфаунные морские ежи — **голектипоиды** и **кассидулоиды** и эпифаунные морские ежи *Heterodiadema*, мобильные фораминиферы, разнообразные, сверлящие губки.

Рифовая зона, характеризующаяся развитием построек из рудистов, отвечала карбонатной платформе, отделенной от открытого моря перегибом. Во внутренней части платформы, где ощущался принос терригенного материала, жили многочисленные крупные фораминиферы и гастроподы; одиночные и колониальные кораллы, хететиды, эпифаунные (в том числе рудисты и устричные) и инфаунные двустворки, брахиоподы, мшанки, губки (в том числе сверлящие), морские ежи, остракоды и др. ракообразные имели меньшее распространение; местами были развиты заросли зеленых водорослей. Местами небольшие биогермы образовывали массивные и ветвистые кораллы - *Actinastraea*, *Columnastraea*, *Elasmophyllia*, *Thamnosseris* и другие. Эпибионтами кораллов были мшанки, гидроидные и кораллиновые водоросли; к биогермам были приурочены гастроподы - неринеиды и немногочисленные рудисты.

Поселения же рудистов наиболее распространены были в средней части платформы, в условиях средней гидродинамики. Обычно рудисты заселяли несколько изолированные участки, ограничивавшиеся подводными валами.

Сначала - это одиночные формы (**Sphaerulites**, **Praeradiolites**), раковины которых служили субстратом для последующих колониальных и одиночных форм радиолитид (**Sphaerulites**, **Radiolites**) и капринид (**Caprina**, **Neocaprina**, **Mitrocaprina**, **Ichthyosarcolithes** и др.) в сеномане, а позже (с сантона) - крупных гиппуритид, формировавших барьерные и **останцовые** рифы. Эти **рудисты** были прямостоящими, росли группами, поддерживая друг друга и частично погружаясь в известковый ил. Вместе с рудистами селились кораллы, **хететиды**, кальциспонгии, редкие **строматопороидеи**; здесь же росли известковые водоросли и жили многие эпифаунные **двустворки**, **гастроподы** (*Nerinea*, *Acteonella* и др.), фораминиферы (**Orbitolina** и др.), **остракоды** и другие ракообразные, брахиоподы, морские ежи, **нектобентосные** аммоноидеи, характерны были заросли водорослей зеленых и красных (Philip, 1972, 1978; Freydet, 1973; **Platel**, 1974; **Tumšek**, **Polšak**, 1978; Masse, Philip, 1981; Camoin et al., 1983; **Pleničar**, 1983, 1985; Honing, 1985; **Obradović et al.**, 1985-1986; Mercadier, 1986; Negra, 1987; Breyer, 1989; Troumps, 1989; Grosheny, Philip, 1989; Neraudeau, 1991; Caffau et al., 1992; **Pleničar**, **Šribar**, 1992; **Gili**, 1992).

Некоторые **рудистово-коралловые** биогермы и **биостромы** развивались на мелководье вблизи кратеров подводных вулканов. Такие постройки формировались в позднемеловое время в море района Сицилии (Camoin et al., 1988). На лавовом слое, образовавшемся после ее излияния, в условиях активной гидродинамики селились первыми рудисты (*Sabinia*, *Mitrocaprina*), а затем массивные кораллы (*Faviidae*, *Astrocoenidae*) и рудисты *Neoradiolites*, *Vaccinites*, *Durania*, *Hippurites* и другие. И кораллы и рудисты обрастали красными **кораллиновыми** водорослями и фораминиферами типа *Vacinella*. Встречались здесь **строматопороидеи**, крупные **гастроподы** (***Actaeonella***), другие, кроме рудистов, **двустворчатые моллюски**, морские ежи. В более спокойной обстановке, при в целом неблагоприятных условиях (ослабленное освещение, турбидитность и/или недостаток пищи) на вулканических породах с узловатыми образованиями из инкрустирующих водорослей и фораминифер селились **гиппуритиды**, затем формировавшие банки, к флангам которых были приурочены фораминиферы ***Orbitolites***, ***Siderolites***, ***Omphalocyclus***, ***Lepidorbitolites*** и другие, в том числе и инкрустирующие (***Acer vulidae***, ***Solenomeris***) и красные водоросли ***Pseudolithothamnium***. Местами возникали поселения рудистов *Hippurites* и кораллов *Actinacis*, с теми же сопровождающими формами, что и в **гиппуритовых** банках. **Рудистовые** и **кораллово-рудистовые** постройки не имели волноустойчивого каркаса, хотя и возвышались над дном. Возможно, они укреплялись путем ранней литификации или с примесью детрита.

Во **внешней** части рифовой зоны в условиях высокой или умеренной гидродинамики отмечались коралловые биогермы, к которым были приурочены водоросли, **мшанки**, криноидеи, брахиоподы, фораминиферы, морские ежи, сверлящие губки; меньшее значение имели рудисты и другие **эпифаунные** двустворки (*Exogyra*, *Chondrodonta* и др.), хететиды, **гастроподы**, **остракоды** и другие ракообразные, **нектобентосные** аммоноидеи.

Мористее рифовой зоны, на ббльших глубинах, в условиях низкой гидродинамики были довольно многочисленны губки и фораминиферы, а остальные группы (двустворки, в том числе рудисты, **гастроподы**, кораллы, мшанки, криноидеи, **остракоды**, морские ежи) имели подчиненное значение.

На глинисто-известковых илах открытого шельфа, при низкой гидродинамике донные сообщества состояли из **эпифаунных** (*Inoceramus*, *Exogyra*, *Pycnodonte*, *Neithea*, редкие рудисты), реже **инфаунных** двустворчатых моллюсков, **гастропод** (*Tylostoma*), неправильных морских ежей (*Hemiaster*, *Archiaciidae* и др.), ракообразных, в том числе **остракод** (*Oertliella*, *Horrificiella*, *Dolocytheridea*, *Limburgina* и др.); довольно многочисленными были губки, в том числе и сверлящие, и фораминиферы, а кораллы, **брахиоподы**, серпулиды играли незначительную роль

(Philip, 1972, 1978; Platel, 1974; Pleničar, 1983; Höfling, 1985; Becker, 1988; Grosheny, Philip, 1989; Grosheny, Babinot, 1989; Zaghbib-Turki, 1989).

На жидких илах сублиторали в сеномане было широко распространено (от Иберийского п-ова далеко на восток) сообщество **эпифаунных** свободно лежавших ("плававших" в илу) устричных Ruscnodonte **biauriculatum**, обычно живших скоплениями (банки). Позже этот вид исчез и был замещен на таких же грунтах видом **Rhynchostreon suborbiculatum**, также формировавшим банки (Dhondt, 1984).

Позднемеловые сообщества твердого дна (район Марокко) состояли из цементирувавшихся **двустворок** (устричные) и брахиопод, прикреплявшихся биссусом двустворок *Inoceramus* и **Mytiloides**, сверлильщиков, а также мобильных морских ежей (Parsons, 1989).

В море в районе Израиля (Vein, 1976) **рудистовые** рифы окаймляли внешние края шельфовой платформы. Устойчивость построек достигалась одновременным ростом сближенных взаимно цементирувавшихся особей и в меньшей степени - прикреплением к плотному субстрату.

Альб-сеноманские Eoradiolites и **туронские Ichtyosarcolithes** образовывали основные рифовые пояса, **оконтуривая** мелководную зону платформы, имевшую повышенную соленость, а **альб-сеноманские Carina** и **Carpinula** и туронские *Radiolites* и *Vaccinites* - мелкие **останцовые** рифы в более глубоководных участках с нормальной соленостью. Вместе с **рудистами** жили прикреплявшиеся биссусом *Chondrodonta*, немногочисленные кораллы, **гастроподы Nerineidae**, **фораминиферы - орбитолиниды**, морские ежи.

Карпатское море

Карпатское море было одним из северных окраинных морей океана Тетис, т.е. относилось к Тропической биогеографической области. Соленость моря была близка к нормальной, температуры вод, судя по развитию **рудистов, орбитолин, рифостроящих** кораллов и данным физических методов (Тейс, **Найдин**, 1973), были высокими (около 20°C).

На открытом мелководном шельфе в раннемеловое время (поздний баррем - альб) на ракушечных грунтах были распространены колониальные кораллы (**склерактинии** *Eugyra*, *Felixigra*, *Fungiastrea*, *Microsolena*, **восьмилучевые** *Pseudopolytremacis*), имевшие цилиндрическую, **полусферическую, желваковидную, реже корковидную** форму колоний, **цементирувавшиеся** мшанки, многочисленные якорные **брахиоподы** (*Cylothyris*, *Tamarella*, *Cretirhynchia*, *Burrirhynchia*, *Otibirhynchia*, *Monticlarrella*, **Sellithyris**), часто образовывавшие банки, **цементноприкрепленные двустворки**, среди которых особенно многочисленными были **рудисты** (*Requienia*, *Matheronia*, *Monopleura*, *Radiolites*, *Toucasia* и др.), также образовывавшие банки, обычно из представителей одного **рода**, реже - устрицы *Arctostrea*, *Lopha*, *Ceratostreon* и биссусно прикреплявшиеся **Neitheca**, **Chlamys**, *Lima*, мобильные гастроподы (растительноядные *Phaneroptyxis*, *Campichia*, *Plesioptyxis*, **Nerinea**, *Nododelphinula*, детритофаги *Zittelia*, хищники *Sulcoacteon*), слабо подвижные многочисленные фораминиферы - крупные *Orbitolina*, мелкие *Melathrokerion*, *Gavelinella*, **Textularia**, *Quinqueloculina*, *Gaudryina*, **Epistomina**, *Frondicularia* и др., правильные морские ежи. Водоросли и гидроидные были распространены локально. В верхней сублиторали, на глубинах первых десятков метров формировались кораллово-водорослевые постройки. Среди рифостроящих кораллов наиболее развиты были массивные, кустистые **желваковидные** склерактинии *Felixigra*, *Polytrematis*, *Myriophyllia*, **Actinastraea**, *Actinacis* и др.; вместе с ними биогермы строили **склероспонгии-хететиды, строматопороидеи Actinostromaria** и водоросли (*Salpingoporella*, *Pianella*, *Carpathoporella*, *Solenoporella*). К рифовым постройкам были приурочены **двустворки-каменоточцы** *Lithophaga*.

В других участках кораллово-водорослевые рифы были сформированы кораллами **Cyathophora**, *Eugyra*, **Stylina**, **Latusastraea** и другими, водорослями *Solenopora*, а

также гидроидными *Dehomella*, *Milleporidium* и хететидами *Chaetopsis*. К рифам были приурочены **гастроподы** - **неринеиды**, **рудисты** *Requienia* и *Praescaprina*, **фораминиферы** (*Orbitolina*, *Cuneolina*, *Choffatella* и др.), поселения зеленых водорослей.

На **алевритово-песчаных** грунтах жили многочисленные **эпифаунные** двустворчатые (**биссусные**, способные плавать *Lima*, *Limaria*, *Acesta*, *Neithea*, *Chlamys*, *Entolium*, *Camptonectes*, *Propeamussium*, цементноприкреплявшиеся *Plicatula*, *Arctostrea*, биссусно прикреплявшиеся *Mytilus*), редкие **инфаунные** *Ptychomya* и *Nucula*; много было **гастропод** (растительнойядные *Metacerithium*, хищные *Avellana*) и фораминифер (крупные *Orbitolina*, мелкие *Gaudryina*, *Nodosaria*, *Frondicularia*, *Lenticularia*, *Gyroidinoides* и др.); встречались морские ежи; местами на уплотненных грунтах формировались небольшие коралловые банки из *Cyathophora*, *Helioscoenia*, *Clausastraea*, *Latusastraea*, *Microphyllia*, *Eugyra*, *Felixigyra* и др. Из **нектобентоса** здесь существовали **аммоноидеи** (*Colombiceras*, *Tetragonites*, *Barremites* и др.) и белемнойдеи (*Neohibolites*) (Benko, Czabaly, 1970; Turnšek, Buser, 1974; Чернов, Янин, 1974; Кузмичева, 1975; Чернов и др., 1980; Michalik, Soták, 1990).

В поздне меловое время в строительстве биогермов основную роль играли рудисты. Так, на территории Болгарии в Маастрихте на мелководье, где был значительный принос терригенного материала, основными строителями органогенных построек были рудисты *Hippurites*, *Vaccinites*, *Pseudovaccinites*, *Radiolites*, *Biradiolites*, *Eoradiolites*, *Plagioptychus*, вместе с которыми жили и **герматипные** кораллы: колониальные *Actinastraea*, *Polyastropsis*, *Synastraea*, одиночные *Carantoseris*, а также одиночные агерматипные *Parasmilia* и другие; меньшую роль играли строматопоридеи, **хететиды**, **октокораллы** *Polytrematis*; встречались гастроподы *Trochactaeon*, двустворки *Ostrea*, мшанки, морские ежи, **аннелиды**. Местами на **известково-глинистых** и карбонатных грунтах мелководных участков возникали коралловые банки из *Rennensismilia*, *Cunolites*, *Paracunolites* и других, рядом с которыми селились эпифаунные двустворки - рудисты, *Ostrea*, *Spondylus*, *Pecten*, *Inoceramus*, реже инфаунные *Trigonia*, фораминиферы *Orbitoides*, гастроподы *Nerita*, *Solarium*, *Trochactaeon*, реже мшанки, криноидеи, правильные морские ежи *Phymosoma* (Tschchedjeva, 1986).

В других районах Карпатского моря **рудистовые** постройки состояли из *Hippurites* и *Radiolites*, к которым присоединялись *Praeradiolites* и гастроподы *Vermetus* (Benkó, Czabaly, 1970).

Крымское море

В берриасе на известковых илах местами формировались **губково-коралловые** биогермы; преобладали губки, а кораллы были представлены **лепешковидными** и цилиндрическими колониями *Baksanophyllia* и *Dimorpharaea* (Кузмичева, 1972).

В валанжинское время на мелководье, удаленном от берега, на песчаных **органогенно-обломочных** грунтах донные сообщества состояли из устриц, местами строивших банки, брахиопод, гастропод, мшанок, известковых губок, кораллов, представленных массивными *Stylina*, *Comoseris*, *Amphistraea*, *Actinastraea*, *Tamnosseris*, *Microsolena*, *Dimorphocoenia* и одиночными *Montlivaltia*, *Peplosmillia*, *Axosmillia* и др., а также **нектобентосных** аммоноидеи *Euthymiceras*, *Dalmasiceras*, *Subthurmannia*. Несколько глубже на известковых илах жили двустворчатые моллюски, **брахиоподы** *Monticlarella*, *Belbekella*, редкие одиночные кораллы *Aplocyathus*, **нектобентосные** аммоноидеи *Kilianella*, *Thurmanniceras*. Местами на песчаных **органогенно-обломочных** грунтах формировались органогенные постройки кораллово-водорослевые и **водорослево-гидроидные**". Первые были характерны для **обстановок** с незначительным приносом глинистого и другого терригенного материала. Местами преобладали кустистые *Stylina*, *Calamophyllia* и массивные *Diplocoenia*, *Actinastraea*, *Microsolena*, *Stylina*, *Cyathopora* и др., рядом с которыми

селились одиночные **Montlivaltia** и др., **хететиды**, известковые губки, нараставшие на скелеты кораллов и хететид, **брахиоподы** *Platythyris*, прикреплявшиеся к кустистым кораллам; встречались желваки цианобактерий; на постройках и рядом жили двустворчатые моллюски и **гастроподы** (*Pugmatis*, *Nerinea*, *Discortyxis*), криноидеи, морские ежи, мшанки, **фораминиферы**, росли багряные и зеленые водоросли. В некоторых участках постройки создавали трубчатые **Tamnosseris**, в промежутках между которыми селились грибовидные и **лепешковидные** *Thamnasteria* и **Microsolena**, одиночные *Sclerosmilia*, хететиды, брахиоподы; цианобактерий образовывали желвачки. **Водорослево-"гидроидные"** биогермы были приурочены к участкам глинисто-карбонатных илов, в этих биогермах основную роль играли известковые водоросли и "гидроидные полипы" (**?хететиды**), а кораллы имели подчиненное положение (кустистые *Stylina*, массивные **Clausastraea**).

В готериве сохранились те же условия. На песчаных грунтах верхней сублиторали господствовали устрицы, местами строившие банки, и **инфаунные** **двустворки**, на **песчано-глинистых** грунтах - **двустворки** (в том числе устрицы), **гастроподы**, брахиоподы, морские ежи, редкие одиночные кораллы (*Montlivaltia*, *Aplosyathus*) и **нектобентосные** аммоноидеи и белемноидеи, на известковых песках - двустворчатые и брюхоногие моллюски и поселения одиночных кораллов **Cyclolites**.

На песчаных **органогенно-обломочных** фунтах верхов сублиторали обычными были кораллово-водорослевые банки и биогермы. Банки строились на твердом субстрате и в зоне сильных течений, их формировали массивные *Stylina*, *Eugyra*, *Agathelia*, **Dimorphocoenia**, *Ellipsocoenia*, **Actinastraea**, реже - кустистые *Schizosmilia*, одиночные *Montlivaltia*, *Cunolites* и др. Вместе с кораллами жили известковые губки, мшанки, **серпулиды**, **?гидроидные**, фораминиферы, двустворчатые **моллюски**, **брахиоподы**, **гастроподы**, морские ежи, редко нектобентосные головоногие; распространены были корки и желваки цианобактерий; встречались сверлильщики *Lithodomus* и **усоногие** рачки.

Биогермы формировались также в условиях активной гидродинамики, в основном водорослями и кустистыми кораллами *Stylina*, *Thecosmilia*, *Donacosmilia*, *Schizosmilia*; меньшую роль играли массивные *Stylina*, *Dimorphocoenia*, одиночные кораллы; здесь селились известковые губки, **?гидроидные**, двустворчатые (устрицы), брахиоподы, мшанки, черви трубочки, морские ежи.

Органогенные постройки раннемелового Крымского моря были небольшими типа **останцовых** рифов, располагавшихся вдоль береговой линии, но в удалении от нее (**Кузьмичева**, Шаля, 1962; **Кузьмичева**, 1964, 1965, 1966, 1970, 1972).

Местами, по-видимому, к зарослям водной растительности были приурочены поселения растительных **гастропод-неринеид**, которые жили на твердых карбонатных или песчаных с детритом грунтах мелководья (**0-50 м**) в условиях активной гидродинамики (Лысенко, 1982 б; Лысенко, Алиев, 1988).

В некоторых участках развивались сообщества твердого дна: **абрадируемые альбским** морем верхнеюрские известняки заселялись камнеточками-двустворками *Lithophaga* и **цементированными** устрицами; местами отмечались сверления червей *Polydora* (**Цейслер**, 1958; **Геккер**, Успенская, 1966).

Кавказское море

В барремское время в мелководной зоне, располагавшейся на территории Грузии, формировались **рудистовые** и **рудисто-коралловые** банки. **Рудисты** были представлены реквизиенидами и дицератидами, а кораллы - массивными *Actinastraea*, *Eugyra*, *Stylina*, *Myriophyllia*, *Microsolena*, *Clausastraea*, *Thamnasteria* и др., к которым присоединялись **строматопороидеи**, хететиды, одиночные кораллы. В качестве **рифолобов** выступали двустворчатые моллюски, **гастроподы**, **брахиоподы**, морские ежи, фораминиферы. В апт-альбское время на этом же участке

моря возникали мелкие биогермы из массивных и ветвистых кораллов *Actinastraea*, *Stylina*, *Myriophyllia*, *Thecosmilia*, *Amphistraea*, *Thamnasteria* и др. и хететид; рифолюбями были **гастроподы** и морские ежи (Сихарулидзе, 1970).

В мелководной зоне моря Юго-Восточного Кавказа в начале мелового периода (берриас - валанжин) на **карбонатно-терригенных** илах жили малочисленные **двустворки** (цементировавшиеся *Spondylus*, *Ceratostreon*, биссусно прикреплявшиеся *Arcomytilus*, сверлильщики *Lithophaga*), **гастроподы** (*Archimedeia*, *Etalonia*, *Umbonia*, *Triptyxis*, *Trochoptygmatis*, *Salinea* и др.), редкие **брахиоподы** (*Belbekella*, *Peregrinella*), морские ежи (*Cidaris*), **нектобентосные** аммоноидеи (*Berriassella*, *Holcophylloceras*, *Ptychophylloceras* и др.) и белемноидеи (*Divalia*, *Conobelus* и др.) (Алиев, 1978). Местами возникали биогермы, строителями которых были кораллы — массивные и кустистые *Felixigya*, *Actinastraea*, *Myriophyllia*, *Adelocoenia*, *Thamnasteria*, *Eugya*, *Microsolena* и др., а также **строматопороидеи**, **хететиды** и известковые водоросли. С биогермами были связаны **фораминиферы**, **двустворки** - цементировавшиеся **устричные** и сверлильщики *Lithophaga*, черви-трубкожилы, мшанки, мелкие **ринхонеллиды** и **тецииды**, морские ежи, криноидеи, сверлильщики, **усоногие** рачки. Цианобактерии обволакивали участки колоний кораллов, образуя желвачки *Orthonella* (Кузьмичева, 1970, 1972, 1975).

В готериве и барреме на **терригенных** осадках бентос был богат и разнообразен. Двустворчатые моллюски были представлены в основном сестонофагами - **эпифаунными** *Neithea*, *Arcomytilus*, *Oxytoma*, *Chlamys*, *Syncyclonema*, *Prohinites*, *Lima*, *Lopha*, *Amphidonte*, *Ceratostreon*, *Exogyra*, *Spondylus*, *Inoceramus*, *Requienia*, *Monopleura*, **семиинфаунными** или эпифаунными *Arca*, *Grammatodon*, *Cucullaea*, **инфаунными** *Astarte*, *Corbis*, *Protocardia*, *Panopea*, *Iotrigonia*, *Litschkovitrigonia*, реже встречались **инфаунные** детритофаги (*Nuculana*, *Nucula*). Среди **гастропод** преобладали растительоядные (*Nerinea*, *Trochus*, *Pleurotomaria*, *Turbo* и др.). Много было **брахиопод** (*Sellithyris*, *Terebratulina*, *Belbekella*, *Psilothyris* и др.), **кораллов** (*Stylina*, *Eugya*, *Favia*, *Syathopora*, ***Dimorphocaenia*** и др.), морских ежей (*Toxaster*, *Pyrina*, *Discoidea*, *Cidaris* и др.), губок (*Cupulochonia*, *Discocoelia*, *Siphonocoelia* и др.). Встречались криноидеи (*Pentacrinus*, ***Phyllocrinus***), мшанки (***Heteropora***, *Entalophora* и др.); много было **нектобентосных** аммоноидеи (*Phyllopachyceras*, ***Hamulina***, *Lytoceras*, *Spectoniceras*) и белемноидеи (*Duvalina*, *Conobelus*, *Hibolites*, *Mesohibolites* и др.).

В районе юго-восточного Кавказа в барремское время, по-видимому, имело место сероводородное заражение, и **бентосные** формы могли существовать только на небольших участках, но и здесь условия для них были неблагоприятны, так что бентос не мог развиваться нормально, и здесь господствовали мелкорослые **брахиоподы**, **бентосные фораминиферы**, **нектобентосные аммоноидеи** (Халилов, 1964).

В апт-альбское время бентос на **песчано-глинисто-известковых** грунтах мелководья был обеднен: из **двустворок** здесь жили **эпифаунные** (*Lima*, *Lopha*, *Amphidonte*, *Aucellina*), **семиинфаунные** (*Cucullaea*) и **инфаунные** (*Astarte*, *Panopea*) сестонофаги и **инфаунные детритофаги** (*Nuculana*, *Nucula*), редко встречались **брахиоподы** (*Psilothyris*, *Belbekella*, ***Lacunosella***). **Нектобентос** был представлен белемноидеями (*Mesohibolites*, *Neohibolites*, *Parahibolites*) и более редкими аммоноидеями.

В поздне меловое время на значительных глубинах, господствовавших здесь в сеноман-кампанское время, на илистых грунтах жили только **двустворчатые моллюски** *Inoceramus* и *Variamussium*.

В Маастрихте в глубоководной части моря характер бентоса, вероятно, не менялся, а на **грубообломочных** и карбонатно-терригенных грунтах мелководья жили **эпифаунные** **двустворки** *Inoceramus* и **устричные**, **брахиоподы** *Cyclothyris*, *Carneithyris*, *Magas*, *Terebratula*, **гастроподы**, морские ежи *Echinocorys*, *Conulus*, *Cyclaster*, *Homoeaster*, *Stegaster* и др., а также **аглоutinированные фораминиферы**

(*Ammodiscus*, *Gaudryina*, *Spiroplectammina*, **Нарлофрагмоидес**, *Ataxophragmium*, *Eggerella*), тогда как **секреционные** (*Nodosaria*, *Gyroidina*, *Cibicides*, *Bolivina*, *Stensioina* и др.) имели меньшее значение. К нектобентосу относились аммоноидеи *Hauericeras*, **Pachydiscus** и др. и белемноидеи *Belemnella* (Алиулла, Азизбекова, 1973; Алиев, 1978).

На территории северо-восточного Кавказа в раннемеловое время на мелководье на алевритовых и алевритово-глинистых грунтах жили двустворчатые моллюски (устрицы и др.), **гастроподы**, морские ежи и очень разнообразные **фораминиферы**, среди которых преобладали известковые *Lenticulina*, *Trocholina*, **Sagacenaria**, *Discorbis*, *Hoeglundina*, *Miliolina* и другие, а также агглютинированные **Ammobaculites**, **Tritaxia**, *Нарлофрагмоидес* и др. На относительно больших глубинах, существовавших здесь в апт-альбское время, преобладали агглютинированные фораминиферы *Reorpha*, *Ammodiscus*, *Нарлофрагмоидес*, *Gaudryina* и другие, а из известковых наиболее многочисленными были *Gavelinella*, *Gyroidina*, *Lenticulina*, *Hoeglundina* и некоторые другие (Варламова, 1975).

В течение большей части поздне мелового времени в этом районе господствовали глубоководные условия, при которых могли существовать лишь немногие **бентосные** формы. Так, на территории Дагестана на глубинах 200 м и больше на карбонатных илах с некоторой примесью глинистого материала донные сообщества состояли из двустворчатых моллюсков, брахиопод, морских ежей, фораминифер (тонкостенных агглютинированных атаксофрагмид и известковых аномалинид) и **нектобентосных** аммоноидеи. На глубинах около 200 м преобладали **пектиниды** — свободно жившие *Propeamussium* (**Parvamussium**) и *Entolium*, свободно лежавшие *Inoceramus*, свободно лежавшие и цементировавшиеся *Amphidonte*, *Acutostrea*, *Rusnodonte*, цементировавшиеся *Plicatula*, биссусно прикрепленные *Aucellina* (сеноман - ранний турон). При углублении бассейна и увеличении примеси глинистого материала бентос был представлен почти исключительно представителями тонкостенных *Inoceramus* - свободно лежавшими и способными немного передвигаться; в виде эпибионтов на раковинах иноцерамов селились мелкие устричные (поздний турон - коньяк). Свободно лежавшие макушкой вниз, **семиинфаунные** и активно плававшие *Inoceramus* господствовали на карбонатных илах в позднем сантоне - раннем кампане, а в позднем кампане при уменьшении глубин, кроме *Inoceramus*, на илах жили *Propeamussium* и **биссусные Meleagrina**. На известковых илах с примесью песчаного материала, на глубинах около 200 м господствовали свободно лежавшие, биссусно прикрепленные и цементировавшиеся **иноцерамы**, рядом с которыми жили устричные (*Liostrea*, *Acutostrea*, *Margostrea*), биссусные *Neithea* и *Lima*, цементировавшиеся **Dianchora** (ранний Маастрихт), а на глинистых илах и **песчано-карбонатных** грунтах при дальнейшем обмелении в позднем Маастрихте селились главным образом пектиниды - свободно лежавшие или биссусно прикрепленные и способные плавать *Entolium*, *Syncyclonema*, *Neithea*. Из **бентосных** фораминифер на глубинах 70–90 м на известковых илах, в условиях хорошей аэрации жили разнообразные агглютинированные (*Spiroplectammina*, **Arenobulimina**, *Eggerellina* и др.) и секреционные (*Stensioina*, *Eponides*, *Cibicoides* и др.) формы, а на мелководье — агглютинированные и другие и известковые - крупные толстостенные **аномалиниды** и **дискорбиды** (Ботвинник, 1975; Алиев, Харитонов, 1986).

На Малокавказском участке моря в поздне меловое время на карбонатных илах с примесью песчаного материала в условиях активной гидродинамики существовали донные сообщества, в которые входили двустворчатые моллюски - сестонофаги (**Trigonarca**, *Glycymeris*, *Pecten*, *Protocardia*, *Exogyra*, *Pholadomya*) и гастроподы (*Irajanella*, *Haustator*, *Actaeonella* и др.), **брахиоподы** (**Cyrclothyris**, *Orbirhynchia*, **Concinnithyris**), морские ежи, **нектобентосные** головоногие моллюски. Местами развивались поселения рудистов (*Sauvagesia*, *Plagioptychus*), рядом с кото-

рыми жили **кардииды** и **пектиниды** с толстенной раковинной и кораллы. На участках дна, где чувствовалось влияние подводных извержений (**повышенная** температура, эманация газов, изменение солености) бентос был обеднен и состоял из немногих двустворчатых моллюсков (*Inoceramus*, *Exogyra* и некоторые другие) (*Mamedzade*, 1987; *Гамзаев*, *Бирюкова*, 1987).

Для всех мелководных (10–20 м) районов Кавказского моря в теплые периоды были характерны поселения рудистов, к которым тяготели **гастроподы**, другие двустворки (устрицы, **арциды**, **кардииды**, **пектиниды**), **брахиоподы**, крупные **фораминиферы** (*Orbitolina*, *Orbitella*, *Orbitoides*), а местами - кораллы и мшанки (*Ренгартен*, 1950).

Западнотуркменское море

Это море было непосредственным продолжением Кавказского моря на востоке. В раннемеловое время (берриас - баррем) на мелководьях этого моря были широко распространены рифовые и **биогермные** постройки, образовавшие гряды, за которыми в спокойных условиях на глинисто-известковых илах жили двустворчатые моллюски, брахиоподы и неправильные морские ежи. На мелководье возникали устричные банки и небольшие кораллово-водорослевые постройки.

В берриасе - валанжине в районе Б. Балхана основанием для рифового массива послужила коралловая постройка из корковидных и **пластинообразных** колоний склерактиний, рядом с которыми росли мелкие сферические гидроидные. **Сам** риф был сложен массивными полусферическими и **желваковидными** колониями *Actinastraea*, *Fungiastraea*, *Thamnoseris*, *Meandrophyllia*, *Microsolena* и одиночными *Montlivaltia*. В верхней части склона рифа формировались холмообразные **строматолитовые** постройки. К рифовым структурам были приурочены **хететиды**, двустворчатые моллюски (**рудисты**, устрицы), брахиоподы (*Zeillerina*, *Terebratulioopsis*, *Psilothyris*), мшанки, гастроподы, правильные морские ежи, фораминиферы (*Бугрова* и др., 1985, 1987; *Бугрова*, 1987).

В раннеготеривское время в этом же районе также формировались кораллово-водорослевые и коралловые постройки. Первые из них строились водорослями и массивными **караваеобразными** *Microsolena*, *Microphyllia*, *Fungiastraea*, *Thamnoseris*, *Montlivaltia*, вместе с которыми селились брахиоподы (*Cyclothyris*, *Loriolithyris*), гастроподы, двустворки (*Exogyra*, **Агса**), **серпулиды**, губки, правильные морские ежи (*Goniopurgus*, *Hyposalenia*, *Codiopsis*), фораминиферы. На мягком грунте между колониями **каркасостроителей** жили **инфаунные** двустворки *Pterotrigonia*, *Panorea*, *Plectomya*. Коралловые биогермы строились представителями различных родов склерактиний, колонии которых имели разную форму - *Microphyllia*, *Microsolena*, *Thamnoseris*, *Fungiastraea*, **Stylina**, *Stylosmilia*, **Dermosmilia** и другими. **Рифолюбам** были те же формы, что и в кораллово-водорослевых постройках. В прибрежных **зарифовых обстановках** формировались банки рудистов (*Бугрова*, 1990).

В барремское время на мелководье соседнего района моря (Малый **Балхан**) в спокойных условиях на тонкопесчаных и илесто-известковых грунтах формировались **строматопоридно-водорослево-коралловые** биогермы и коралловые **биостромы**. Каркасостроителями биогермов были кустистые, субсферические и сферические **строматопоридеи**, **желваковидные** скопления водорослей и немногочисленные кораллы - массивные корковидные, желваковидные и **дендровидные** *Eugyra*, *Clausastraea*, *Myriophyllia*, *Microsolena*, **Thamnasteria** и др. Биостромы (банки) были построены корковидными и **лелешковидными** кораллами *Actinastraea*, *Polytrematis*, *Eugyra*, *Microsolena* и др. Эпибионтами этих построек были известковые водоросли, фораминиферы, серпулиды, строматопоридеи, мшанки, устричные и **брахиоподы-тециды**, встречались **сверлильщики-двустворки** *Lithodomus* и усоногие рачки (*Brachyzapfes*), а также морские ежи, гастроподы, подвижно прикрепляв-

шлись **брахиоподы, рудисты**. Вне органогенных построек на карбонатных илах сублиторали кораллы встречались в виде отдельных колоний (*Actinastraea*, *Microsolena*, *Axosmia* и др.), на которых селились инкрустирующие фораминиферы, серпулиды, устрицы, мшанки, **тециды**, сверлящие *Lithodomus* и усонogie *Brachyzapfes*, а рядом с кораллами жили разнообразные двустворчатые моллюски, **гастроподы, брахиоподы, морские ежи**.

Ближе к берегу или в зоне влияния холодного течения на известковых илах развивались мелкие биогермы из кустистых кораллов *Astrangia*, отдельные колонии *Astrangia*, массивных *Actinastraea*, *Syathopora*, *Metastraea* и одиночные *Perlosmia*, прикреплявшиеся на ранних стадиях, а затем свободно лежавшие на широком уплощенном основании. На кораллах - много эпибионтов - гидроидных (?), серпулид, устриц, мшанок, **тециидных брахиопод** и сверлильщиков - двустворок и усоногих рачков. В прибрежной зоне формировались **рудистовые** и устричные банки (Кузьмичева, Прозоровский, 1968; Кузьмичева, 1970, 1972, 1975; Прозоровский, Ильин, 1972; Прозоровский, 1989; Бугрова и др., 1991).

Таджикское море

Таджикское море было открыто на юге, будучи одним из краевых морей Тетиса.

В раннемеловое время (баррем - апт) для него были характерны условия открытого мелководного шельфа, на котором формировались рифовые структуры, максимум развития которых приходился на регрессивную среднебарремскую фазу. Рифы были сложены кораллами и водорослями, меньшую роль играли гидроидные полипы. **Рифолюбами** были двустворки (в том числе и **рудисты**), **гастроподы - неринеиды**, брахиоподы, морские ежи (*Heteraster*, *Toxaster*, *Pugurus*) и крупные **фораминиферы** - *Orbitolina* и *Dictyoconus*. В зарифовой зоне, в лагунах возникали **останцовые патч-рифы**, строителями которых были кораллы и водоросли, вместе с которыми селились рудисты. Здесь же были развиты устричные и **брахиоподовые банки**, а местами - коралловые "луга" (Прозоровский, 1989; Prozorovsky, 1990).

Особенно детально бентосная фауна Таджикского моря изучена для позднемелового этапа (Джалилов и др., 1975; Нехрикова, Фроленкова, 1976; Пояркова, 1977 а, 1979, 1984; Джалилов, 1988; Хакимов, 1992).

На протяжении большей части позднего мела море было мелководным (20–50 м), но имело нормальную соленость, тогда как его заливы, в частности Ферганский и Зеравшано-Гиссарский, а также Алайский пролив, соединявший Ферганский залив с Таджикским морем, были опресненными (Пояркова, 1979; Найдин и др., 1980; Джалилов, 1988).

Во время трансгрессий (сеноман - турон, коньяк, кампан) акватория моря и его заливов расширялась, а в раннем туроне глубины достигли 50–200 м (Найдин и др., 1980).

В позднем сеномане на илистых грунтах открытого мелководья жили разнообразные двустворчатые моллюски - **эпифаунные** сестонофаги *Chlamys*, *Neithea*, *Spondylus*, *Liostrea*, *Lopha*, *Rhynchostreon*, образывавшие "луга" рудисты (*Apricardia*, *Caprotina*, *Caprinula*, *Plagiophychus*, **Eoradiolites**, *Radiolites*, *Ichtyosarcollites* и др.), немногие **инфаунные** сестонофаги (*Astarte*, **Korobkovitrigonia**) и детритофаги (*Nucula*), разнообразные **гастроподы**, главным образом растительноядные - *Itruvia*, *Torquesiella*, *Neonerinea*, *Oligoptyxis*, **Multiptyxis**, *Semisolarium*, *Acteonella* и др., кораллы (*Microbacia*, *Antiguastraea*), брахиоподы (*Trigonosemus*, *Craniscus*), морские ежи (*Phymosoma*, *Catopygus*, *Hemiaster* и др.), **нектобентосные** аммоноидеи.

В Зеравшано-Гиссарском заливе на песчаных уплотненных грунтах при пониженной солености бентос был обеднен и представлен главным образом **эпифаунными** сестонофагами — цементно прикреплявшимися и образывавшими

банки Rhynchostreon, **Ехогура**, Lopha, Amphidonte, Spondylus, биссусно прикреплявшимися **семиинфаунными** Modiolus, **инфаунными** Trigonia, Cyprimeria, Panopea и др. В Алайском проливе на глубине 10–20 м были развиты цепочки рифов из рудистов Eoradiolites, Radiolites, Biradiolites, **Ичтыосарколиты**, **рудистовые "луга"** из Caprotina, Caprinula; здесь также жили лежавшие свободно Apricardia, растительные **гастроподы** Neonerinea, Itruvia, Archimedeia, Seminerita и др. На более рыхлых грунтах и при более спокойной гидродинамике органогенные постройки и рудистовые "луга" возникали реже. Жили здесь эпифаунные двустворки, включая рудистов, в том числе цементно прикреплявшиеся образующие банки Rhynchostreon, Lopha, одиночные цементно прикреплявшиеся Spondylus, **биссусные семиинфаунные** Modiolus, способные плавать Lima, инфаунные Panopea. На мелководных илах вблизи Ферганского залива селились эпифаунные (Rhynchostreon, Lima, Caprotina), инфаунные (**Pitar**, Cyprimeria, **Pharus**, Panopea, Pholadomya и др.) и семиинфаунные (Modiolus) сестонофаги, гастроподы Archimedeia; редко возникали органогенные постройки, сформированные рудистами Ichtyosarcollites. В зоне течений на уплотненных илах преобладали эпифаунные двустворки (Lima, Rhynchostreon, Anomia), многочисленными были семиинфаунные Modiolus, а инфаунных (Cyprimeria, Pholadomya) было значительно меньше; много было гастропод Archimedeia. Местами встречались **нектобентосные** аммоноидеи. В Ферганском заливе, где соленость была пониженной, бентос состоял из **двустворок** и гастропод; среди первых - эпифаунные сестонофаги Spondylus, Plicatula, Liostrea, **Biaurus**, Rhynchostreon, Gryphaea, Caprotina, семиинфаунные Modiolus, инфаунные Trigonia, Korobkovitrigonia, Cyprimeria, Panopea, Corbula; гастроподы были представлены растительными Archimedeia, Neonerinea, Aplocus, Itruvia и др.; встречались редкие нектобентосные головоногие. Устричные (Gryphaea, Liostrea и др.) часто формировали банки. Местами, по-видимому, к зарослям водной растительности были приурочены поселения растительных гастропод Itruvia,

В раннетуронское время - время наибольшей трансгрессии на большей части акватории Таджикского моря на глубинах до 200 м располагались топкие глинистые **илы**, на которых жили немногочисленные эпифаунные (Inoceramus, Rhynchostreon, Gryphaea, Camptonectes) и инфаунные (Astarte, Pholadomya) двустворки, гастроподы **Michaletia**, Anchura и нектобентосные аммоноидеи. Для сублиторали Алайского пролива и Ферганского залива, где соленость в это время была близкой к нормальной, были характерны эпифаунные (Plicatula, Liostrea, Rhynchostreon, Gyrostreon, Biauris и др.) и инфаунные (Cyprimeria, **Liopistha**, Pholadomya, Corbula и др.) двустворки - сестонофаги, инфаунные детритофаги (Nucula, Nuculana), гастроподы - растительные Torquesiella и хищники Ampullospira, нектобентосные аммоноидеи. В низах верхней сублиторали на **глинистокарбонатных** топких илах преобладали инфаунные двустворки Korobkovitrigonia, Cyprimeria, Pholadomya, Liopistha, а в верхах верхней сублиторали - банки устричных: при нормальной солености Gryphaea, а в опресненных участках - Gyrostrea.

В позднетуронское время в Таджикском море донные сообщества состояли из двустворок - **эпифаунных** (Inoceramus, Neithea, Lima, Chlamys, Liostrea, Lopha, Gyrostrea, Ceratostreon и др.), инфаунных (Megatrigonia, Panopea, Pholadomya и др.) и **семиинфаунных** (Modiolus) **сестонофагов** и более редких инфаунных детритофагов (Nucula, **Tellina**) и гастропод - хищных Gyrodes, Tylostoma, растительных Ascensovoluta и др., брахиопод Kafirnigenia, морских ежей Hemiaster, **Pentalobriscus**, **Sternotaxis**, **Pygorhynchus** и **нектобентосных** аммоноидеи.

При пониженной солености в Зеравшано-Гиссарском и Ферганском заливах и Алайском проливе состав сообществ был обеднен: из двустворок здесь жили эпифаунные Liostrea, Gyrostrea, Ostrea, Plicatula, инфаунные Trachycardium, Megatrigonia, Liopistha, редкие Pholadomya; из гастропод присутствовали растительные Ascensovoluta, Heliculaх и др., хищники Gyrodes, Tylostoma; морские ежи

встречались только в Алайском проливе (*Pentalobriscus*, *Pygorhynchus*, *Hemiaster*), другие представители бентоса отсутствовали. На мелководье формировались банки из устричных.

В коньякское время в Таджикском море были распространены разнообразные двустворчатые моллюски: **эпифаунные** *Neithea*, *Lima*, *Liostrea*, *Gyrostrea*, *Ceratostreon*, *Exogyra*, *Anomia*, *Chlamys*, *Gervillia*, **инфаунные** *Glossus*, "*Cardium*", *Liopistha*, *Tellina*, *Crassatella*, *Panopea*, **семиинфаунные** *Modiolus*, а также **гастроподы** *Acroptyxis*, *Nodosella*, *Caucasella*, *Neiriella*, *Ascensovoluta*, *Bellifusus* и др., морские ежи *Phyrosoma*, *Pygorhynchus*, *Catopygus*, *Micraster*, *Hemiaster*, **нектобентосные** амmonoидеи **Proplacenticerus**, *Placenticerus*, *Lewesicerus* и др. В несколько опресненных Алайском проливе и Ферганском заливе разнообразие бентоса было несколько меньше: из двустворок были распространены эпифаунные *Plicatula*, *Ostrea*, *Liostrea*, *Gyrostrea*, из **инфаунных** - *Megatrignia*, *Trachycardium*, *Pholadomya*; среди гастропод были обычны *Desmiera*, *Gyrodes*, *Tylostoma*, *Ascensovoluta*, *Lyosoma*, *Rostellinda* и др., среди амmonoидеи (?) **Gomboceras** и **Parammites**, среди морских ежей - *Pygorhynchus*, *Hemiaster*.

В раннем сантоне продолжалась трансгрессия, начавшаяся в коньякское время, и разнообразие моллюсков было также значительным, причем среди двустворок в Таджикском море были обычными **рудисты** *Apricardia*, *Gyropleura*, *Plagioptrychis*, *Praeradiolites*, *Boumonia*, из других родов было много устричных (*Lopha*, *Exogyra*, *Liostrea*, *Gyrostrea*, *Ceratostreon*), кроме которых встречались эпифаунные *Lima* и *Anomia*, инфаунные *Megatrignia*, *Pholadomya*, *Nucula* и семиинфаунные *Modiolus*. Встречались немногочисленные кораллы *Thecosmilia*. Гастроподы были представлены родами *Eotrochus*, *Lyosoma*, *Naoptrychis*, *Acteonella*, *Spiractaeon*, *Trochactaeon*, *Tylostoma*; из морских ежей были характерны *Hemiaster*, а среди **нектобентосных** амmonoидеи отмечались *Stantanoceras*, *Asiatostantanoceras*, *Parammites*. В опресненном Алайском проливе жили представители немногочисленных родов двустворок (*Lima*, *Anomia*, *Liostrea*, *Gyrostrea*, *Modiolus*, *Megatrignia*, *Pholadomya* и рудисты *Gyropleura*) и гастропод (*Spiractaeon*), тогда как в сильно опресненном Ферганском заливе - только немногие двустворки (*Lima*, *Modiolus*, *Anomia*, *Megatrignia*) и гастроподы (*Spiractaeon*, *Trochactaeon*, *Tylostoma*). В менее опресненных участках развивались **рудистовые** "луга" из *Gyropleura*.

В позднем сантоне морские условия в связи с регрессией сохранялись только на юго-западе Таджикского моря; в раннем кампане вновь началась трансгрессия, и в мелководном Таджикском море на глинистых и карбонатных илах селились двустворки — устричные (*Ostrea*, *Liostrea*, ***Gryphaea***, *Ceratostreon*, *Lopha*, *Exogyra*), *Anomia*, *Gyropleura*, *Panopea*, гастроподы *Trochactaeon*, *Ficulomorpha*, (?) *Longoconcha*, нектобентосные амmonoидеи *Scaphites* и *Gissarites*. В участках с пониженной соленостью - поселения устричных. В Ферганском заливе на песчано-галечных грунтах прибрежного мелководья селились немногочисленные виды двустворок родов *Chlamys*, *Trigonia*, *Megatrignia* и *Turbo*, в опресненных участках, вероятно, в зарослях водной растительности *Septifer*, а из гастропод ***Mathildiella*** и ***Melanoides***.

В позднекампанское время, когда трансгрессия достигла максимума, разнообразие моллюсков вновь увеличилось. Кроме устричных тех же, что для раннего кампана, в Таджикском море жили *Chlamys*, *Anomia*, *Septifer*, *Liopistha*, *Camptonectes*, *Entolium*, *Gyropleura*, из гастропод - растительноядные *Turbo*, хищники *Ampullospira*, *Gyrodes* и др.; разнообразны были нектобентосные амmonoидеи - *Bostrichoceras*, *Didimoceras*, *Baculites*, *Scaphites*, *Neohamites*, *Gissarites* и др. Встречались **брахиоподы** (*Rochatyrinchia*, *Cylothyris*, *Nucleatina*, *Praeneothyris*) и морские ежи (*Catopygus*, *Rhynchopygus*, *Conolus*, *Plesiaster*). В Алайском проливе на уплотненных карбонатных илах, на глубине 10–20 м господствовали двустворчатые моллюски: устричные, *Neithea*, *Lima*, *Camptonectes*, *Gyropleura*, ***Biradiolites***,

инфаунные *Fimbria*, "**Cardium**", *Trigonia*, *Liopistha*, **Ранореа**, *Pholadomya*; из **гастропод** встречались *Turbo*, *Torquesiella*; представители других групп макробентоса отсутствовали. В несколько опресненном Ферганском заливе в донные сообщества входили двустворки: **эпифаунные** *Neithea*, *Lima*, *Lopha*, *Pteria*, *Septifer*, *Spondylus* и др., **рудисты** *Gyropleura*, *Biradiolites*, **семиинфаунные** *Modiolus*, инфаунные *Fimbria*, **Trachycardium**, *Trigonia*, *Arcopagia*, *Liopistha*, *Panopea*, *Pholadomya* и др., **камнеточцы** *Lithophaga*, **гастроподы** *Turbo*, *Nairiella*, *Campanile*, *Scolymus*, **брахиоподы** **Praeneothyris**, *Nuculeatina*, морские ежи, редкие кораллы, а также **нектобентосные** аммоноидеи *Noplitoplacentiras*. Рудисты *Biradiolites* формировали вдоль берегов цепочки "рифов" на глубинах 10–20 м при активной гидродинамике или создавали **рудистовые** "луга" при умеренной гидродинамике. На участках с ослабленной гидродинамикой было много растительноядных гастропод - *Turbo*, *Longoconcha*, *Scolymus*, *Campanile*, *Torquesiella*, рудистов *Gyropleura* и других двустворок, в частности **семиинфаунных** *Modiolus*, **эпифаунных** *Chlamys*, *Lima*, *Anomia*, **инфаунных** *Trachycardium*, *Megatrigonia* и других менее многочисленных. На мелководье возникали банки устричных.

В маастрихтское время Ферганский залив и северная часть Алайского пролива осушились, а Таджикское море и южная часть Алайского пролива стали мелководьем. В Таджикском море на карбонатных грунтах селились кораллы *Orbicella* и *Actinacis*, двустворчатые моллюски, среди которых наиболее характерными были устричные (*Exogyra*, *Liostrea*, **Gryphaea**, *Lopha*, *Amphidonte*, *Ceratostreon*) и рудисты (**Apricardia**, *Vaccinites*, *Orbignya*, *Eoradiolites*, *Lapeirousia*), создававшие постройки и "луга", а из гастропод были характерны *Desmiera* и *Campanile*. Встречались также брахиоподы **Cyclothyris**, *Crania*, *Nuculeatina*, *Praeneothyris* и морские ежи *Hemiaster*, *Rhynchorygus*, **Faujasia**, *Hemipneustes*. В Алайском проливе и Зеравшано-Гиссарском проливе в условиях пониженной солености из двустворок жили рудисты *Apricardia*, *Orbignya*, *Biradiolites* и устричные *Lopha*, из гастропод - *Desmiera* и *Campanile*, а брахиоподы и морские ежи отсутствовали.

Местами в **Таджикском** море и его заливах развивалась фация "твердого дна", для которой были характерны поселения камнеточцев *Lithophaga*, и цементровавшихся устричных (*Liostrea*, *Exogyra*), в раковинах которых наблюдаются сверления губок *Cliona* (Цейслер, 1961; Пяновская, Геккер, 1966; Пяновская, Пятков, 1968; **Джалилов** и др., 1973).

МОРЯ **НОТАЛЬНОЙ** БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

О составе бентоса и особенно о **бентосных** сообществах этих морей известно немного. Как и в Бореальной области, основу **шельфовых** сообществ составляли двустворчатые моллюски; многочисленными были **фораминиферы**, остальные группы имели меньшее значение.

Так, в раннекампанское время в районе Новой Каледонии (Freneix, 1981) в прибрежной мелководной зоне с активной гидродинамикой и при несколько пониженной солености на песчаных и илисто-песчаных грунтах отмечались сообщества **Pterotrigonia** - *Striostrea* и *Pacitrigonia* - *Bucardium*. В целом в обоих сообществах преобладали неглубоко зарывавшиеся сестонофаги - *Pterotrigonia*, *Pacitrigonia*, *Bucardium*. К этой же группе относились менее многочисленные *Venilicardia*, *Platymyoidea*, **Oistotrigonia**, *Eriphyla*, **Ethmocardium**, **Nemocardium**. Меньшее значение имели эпифаунные цементировавшиеся *Striostrea* и **биссусные** *Inoperna*, *Limatula*, *Acesta*, **Nordenskjoeldia**, глубоко зарывавшиеся сестонофаги **Aphrodina**, *Cyclorismina*, *Panopea*, *Pholadomya*, а также инфаунные **детритофаги** *Leionucula* и **Neilo**. Мористее при солености близкой к нормальной и активной гидродинамике располагалось сообщество *Cucullaea* (*Idonearca*) - *Pterotrigonia* - *Bucardium*, все руководящие формы которого относились к неглубоко зарывавшимся **сестонофагам**, а **сопутствующим**

Таблица 1.3.3. Этолого-трофические группировки беспозвоночных меловых морей¹

Этологический тип		Трофический тип								
		Сестонофаги	Детритофаги		Хищники	Эврифаги и смешанного питания	Растительоядные			
			Сортирующие	Несортирующие						
Эпифауна	Прикрепленные	Высокого уровня (>20 см)	Губки Кораллы							
	Среднего и низкого уровней (< 20 см)	Фораминиферы Губки Хететиды Строматопороидеи Сфинктозои Гидрозои Альционарии Склерактинии Двустворчатые моллюски Гастроподы Серпулиды Брахиоподы Мшанки Циррипедии Криноидеи			Некоторые кишечнорастворимые	Склерактинии (симбиотрофы) Рудисты (симбиотрофы)				
	Свободно живущие	Фораминиферы Кораллы Двустворчатые моллюски Гастроподы Брахиоподы Мшанки Аннелиды Ракообразные Криноидеи Морские звезды Морские ежи Офиуриидеи Голотуриидеи	Моноплакофоры Гастроподы Двустворчатые моллюски Остракоды Офиуриидеи Морские ежи Морские звезды	Полихеты Офиуриидеи Голотуриидеи	Гастроподы Головоногие моллюски Черви Меростоматы Ракообразные Морские звезды Морские ежи Офиуриидеи	Фораминиферы Инфузории Гастроподы Двустворчатые моллюски Остракоды Морские ежи Офиуриидеи Голотуриидеи Морские звезды	Гастроподы Моноплакофоры Полихеты Меростоматы Малакостраки Остракоды Морские ежи			

Инфауна

	Зарывавшиеся		Неглубоко	Глубоко				
	Неглубоко							
	Глубоко	Неглубоко						
Сверлильщики	Губки	Двустворчатые моллюски	Анелиды	Триплицес	Циррипедия	Миданки		
	Двустворчатые моллюски	Анелиды	Губки	Двустворчатые моллюски	Анелиды	Триплицес	Циррипедия	Миданки
Нектобенос								
Планктобенос и эпипланктон	Двустворчатые моллюски (эпипланктон)							
Пелагический планктон	Криноидеи							

цими были те же, что и в более прибрежных сообществах. На илистых грунтах, при умеренной гидродинамике и некотором дефиците кислорода, преобладали **инфаунные** формы, составлявшие сообщество *Mesotrignia - Lahillia*, для которого были обычны *Pacitrignia*, *Panorea*, *Neilo*; **эпифаунные** формы были представлены теми же родами, что и в прибрежной зоне. На илисто-песчаных грунтах селились **семиинфаунные** *Pinna*. Местами в качестве сопровождающих форм выступали свободно лежавшие и всплывавшие над дном *Entolium*, **биссусные** *Camptonectes*, *Limea*, *Indogrammatodon*, неглубоко зарывавшиеся *Cucullaea (Idonearca)*, *Oistotrignia*, глубоко зарывавшиеся *Aphrodina*, *Goniomya*, а также инфаунные детритофаги *Leionucula* и *Malletia*.

Интересным является вопрос о характере сходства основных групп бентоса - в частности двустворчатых моллюсков и фораминифер Нотальной и Бореальной областей. Одни исследователи выступают за то, что определяющим фактором была гомеоморфия, другие считают таковым миграции. Первой точки зрения придерживаются В.А. Захаров (1981) и Дж. Крейм (1990), изучавшие двустворчатых моллюсков, а В. Шейбнерова (*Scheibnerová*, 1970, 1971) близкий видовой состав фораминифер и остракод Большого Артезианского бассейна Австралии и **бореальных** морей Западной Сибири, Северной Америки и Северной Европы относит за счет миграций. Среди **бентосных** фораминифер указанного бассейна преобладали **агглютинированные** формы родов *Hyperammina*, *Saccammina*, *Pelosina*, *Ammodiscus*, *Reophax*, *Nauplophragmoides*, *Trochammina*, *Ammobaculites* и др., а известковые **фораминиферы** играли подчиненную роль (*Quinqueloculina*, *Nodosaria*, *Dentalina*, *Lagena*, *Cibicides* и др.).

1.3.6. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЛОВЫХ ШЕЛЬФОВЫХ СООБЩЕСТВ

Экологический (этолого-трофический) состав бентосных **шельфовых** сообществ меловых морей приведен в таблице 1.3.3. Ярусирование **эпифауны** отличалось от такового предыдущих эпох тем, что ярус выше +50 см оставался незанятым, ярус от +20 до +50 см занимали уже не криноидеи, а губки и кораллы, от +20 до +10 см - представители тех же групп и некоторые двустворчатые моллюски, от +10 до +5 см — кораллы, губки, мшанки, двустворчатые моллюски и голотуриоидеи, а на уровне +5 — 0 см к этим группам прибавлялись **брахиоподы**, **гастроподы**, морские ежи, морские звезды, офиуроидеи, ракообразные. К инфауне относились двустворчатые моллюски, **скафоподы**, **гастроподы**, **баззамковые брахиоподы**, **полихеты**, ракообразные, морские ежи и другие иглокожие, занимавшие разные уровни в осадке.

Распределение отдельных таксонов в различных зонах морей мелового периода было различным для Бореальной и Тропической биогеографических областей, тогда как этолого-трофический состав для каждой из зон был близок.

Наиболее обеднен был систематический состав Арктической подобласти Бореальной биогеографической области, который состоял из двустворчатых и брюхоногих моллюсков, брахиопод, фораминифер и более редких скафопод, мшанок, **серпулид**, остракод, иглокожих (**криноидей**, офиуроидеи), а также бесскелетных организмов, оставивших следы. В Бореально-Атлантической подобласти жили, кроме этих групп, некоторые кораллы, более многочисленные мшанки, скафоподы и криноидеи, а также губки, морские ежи, морские звезды.

Наиболее разнообразными систематически были **открытошельфовые** сообщества.

Что касается этолого-трофического состава бентосных сообществ Бореальной области в целом, то среди раковинного бентоса во всех зонах преобладали **эпифаунные** сестонофаги, представленные неподвижно и подвижно прикреплявшимися-

ся, свободно лежавшими и способными плавать формами. При этом первая группа преобладала на отмелях; в **обстановках** открытого мелководного шельфа господствовали, кроме этой группы, свободно лежавшие и биссусно прикреплявшиеся и способные иногда плавать формы; для сообществ глубоководного шельфа было характерно преобладание свободно лежавших и неподвижно прикреплявшихся видов, а на прибрежном мелководье и в лагунах встречались представители всех перечисленных **групп**, но ни одна из них не была господствующей. **Инфаунные** сестонофаги были многочисленными лишь на прибрежном мелководье и мелководном шельфе, а **семиинфаунные** повсюду играли подчиненную роль. В мелководных сообществах большое значение имели фитофаги, приуроченные к зарослям водной растительности, в том числе красных и зеленых водорослей. Повсюду, кроме фации твердого дна и отмелей, были многочисленны бесскелетные **идоеды** - несортирующие детритофаги. Сортирующие **инфаунные** и **эпифаунные** детритофаги (**остракоды**, морские ежи, **скафоподы**) были распространены во всех зонах, причем остракоды и скафоподы тяготели к мелководным обстановкам, а морские ежи - к **открытошельфовым**. Везде встречались и хищники - **эпифаунные** (**гастроподы**, правильные морские ежи, морские звезды) и **нектобентосные** (головонogie и рыбы).

Наиболее разнообразен этолого-трофический состав в морях Бореальной области был на мелководном шельфе, а сообщества твердого дна, или **хардграунда**, состояли лишь из **эпифаунных** (большой частью цементировавшихся) сестонофагов и сверлильщиков; остальные группы имели подчиненное значение.

Сообщества Тропической биогеографической области (табл. I.3.4) имели более разнообразный систематический состав, особенно **отмельные** и сообщества мелководного шельфа, тогда как этолого-трофический состав их, как уже отмечалось, не отличался от такового **бореальных** сообществ.

Во всех зонах преобладали двустворчатые и брюхоногие моллюски, почти повсеместно (кроме краевой зоны) также фораминиферы, губки, морские ежи; на отмелях и открытом шельфе многочисленными также были **брахиоподы**, мшанки, кораллы, на прибрежном мелководье - остракоды, в зоне органогенных построек на отмелях характерными были гидроидные полипы, **строматопороидеи**, **хететиды**; в этой же зоне, а также на мелководном шельфе и в фации твердого дна - **серпулиды**, на отмелях — криноидеи, в прибрежной зоне и на мелководном шельфе — скафоподы; остальные **бентосные** группы имели меньшее значение. Бентосные и нектобентосные головонogie были обычными для всех зон, кроме прибрежной. Бесскелетные беспозвоночные были особенно распространены на мелководном шельфе, где отмечены их многочисленные следы.

Широкое развитие на мелководье имели водоросли - красные и зеленые, тогда как цианобактерии были обычными для лагун и органогенных построек и отмечались в довольно большом количестве в области мелководного шельфа.

Что касается **этолого-трофического** состава, то в морях Тропической области, как и в бореальных морях, во всех зонах господствовали **эпифаунные** сестонофаги; **инфаунные** сестонофаги были характерными (кроме зоны органогенных построек), **семиинфаунные** везде были достаточно редкими, а в зоне органогенных построек практически отсутствовали. Во всех мелководных сообществах было много фитофагов. Детритофаги сортирующие и детритофаги и/или **падаляды** присутствовали во всех обстановках, а несортирующие (следы) были повсюду, кроме органогенных построек. Хищники эпифаунные и нектобентосные входили во все сообщества, но не были многочисленными; наиболее редкими были **инфаунные** хищники.

Таким образом в краевой зоне (литораль, лагуны) всех меловых морей преобладали двустворчатые и брюхоногие моллюски; меньшее значение имели остракоды, фораминиферы, скафоподы; брахиоподы, серпулиды, мшанки, нектобен-

Таблица 1.34. Распределение наиболее распространенных таксонов и этолого-трофических группировок в различных зонах меловых морей Тропической биогеографической области

Краевая зона (лагуны, литораль)	Прибрежная зона	Отмели (зона органогенных построек)	Мелководный шельф	Глубоководный шельф
Фораминиферы	Фораминиферы	Фораминиферы	Фораминиферы	Фораминиферы
Двустворчатые моллюски	Губки	Губки*	Губки	Губки
Гастроподы	Склерактинии (р)	Хететиды*	Склерактинии	Склерактинии (р)
Скафоподы	Двустворчатые моллюски	Строматопоридеи*	Гидроидные Двустворчатые моллюски	Двустворчатые моллюски Гастроподы
Головоногие моллюски	Гастроподы	Склерактинии*	Гастроподы	Головоногие моллюски
Брахиоподы	Скафоподы	Гидроидные*	Головоногие моллюски	Скафоподы (р)
Мшанки	Головоногие моллюски	Двустворчатые моллюски*	люски	Скафоподы (р)
Остракоды и другие ракообразные	Брахиоподы Мшанки	Гастроподы Головоногие моллюски	Скафоподы Брахиоподы Мшанки	Брахиоподы Мшанки Серпулиды
Серпулиды	Серпулиды	Брахиоподы	Серпулиды	Бесскелетные
Бесскелетные черви (следы)	Бесскелетные черви (следы)	Мшанки* Серпулиды*	Бесскелетные черви (следы) Остракоды	черви (следы) Остракоды
	Остракоды	Остракоды	Циррипедии	Циррипедии
	Циррипедии	Циррипедии	Декаподы	Декаподы (р)
	Бесскелетные ракообразные	Декаподы (р)	Криноидеи	Криноидеи
	Криноидеи (р)	Криноидеи	Морские ежи	Морские ежи
	Морские ежи	Морские ежи	Морские звезды (р) Офиуроидеи (р)	Морские звезды (р) Офиуроидеи (р)

Таблица I.3.4. (окончание)

Краевая зона (лагуны, литораль)	Прибрежная зона	Отмели (зона органогенных построек)	Мелководный шельф	Глуководный шельф
<p>Красные и зеленые водоросли Цианобактерии</p>	<p>Заросли красных и зеленых водорослей, редко - цианобактерий</p>	<p>Красные и зеленые* водоросли Цианобактерии</p>	<p>Красные и зеленые водоросли Цианобактерии (р)</p>	<p>Красные водоросли (р) Цианобактерии</p>
<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные и/или миксофаги Детритофаги сортирующие и детритофаги и/или падаляды эпифаунные</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики (р)</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики</p>
<p>Детритофаги сортирующие эпифаунные и инфаунные</p>	<p>Детритофаги сортирующие и/или падаляды эпифаунные и инфаунные</p>	<p>Сверлильщики</p>	<p>Детритофаги сортирующие эпифаунные и инфаунные</p>	<p>Детритофаги сортирующие инфаунные и эпифаунные</p>
<p>Детритофаги и/или падаляды</p>	<p>Детритофаги сортирующие эпифаунные и инфаунные</p>	<p>Растительноядные Хищники эпифаунные и нектобентосные</p>	<p>Детритофаги и/или падаляды эпифаунные и инфаунные</p>	<p>Детритофаги и/или падаляды эпифаунные и инфаунные (р)</p>
<p>Детритофаги несортирующие (илоеды)</p>	<p>Инфаунные илоеды</p>		<p>Илоеды инфаунные</p>	<p>Илоеды инфаунные</p>
<p>Нектобентосные хищники</p>	<p>Растительноядные</p>		<p>Растительноядные</p>	<p>Хищники нектобентосные, инфаунные и эпифаунные</p>
<p>Растительноядные</p>	<p>Хищники нектобентосные¹, эпифаунные, реже - инфаунные</p>		<p>Хищники нектобентосные, эпифаунные и инфаунные</p>	

¹ См. сноску к табл. I.1.3.

Сныте головоногие играли незначительную роль; многочисленными были бесщеточные черви и ракообразные; локально отмечались заросли водной растительности, в том числе зеленых и красных водорослей, а также скопления цианобактерий. Господствовавшие **эпифаунные сестонофаги** были представлены свободно лежавшими, **биссусными** и якорными формами; меньше были распространены **инфаунные** и **семиинфаунные** сестонофаги и сверлильщики. Много было сортирующих **эпифаунных** и **инфаунных** детритофагов и детритофагов и/или падалеядов и фитофагов, а также несортирующих детритофагов, или илоедов; нектобентосные хищники и/или **падалеяды** встречались реже.

В сообществах прибрежного мелководья большинства морей (кроме арктических) основная роль принадлежала двустворчатым моллюскам, **гастроподам**, фораминиферам, остракодам, в меньшей степени брахиоподам, морским ежам, губкам, мшанкам, скафоподам; реже встречались **серпулиды**, циррипедии, редко - криноидеи и кораллы; нектобентосные головоногие имели подчиненное значение; много было червей и **ракообразных**, оставивших следы своей деятельности. Характерны были заросли водной растительности, в том числе зеленых и красных водорослей; встречались поселения цианобактерий. Господствовали эпифаунные сестонофаги и фитофаги, на втором месте были эпифаунные и инфаунные сортирующие детритофаги и/или падалеяды и **илоеды**. Довольно много было инфаунных **сестонофагов** и **нектобентосных** хищников, меньше **семиинфаунных** сестонофагов, эпифаунных и инфаунных детритофагов и хищников; инфаунные хищники встречались реже.

Сообщества мелководного шельфа состояли главным образом из двустворчатых моллюсков, гастропод, морских ежей, брахиопод, губок, фораминифер, мшанок; **остракоды** были многочисленны только в **бореальных** сообществах, а кораллы — в тропических; остальные группы (гидроидные, криноидеи, офиуридеи, морские звезды, циррипедии) были развиты меньше. И в бореальных и в приэкваториальных морях в этой зоне отмечались скопления красных и зеленых водорослей, реже - цианобактерий и многочисленные следы червей и ракообразных; жили здесь нектобентосные головоногие и рыбы. На фоне господства эпифаунных сестонофагов (свободно лежавших, цементированных, **биссусных**, способных плавать) было много инфаунных и эпифаунных сортирующих детритофагов, эпифаунных и инфаунных детритофагов и/или падалеядов, инфаунных сестонофагов, несортирующих инфаунных детритофагов (илоедов), фитофагов и нектобентосных хищников. Меньшее значение имели семиинфаунные сестонофаги, сверлильщики, эпифаунные и инфаунные хищники.

На отмелях, в зоне развития органогенных построек систематический состав сообществ бореальных и тропических морей сильно отличался. Для первых были характерны двустворчатые моллюски, среди которых преобладали устричные, заметную роль играли мшанки, серпулиды, циррипедии, губки, **фораминиферы**, **гастроподы**, **брахиоподы**, морские ежи, остракоды; кораллы встречались только в самых южных районах. Характерны были поселения цианобактерий, формировавших строматолиты. Для тропических морей были характерны органогенные постройки из кораллов и **двустворок - рудистов**, к которым присоединялись гидроидные, **строматопороидеи**, **хететиды**, красные и зеленые водоросли, тогда как к рифолюбам относились многие двустворки, мшанки, фораминиферы, известковые губки, брахиоподы, серпулиды, криноидеи, гастроподы, морские ежи и некоторые другие беспозвоночные.

При этом в раннемеловое время **каркасостроителями** были кораллы и строматопороидеи, в меньшей степени **рудисты**, хететиды, губки; к связывающим относились инкрустирующие цианобактерий, микропроблематики *Lithocodium* и *Vacinella*, **хейлостоматные** мшанки, инкрустирующие фораминиферы, а также некоторые инкрустирующие строматопороидеи, хететиды, кораллы. В позднем

мелу основными строителями биоконструкций стали **рудисты**, в меньшей степени кораллы, а также **цементаторы** - красные водоросли, **хейлостоматные** мшанки, инкрустирующие **фораминиферы**; цианобактерии, микропроблематики, строматопороидеи, **хететиды** теряют свое значение. Кораллы в позднемеловое время оставались главными **рифостроителями** в более глубоководных участках платформ, реже - в некоторых районах мелководий (**Kauffman, Johnson, 1988; Scott, 1990; Moussavian, 1992**).

Этолого-трофический состав сообществ зоны органогенных построек **бореальных** и тропических морей весьма схож - резко преобладали **эпифаунные** неподвижно прикрепленные сестонофаги и сверлильщики, а также фитофаги, тогда как остальные группы (сортирующие эпифаунные **детритофаги и/или падалеяды**, эпифаунные и **нектобентосные** хищники) играли незначительную роль.

В сообществах глубоководного шельфа как **бореальных**, так и тропических морей господствовали двустворчатые моллюски, морские ежи, фораминиферы, губки, **гастроподы**, много было мшанок и брахиопод, бесскелетных организмов, оставивших следы, а также **нектобентосных** головоногих. Остальные группы (**серпулиды**, криноидеи, **остракоды**, циррипедии) имели меньшее значение, а одиночные кораллы, **скафоподы**, инкрустирующие черви, морские звезды, офиуроидеи были редкими формами. Преобладали свободнолежавшие, неподвижно прикрепленные и способные плавать эпифаунные сестонофаги; **инфаунные** и **семиинфаунные** сестонофаги имели меньшее значение. **Инфаунные** детритофаги, как сортирующие, так и несортирующие были одним из основных компонентов сообществ; эпифаунные детритофаги встречались часто, детритофаги и/или падалеяды были редкими, а нектобентосные, эпифаунные и инфаунные хищники входили во все сообщества, но не были многочисленными; фитофаги же фактически отсутствовали (табл. **I.3.4**). При дефиците кислорода (**дизаэробные** обстановки) на жидких **илах** селились лишь **двустворки** **Inoceramus**.

В сообществах твердого дна преобладали цементирувавшиеся и инкрустирующие двустворчатые моллюски, **серпулиды**, мшанки, **брахиоподы**, губки (в том числе хететиды), фораминиферы, кораллы, гидроидные, сверлящие двустворки, черви, а также известковые красные водоросли. К мобильном бентосу относились морские ежи, морские звезды, гастроподы, остракоды; нектобентос был представлен головоногими и рыбами. Господствовали цементирувавшиеся и инкрустирующие эпифаунные сестонофаги и сверлильщики; среди мобильных форм были фитофаги, сортирующие детритофаги и/или падалеяды, нектобентосные и эпифаунные хищники.

I.4. ПАЛЕОГЕН (66,4–23,7 млн лет)

I.4.1. ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ, КЛИМАТ И ГИДРОЛОГИЯ

В северном полушарии располагалась Европа, на западе представлявшая архипелаг островов, Азия и Северная Америка, соединявшиеся через Берингов мост, находившийся на месте Берингова пролива. К южному полушарию относились Южная Америка, Антарктида и Австралия, начавшие отделяться друг от друга, может быть, еще в конце мела, а по другим данным - на границе палеогена и эоцена и полностью разделившиеся в конце эоцена. Африка находилась частично в Северном, а частично в Южном полушарии. По-видимому, южнее экватора в палеоцене и начале эоцена находилась Индия, постепенно продвигавшаяся к северу и занявшая в эоцене положение, **близкое** к современному, слившись с Азией.

Материки разделялись Тихим, Атлантическим, Индийским и Северным Ледовитым океаном и **океаном/или** морем Тетис, причем в течение палеогена происхо-

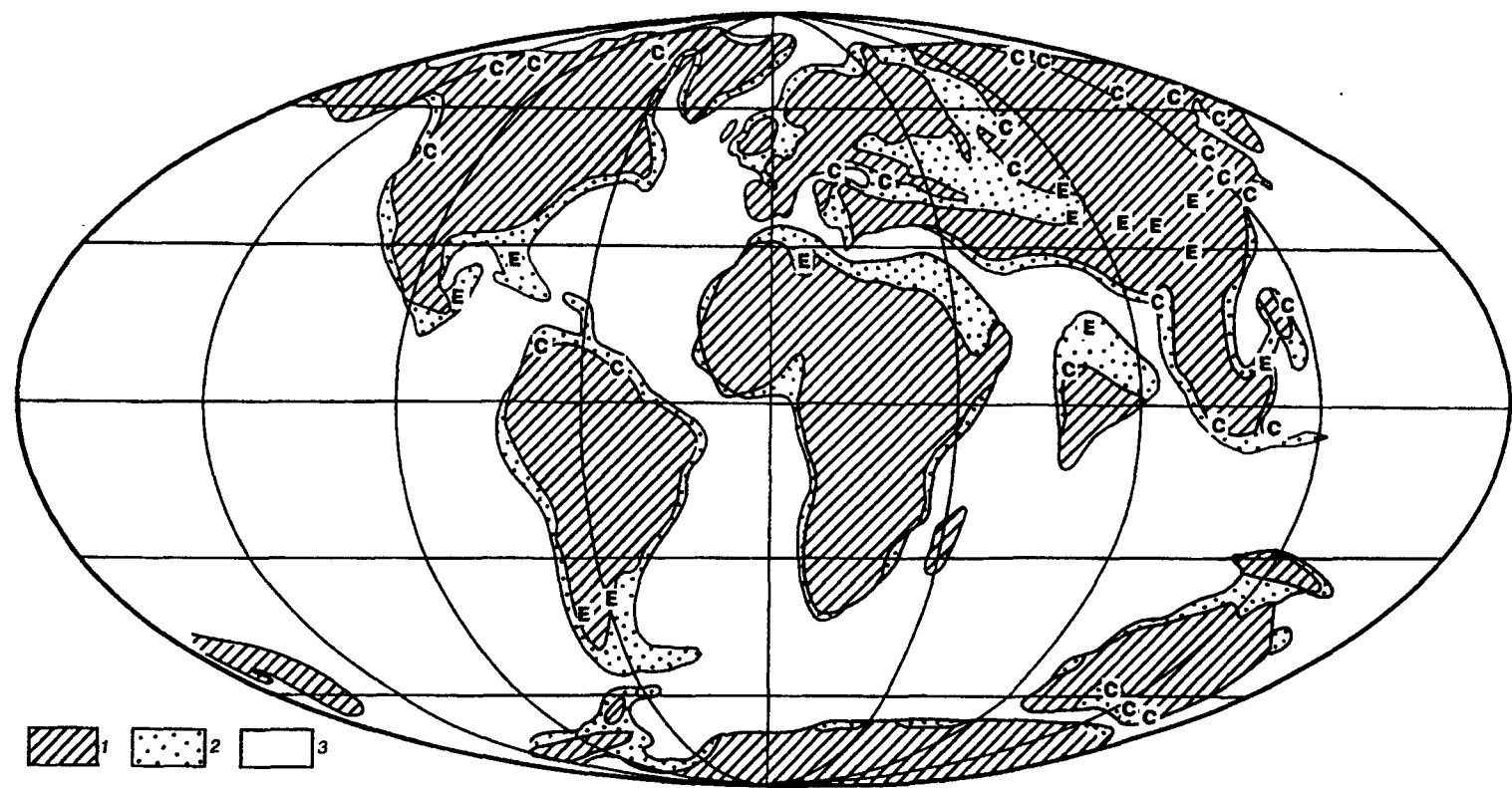


Рис. 1.4.1. Палеогеографическая схема и распространение эвапоритов (*E*) и углей (*C*) для среднего эоцена (лутет)
 (Ziegler et al., 1982, рис. 6; Parrish et al., 1982, рис. 14)

1 - суша; 2 - эпиконтинентальные и краевые моря; 3 - глубоководные области

дило постепенное расширение Атлантического, Индийского и Северо-Ледовитого океанов, а размеры океана Тетис постепенно уменьшались по мере сближения Африки с Евразией и передвижения Индостана на север (Smith, Briden, 1977; Berggren, Hollister, 1977; **Barron et al.**, 1980, 1981; Adams, 1981; Hallam, 1981b; **Палеомагнитология**, 1982; Berggren, 1982; Ziegler et al., 1982; Зоненшайн и др., 1984, 1987; Hocutt, 1987; Scotese et al., 1988) (рис. I.4.1).

В связи с высоким уровнем моря в течение почти всего палеогенового времени, а особенно в эоцене, **внутриконтинентальные** моря заняли обширные площади Северной, Западной и Центральной Европы, протянулись на восток на южную часть Восточноевропейской платформы, захватив **большую** часть Туранской плиты и Западносибирской низменности. На юге этот огромный платформенный бассейн соединялся с краевыми геосинклинальными морями океана Тетис, а Западносибирский бассейн на севере через впадину Карского моря был связан с арктическими морями.

Северная окраина океана Тетис в результате **орогенных** движений Альпийского пояса начала обособляться, превратившись в конце эоцена в крупнейшее внутриконтинентальное море — Паратетис, протягивавшееся от **северных** предгорий Альп на западе до предгорий Тянь-Шаня на востоке. При высоком стоянии уровня океана Паратетис соединялся с Тетисом проливами в районах Малого Кавказа, Малой Азии и современных Альп, на северо-западе - с Норвежско-Гренландским бассейном, а на востоке, возможно, через Западносибирский бассейн - с морями Арктики (**Baldi**, 1984; Попов, Ахметьев и др., 1993; Попов, Воронина, Гончарова, 1993). Уже в начале олигоцена, когда уровень океана стал значительно ниже, Тургайский пролив и Западносибирское море перестали существовать, осушился и Фергано-Таджикский залив Тетиса, а бассейн Крымско-Кавказской области (Восточный Паратетис) стал **внутриконтинентальным**, а в конце раннего **олигоцена** — полузамкнутым (Попов, Ахметьев и др., 1993).

В целом в конце палеогена современная структура Земли сформировалась в общих чертах (Ронов и др., 1989).

Положение полюсов в палеогене было близко к современному. Экватор проходил через северную часть Южной Америки, Центральную Африку, юг Аравии, Индию и Индонезию.

Тектонический режим в начале палеогена был в целом пассивным, хотя локально тектоническая деятельность проявлялась (Тимофеев и др., 1987). Начиная со среднего эоцена тектоника стала интенсивной, с ее проявлениями связаны расколы, возникновение **рифтовых** зон и вулканизм (Тимофеев, Еремеев, 1989 и др.). Вулканическая деятельность, особенно интенсивная в среднем и позднем эоцене (Rampino, **Stothers**, 1988), вероятно, обусловила наличие в морских отложениях прослоев тектитов (Keller et al., 1983), считавшихся доказательством падения болида.

В раннем палеогене господствовал достаточно однородный теплый климат; весь океан был теплым с невысокими вертикальными и меридиональными градиентами температур. Лишь в начале раннего палеоцена в Северной Атлантике отмечалось некоторое похолодание, а в позднем палеоцене около 60 млн лет т.н. произошло кратковременное похолодание, прослеженное и для Атлантики и для приантарктических морей, затем сменившееся вновь потеплением (Haq et al., 1977; Wolfe, Poore, 1982; **Zinsmeister**, 1982; Крашенинников и др., 1986, 1988, 1989). При этом в высоких широтах южного полушария температуры были ниже, чем на таких же широтах в северном полушарии, но достаточно высокими (до 18°C для поверхностных вод) (Shackleton, Kennet, 1975; Haq et al., 1977; **Ронов**, Балуховский, 1981; **Zinsmeister**, 1982; Крашенинников и др., 1986, 1988, 1989; Barker et al., 1988) (рис. I.4.2).

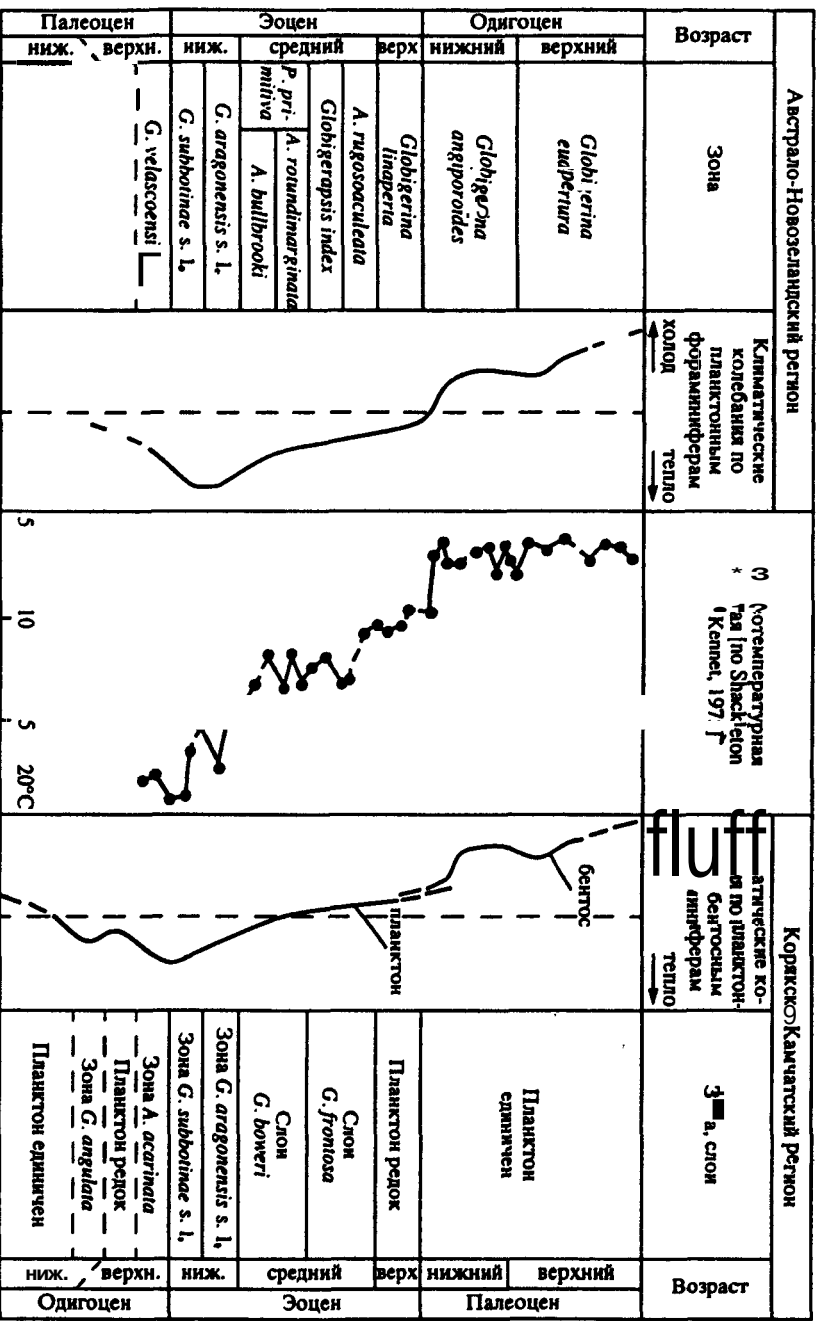


Рис. 1.42. Палеоклиматические кривые по планктонным фораминиферам для палеогена Австрало-Новозеландского и Корякско-Камчатского регионов (Крашенинников и др., 1989, рис. 3)

На **границе** позднего палеоцена и раннего эоцена произошли глобальное потепление и уменьшение температурных градиентов **полюс – экватор** за счет потепления вод в высоких широтах. Потепление продолжалось в течение большей части раннего эоцена. Климат был теплым, равномерным, вертикальные термальные градиенты низкие (Clark, 1982; Wolfe, **Poore**, 1982; **Kennet, Janecek**, 1987; Крашенинников и др., 1989; Rea et al., 1990).

В конце раннего эоцена произошло некоторое понижение температуры, после которого вновь началось потепление, продолжавшееся в течение большей части среднего эоцена. Условия во всех океанах были теплыми и однообразными, широтные и вертикальные температурные градиенты - низкими (Savin et al., 1975; **Shackleton, Boersma**, 1981; Keller, 1983; Ушаков, Ясаманов, 1984а, б; Николаев и др., 1987а; **Barron**, 1987; **Барацш**, 1988; Ронов и др., 1989). Экваториально-тропический пояс занимал очень большую площадь, так что к нему относилась большая часть суши (Ронов, Балуховский, 1981; Ясаманов, 1985; Величко, 1987; **Беньямовский, Гладенков**, 1995). Даже в районе Антарктиды существовала богатая древесная растительность и жили разнообразные млекопитающие (**Axelrod**, 1984).

В конце среднего эоцена началось похолодание, особенно глубоких вод, продолжавшееся в позднем эоцене, причем понижение температур от среднего эоцена до раннего олигоцена было постепенным и лишь во время кратких интервалов времени - более резким. Температуры поверхностных и придонных вод в высоких широтах южного полушария упали на **4–5°C**; в северном полушарии также произошло понижение температур (Savin et al., 1975; Savin, 1977; Shackleton, Kennet, 1975; Clark, 1982; Kennet et al., 1985; Keller, 1983, 1988; Ясаманов, 1985; Крашенинников и др., 1989). В средних широтах температура поверхностных вод (**0–200 м**) оставалась достаточно высокой и была на широте 60° в южном полушарии не ниже 17°C (Николаев и др., 1987). В низких широтах похолодание было незначительным (Matthews, Poore, 1980; **Wolfde**, Poore, 1982; Keller, 1983).

Похолодание терминального эоцена (см. Terminal Eocene events, 1986) объясняется двойным образом. Согласно более распространенной гипотезе это похолодание было связано с образованием ледового покрова в Антарктическом море (Kennet, Shackleton, 1976; Kennet, 1977; Beckman et al., 1981; Keller, 1983; Keigwin, Corliss, 1986; **Hocutt**, 1987; Barker et al., 1988), что привело к падению температуры придонных вод. Ледовый же покров начал формироваться вследствие продолжавшегося разделения Австралии и Антарктиды и термической изоляции Антарктики, которые привели к фундаментальным изменениям океанической циркуляции, в результате чего около 40 млн лет назад возникла **психросфера**, т.е. нижний холодный **слой** океанических вод с высокой скоростью циркуляции, изолированный от верхнего слоя или термосферы (Benson, 1975; Keller, 1983; Лисицын, Богданов, 1983; Benson et al., 1984). Холодные придонные воды из района Антарктиды поступали на **север**, и началось формирование **циркум-Антарктического** течения, замкнувшегося в конце олигоцена (Kennet et al., 1974; Kennet, 1977; Berggren, **Hollister**, 1977; Berggren, 1982; Keller, 1983; Ушаков, Ясаманов, 1984а, б; Pomerol, **Premoli-Silva**, 1986; **Barron**, Peterson, 1991; **Oberhänsli et al.**, 1991).

Согласно другой гипотезе, похолодание было вызвано внедрением вод пониженной солености из ранее изолированного Арктического океана, разлившихся по поверхности и нарушивших обмен тепла между глубинными и поверхностными водами, что привело к аккумуляции льдов в Антарктике и формированию холодных придонных вод (**Thierstein**, Berger, 1978).

На границе эоцена и олигоцена и в начале олигоцена похолодание продолжалось, увеличилась стратификация вод и шло дальнейшее формирование **психросферы**, градиенты между экватором и полюсами увеличились (Shackleton, Kennet, 1975; Kennet, 1977; Keigwin, 1980; Keller, 1983; Benson et al., 1984; Snyder et al., 1984; Kennet et al., 1985; Keigwin, Corliss, 1986; Keller et al., 1987).

Таким образом, пограничный интервал между эоценом и олигоценом отражает этап эволюции палеогенового океана с серией глобальных климатических событий, отмеченных переходом от теплого, вероятно, свободного ото льдов к более холодному океану с ледовыми покровами в антарктических морях, более выраженными градиентами от полюсов к экватору и более интенсивной поверхностной, придонной и вертикальной циркуляцией.

В начале раннего олигоцена (35,8 млн лет н.) температура на глубинах средних широт южной Атлантики упала на 4–6°C за 10^4 – 10^5 лет, вероятно, в связи с временным оледенением восточной Антарктики. Еще два эпизода похолодания, также обусловленных оледенением Антарктики, были 31 и 24 млн лет н., а между ними условия были более теплыми (Shackleton, 1986). Похолодание в олигоцене коснулось и поверхностных вод (Keigwin, 1980; Николаев и др., 1985), однако, по данным С.Д. Николаева (Николаев и др., 1985), **среднеглобальные** температуры были не ниже современных за счет более высоких, чем ныне, температур в высоких широтах.

В палеоцене к экваториальному, тропическому и субтропическому поясам принадлежали южная часть Северной Америки, почти вся Южная Америка и Африка, Западная и Центральная Европа и южная часть Восточной Европы, южные районы Азии и **большая** часть Австралии, а также все прилегающие к этим регионам моря. Аридный климат в этих поясах господствовал на юге Северной Америки, в центре Южной Америки, на севере и юге Африки, на Ближнем и Среднем Востоке, в южном Казахстане, на юге Сибири и на большей части территории Китая. С этими районами аридного климата было связано наличие нескольких поясов **эвапоритовой** седиментации, а именно **Южно-Евразийского**, Северо-Афро-Аравийского и Западно-Американского, приуроченных в основном к окраинам океана Тетис (Жарков, 1989). К умеренному и умеренно-холодному поясам относились районы севера Северной Америки, Гренландии, северные районы Евразии, юг Австралии, Антарктида и соседние моря (Ронов, Балуховский, 1981, рис. 3А).

В эоцене несколько расширился экваториально-тропический пояс, а субтропический в северном полушарии сдвинулся к северу, охватив центральные районы Северной Америки и **большую** часть Евразии, а в южном полушарии к этому поясу относились самые южные районы Южной Америки и Африки и юг Австралии. Зона умеренного и умеренно-холодного климата значительно сузилась. Площадь аридных районов несколько сократилась по сравнению с предыдущим временем (Ронов, Сеславинский, 1981, рис. 3Б; Parrish et al., 1982, см. рис. I.4.1; Chumakov, 1985 – рис. I.4.3).

В олигоцене еще больше уменьшилась площадь аридных участков в экваториально-тропическом поясе: они были ограничены западными районами Южной Америки, северо-востоком Африки и Аравией. Экваториально-тропический климат сохранился на юге Северной Америки, на большей части Южной Америки и Африки, на юге Европы и Азии и на севере Австралии. Субтропический пояс в Северной Америке занимал такое же положение, как и в палеоцене, в Южной Америке и Африке – южную часть этих материков, в Евразии – центральную часть Европы, Казахстан, юг Сибири, Монголии и Японии и Северный Китай. К зоне умеренного климата принадлежали центральные районы Северной Америки, север Европы, Западная Сибирь, Южные районы Восточной Сибири, Дальний Восток, север Монголии и Японии, а в Южном полушарии – самые южные районы Южной Америки и Австралии. Значительно расширилась площадь умеренно-холодного пояса, занимавшего в Северном полушарии север Северной Америки, Гренландии и Азии (Ронов, Сеславинский, 1981; Ясаманов, 1985; Chumakov, 1985; Александрова и др., 1987).

Уровень океана в течение палеогена неоднократно колебался. В палеоцене он был сначала на отметках +100–200 м или несколько ниже 100 м, а затем около 200

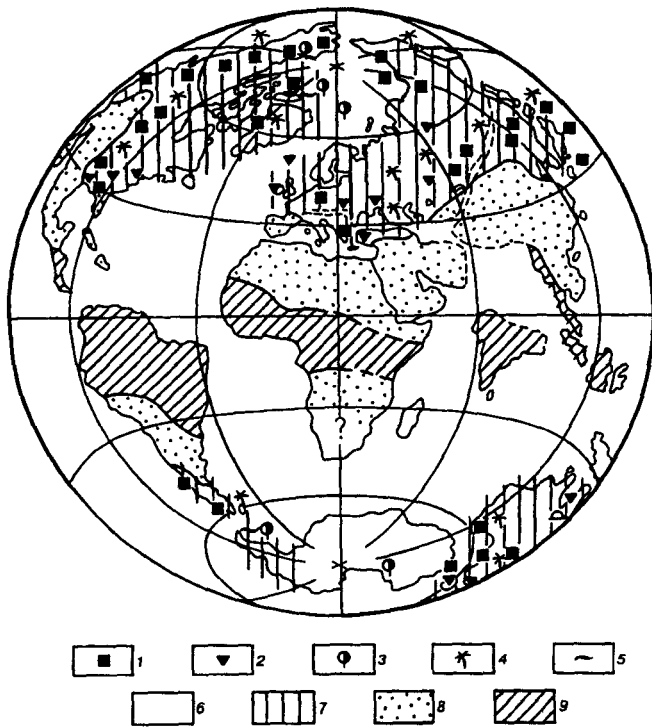


Рис. 1.4.3. Климатическая зональность в эоцене (Chumakov, 1985, рис. 4)

1 - угли; 2 - бокситы или латериты; 3 и 4 - растительность: 3 - теплоумеренной зоны; 4 - теплых зон (экваториальной, тропической, субтропической); 5 - теплолюбивые тетраподы; 6-9 - климатические зоны: 6 - умеренная, 7 - экстратропическая ("субтропическая" и "тропическая"), 8 - аридная, 9 - экваториальная и субэкваториальная

или 200–250 м, а в позднем палеоцене кратковременно понижался до +100 м. В раннем эоцене уровень был около 200–250 м и только в конце этого интервала он кратковременно упал до +100 м, а затем вновь поднялся и был в начале среднего эоцена около 250 м, далее начал постепенно понижаться, а в конце среднего эоцена отмечалось кратковременное понижение до +100–150 м. В течение позднего эоцена уровень моря был около +200 м, лишь в периоды кратковременных похолоданий спускался примерно до 50 м. В начале раннего олигоцена уровень упал до -20 м, затем несколько поднялся и вновь упал вблизи границы с поздним олигоценом (32–31 млн лет назад) до уровня несколько ниже -25 м, оставаясь низким до 30–28 млн лет назад. В начале позднего олигоцена уровень моря был близок к современному, затем мог подниматься до +25 м, а в конце позднего олигоцена вновь кратковременно упал (ниже -30 м (Hallam, 1984a; K. Miller et al., 1985; Naq et al., 1987) или даже до -100 (Schlanger, Premoli-Silva, 1986). Обычно падения уровня совпадали с похолоданиями и отвечали периодам изменения стратификации водных масс и усиления активности придонных вод, приводивших к эрозии осадков и перерывам в осадконакоплении (Keller, 1983; K. Miller et al., 1985; Keller et al., 1987).

С изменениями уровня были связаны трансгрессивно-регрессивные циклы. Так наиболее выраженные трансгрессии, как уже указывалось, были в эоцене, проявившись особенно на западе Евразии.

Для палеогена было характерно наличие северного полярного апвеллинга, располагавшегося в центре свободного ото льдов Арктического океана; этот апвеллинг был связан с циклонической циркуляцией и обуславливал биогенное

кремненакопление в Северной Атлантике (Kitchell, Clark, 1982; Бараш, 1988). Апвеллинги были развиты и в других районах океана и особенно широко распространены в эоцене (Parrish, Curtis, 1982).

Система циркуляции вод для разных океанов и для всего Мирового океана в целом рассмотрена в ряде работ (Лисицын и др., 1980; Hocutt, 1987; Крашенинников и др., 1988; Бараш, 1988; Кузьминская, Ясаманов, 1988; Barron, Peterson, 1991). Она претерпевала изменения в течение палеогена, наиболее важными из которых были возникновение циркум-Антарктического течения, начавшего формироваться в конце эоцена и окончательно замкнувшегося к концу олигоцена (Kennet, 1977), а также возникновение резкой стратификации океана, связанной с образованием **психросферы** - нижней холодной толщи воды, отделенной от верхней теплой толщи, что вызвало фундаментальные изменения океанической циркуляции (Benson et al., 1984; Kennet et al., 1985). Сужение Тетиса на западе в конце эоцена и обусловленное этим затрудненное сообщение его с Атлантикой привели к сильному уменьшению притока теплых вод в Атлантический океан, что также способствовало реорганизации водных масс океана, нарушив **циркум-тропическую** циркуляцию (Ricou et al., 1986).

1.4.2. ХАРАКТЕР ОСАДКОАКОПЛЕНИЯ НА ШЕЛЬФАХ¹

На шельфах палеогеновых морей преобладали **песчано-глинистые, карбонатно-обломочные, карбонатные, молассовые** и **подводно-вулканогенные** осадки. Максимальный объем **шельфовых** отложений отмечался в эоцене. Скорость седиментации наименее высокой была в палеоцене, а затем постепенно увеличивалась (Ронов и др., 1986).

По данным А.Б. Ронова, В.Е. Хаина и А.Н. Балуховского (1989), в палеогене платформенное море в Северной Америке занимало ее южную часть, переходя в бассейн Карибского моря. На севере и западе платформенного моря господствовали **терригенные**, в основном глинистые осадки, а на юго-востоке - карбонатные. Последние были характерны и для шельфа Карибского моря. Узкой полосой протягивался шельф морей пассивных окраин вдоль восточного (атлантического) побережья Северной Америки; здесь отлагались терригенные осадки. Краевой платформенный бассейн существовал и на северо-западе в районе моря Бофорта, где также преобладали терригенные, в основном глинистые **илы**.

Краевое платформенное море с **терригенными** осадками узкой полосой протягивалось вдоль атлантического побережья Южной Америки. Крупный бассейн существовал только на юге континента, в районе Патагонии, где также преобладали глинисто-песчаные осадки.

В обширных платформенных морях, располагавшихся на территории Евразии (бассейны Северного моря, Центральной Европы, юга Восточноевропейской платформы, Западной Сибири и запада **Туранской** плиты) в основном отлагались терригенные осадки, и лишь в южных районах большую роль играли терригенно-**карбонатные** и карбонатные отложения.

В примыкавших к океану Тетис с юга морях, располагавшихся на северной окраине Африканской платформы и на территории Аравии, наряду с карбонатными осадками большую роль играли и **терригенно-карбонатные**, особенно вблизи приподнятых участков суши. На шельфах же краевых бассейнов, открывавшихся в срединноморскую часть океана Тетис, господствовало карбонатакопление.

На Африканской платформе, кроме упомянутых морей, открывавшихся в Тетис, узкие краевые моря шли вдоль западного, южного и восточного берегов, где

¹ Раздел составлен Е.Н. Невесским

формировались **терригенно-карбонатные** и **карбонатные** отложения. Обширный **эпиконтинентальный Транссахарский** залив также был областью накопления **терригенно-карбонатных** осадков. На шельфе, **примыкавшем** к Мадагаскару, господствовали карбонатные **рифогенные** образования.

На шельфах краевых морей, окружавших Индостан, отлагались терригенно-карбонатные и **терригенные** осадки.

Обширные шельфы морей активных окраин существовали в палеоцене в Юго-Восточной Азии (Индонезия, Филиппины), где формировались терригенные, терригенно-карбонатные и карбонатные отложения.

На Австралийской платформе краевые моря тянулись вдоль северных, западных и южных берегов; на северо-западе и западе шло главным образом карбонатонакопление, на севере и юге отлагались терригенные, в основном песчаные осадки. Для шельфа платформенного моря, располагавшегося на территории Новой Зеландии, были характерны глинистые осадки. В бассейне, граничившем с северной оконечностью платформы (Новая Гвинея), преобладали карбонатные осадки.

Узкой полосой вдоль северо-восточных берегов Антарктиды протягивались платформенные моря, в которых господствовало терригенное осадконакопление.

В эоцене море на юге Североамериканской платформы сохранило свои размеры, но роль карбонатонакопления в нем усилилась. Примерно такими, как в палеоцене, оставались характер и площадь краевых морей атлантического побережья Северной Америки и северо-запада (район моря Бофорта), а также шельфов бассейна Карибского моря.

В Южной Америке распространение платформенных морей также сохранилось таким же, как в палеоцене.

В северных районах моря Палеопаратетис (Попов, Воронина, Гончарова, 1993) преобладали терригенные осадки, а к югу увеличивалась роль терригенно-карбонатных и карбонатных отложений. Карбонатонакопление преобладало на шельфе морей океана Тетис.

В североафриканских и аравийских платформенных морях, открывавшихся в Тетис, на юге господствовали терригенно-карбонатные и карбонатные осадки, а ближе к суше формировались **эвалориты**. Узкие краевые платформенные моря вдоль западного, южного и восточного побережий Африки сохранили тот же характер, что и в палеоцене, так же как мадагаскарский шельф. Транссахарский залив прекратил свое существование.

Индостан был окружен мелководными **шельфовыми** морями, в которых отлагались терригенно-карбонатные и карбонатные осадки.

Сохранился характер морей Юго-Восточной Азии, на шельфах которых господствовали карбонатные и терригенно-карбонатные отложения.

В Австралии платформенные моря протягивались вдоль всех побережий, кроме восточного, будучи наиболее обширными в эоцене на юге платформы (**Darragh**, 1985). В них преобладали карбонатные и терригенно-карбонатные осадки.

На шельфе моря, располагавшегося в районе Новой Зеландии, наряду с карбонатными отложениями были развиты глинистые. Главным образом глинистые осадки отлагались на шельфе платформенных морей, оконтуривавших Антарктиду с севера.

Обширные платформенные моря занимали **большую** часть Северного Ледовитого океана; на их шельфах преобладали терригенные, в основном глинистые осадки.

В течение теплых интервалов эоцена происходило интенсивное фосфатонакопление на шельфах Атлантического океана, краевых морей Тетиса и эпиконтинентальных морей Восточноевропейской и Западно-Сибирской плит (Занин, 1981).

В олигоцене на территории Северной Америки, а также Центральной Америки и Карибского моря распространение морских бассейнов осталось таким же, как в палеоцене и эоцене. В Южной Америке морской бассейн на юге платформы, в районе Патагонии, уменьшился в размерах, сохранившись лишь на востоке. Несколько сократилась площадь шельфов краевых платформенных морей, располагавшихся вдоль атлантического побережья.

В **эпиконтинентальных** морях Евразии, площадь которых сократилась (Норвежско-Гренландский бассейн, **Паратетис**), преобладало терригенное осадконакопление. На шельфах краевых платформенных морей, окружавших **Индостанский** п-ов с запада, юга и востока, формировались **терригенные**, карбонатно-терригенные и карбонатные осадки.

В морях активных окраин Юго-Восточной Азии на шельфах на севере господствовали терригенные отложения, а на юге - карбонатные. Узкие шельфы морей активных окраин Японо-Сахалино-Камчатской области характеризовались **терригенным** осадконакоплением.

В платформенных морях акватории Северного Ледовитого океана, площадь которых сократилась по сравнению с эоценом, преобладали глинистые осадки.

На территории севера **Африки**, как и в предыдущие интервалы палеогена, располагалось обширное платформенное море, открывавшееся в Тетис и продолжавшееся в район Аравии. **Шельфовые** осадки этого моря были представлены большей частью карбонатами, ближе к берегам сменявшимися **терригенными** отложениями. На узких шельфах такого же типа морей, протягивавшихся вдоль западных, южных и восточных берегов Африки, преобладали карбонатно-терригенные и терригенные осадки.

На шельфах краевых платформенных морей, окаймлявших Австралийскую платформу, были распространены карбонатные и **карбонатно-терригенные** осадки, реже (только на юге) — терригенные. Обширный платформенный бассейн, открывавшийся в краевое море активной окраины, находился на территории Новой Зеландии. На шельфах обоих морей было развито карбонатакопление, местами у приподнятых участков суши сменявшееся накоплением **терригенных** осадков.

Северо-западное побережье Антарктиды было занято морем, в котором формировались терригенные осадки.

I.4.3. СОСТАВ ФАУНЫ И ФЛОРЫ ШЕЛЬФОВ

В палеогеновых морях в целом состав бентоса был очень близок к таковому мелового времени; лишь некоторые группы (**брахиоподы**, криноидеи, гидроидные полипы) стали менее распространенными. Среди нектобентоса утратили свое решающее значение головоногие моллюски и большую роль стали играть морские млекопитающие. Состав же планктона остался таким же, что в поздне меловое время.

В составе бентоса ведущая роль принадлежала двустворчатым и брюхоногим моллюскам, многочисленными также были мшанки - хейлостоматы, фораминиферы, кораллы, губки, морские ежи, **остракоды**, различные черви (**полихеты**, **приапулиды** и др.); меньшее значение имели **скафоподы**, **полиплакофоры**, брахиоподы, морские лилии, морские звезды, **офиуры**, голотурии, строматопороидеи, циррипедии, высшие ракообразные и некоторые другие группы. К нектону и нектобентосу относились костистые и хрящевые рыбы, ряд морских млекопитающих, пресмыкающихся и ракообразных, а также немногочисленные сохранившиеся в ископаемом состоянии головоногие моллюски (Thayer, 1983; Vambach, 1983; Шиманский, 1987; **Fagerstrom**, 1988 и др.).

Водная растительность была представлена как водорослями (зелеными, красными), так и некоторыми высшими растениями.

Таблица 1.4.1. Распространение таксонов высокого уровня морских беспозвоночных в кайнозое

Таксоны	K ₂	P ₁	P ₂	P ₃	N ₁	N ₂	N ₃	N ₂ ¹	N ₂ ²	Q—ныне
Тип Protozoa										
Класс Sarcodina										
Подкласс Foraminifera										
Отряд Allogromiina										
Отряд Textulariina										
Отряд Miliolina										
Отряд Rotaliina										
Подкласс Radiolaria										
Тип Infusoria										
Подкласс Ciliata										
Отряд Spirotrichia (тинтиниды)										
Тип Porifera										
Класс Porifera										
Отряд Hexactinellida										
Отряд Demospongia										
Отряд Calcarea										
Отряд Chaetetida	- ? -	- / - ? - / -			- ? - - -			- ? -		- - - -
Класс Sphinctozoa										
Класс Stromatoporoidea										
Тип Coelenterata										
Класс Hydrozoa										
Подкласс Hydroidea										
Отряд Trachylinida										
Отряд Hydrocorallina										
Подкласс Siphonophora	- -	- - - - -			- - - - -			- - -		
Класс Scyphozoa										
Класс Anthozoa										
Подкласс Alcionaria (Octocoralla)										
Подкласс Hexacoralla										
Отряд Scleractinia										
Отряд Actinaria										
Тип Mollusca										
Класс Monoplacophora										
Класс Polyplacophora										
Класс Solenogastres										
Класс Gastropoda										
Подкласс Prosobranchia										
Отряд Archaeogastropoda										
Подотряд Bellerophonitina										
Подотряд Macluritina										
Подотряд Pleurotomariina										
Подотряд Patellina										
Подотряд Trochina										
Подотряд Neritopsina										
Отряд Caenogastropoda										
Подкласс Opisthobranchia										
Класс Bivalvia										
Отряд Ctenodontida										
Отряд Praecardiida										
Отряд Solemyida										
Отряд Actinodontida										
Отряд Cyrtodontida										
Отряд Pectinida										

Таблица 1.4.1. (продолжение)

Таксоны	K ₂	Р ₁	Р ₂	Р ₃	N ₁	N ₁ ²	N ₁ ³	N ₂ ¹	N ₂ ²	Q - ныне
Отряд Pholadomyida										
Отряд Astartida										
Отряд Carditida										
Отряд Hippuritida										
Отряд Venerida										
Отряд Verticordiida										
Отряд Pogomyida										
Отряд Cuspidariida										
Класс Scaphopoda										
Класс Cephalopoda										
Отряд Nautilida										
Отряд Belemnitida										
Отряд Sepiida										
Отряд Octopodida										
Отряд Teuthitida										
Отряд Phragmoteuthida										
Vermes										
Тип Nemathelminthes										
Класс Priapulida	- - -	-	- - -	-	- - - - -	-	- - -	- - -	- - - - -	
Тип Annelida										
Тип Brachiopoda										
Класс Inarticulata										
Отряд Lingulida										
Отряд Craniida										
Отряд Acrotretida										
Класс Articulata										
Отряд Rhynchonellida										
Отряд Terebratulida										
Тип и класс Pogonophora	?	?	?	?		?		?		- - -
Тип Bryozoa										
Отряд Cyclostomida										
Отряд Ctenostomida										
Отряд Cheilostomida										
Тип Arthropoda										
Класс Onychophora										
Класс Crustacea										
Подкласс Gnathostraca										
Отряд Anostraca										
Отряд Phyllopoda										
Подкласс Maxillopoda										
Отряд Copepoda	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
Отряд Cirripedia	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
Подкласс Cephalocardida	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
Подкласс Malacostraca										
Отряд Anaspidacea										
Отряд Mysidacea										
Отряд Tanaidacea										
Отряд Isopoda										
Отряд Amphipoda										
Отряд Decapoda										
Подкласс Ostracoda										
Отряд Myodocopida										

Таблица 1.4.1. (окончание)

Таксоны	K ₂	P ₁	P ₂	P ₃	N ₁ ¹	N ₁ ²	N ₁ ³	NX	Q - ныне
Отряд Podocopida									
Отряд Podocopa									
Тип Echinodermata									
Подтип Crinozoa (Pelmatozoa)									
Класс Crinoidea									
Отряд Articulata									
Подтип Asterozoa									
Класс Stelleroida									
Подкласс Somasteroidea	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Подкласс Asteroidea									
Подкласс Ophiuroidea									
Подтип Echinozoa									
Класс Echinoidea									
Отряд Cidaroida									
Отряд Echinothuroida									
Отряд Diadematoidea									
Отряд Pedinoida									
Отряд Arbacoidea									
Отряд Salenioida									
Отряд Temnopleuroidea									
Отряд Phymosomatoida									
Отряд Echinoida	7								
Отряд Holectypoida									
Отряд Clypeasteroidea									
Отряд Cassiduloida									
Отряд Neolampadoidea			9						
Отряд Holasteroidea									
Отряд Spatangoida									
Класс Holothuroidea									
Тип Hemichordata									
Подтип Stomatochorata									
Отряд Rhabdopleurida (Pterobranchia)									
Тип Chordata									
Подтип Urochordata									
Подтип Cephalochordata (Acrania)									

В состав зоопланктона входили радиолярии, планктонные **фораминиферы**, **тинтинниды** и личинки ряда групп беспозвоночных, а фитопланктон состоял из представителей диатомовых и золотистых (**кокколитофориды**, **дискоастериды**) водорослей, силикофлагеллат и динофлагеллат; в меньшем количестве встречались акритархи и некоторые другие группы (Dawson, 1967; Tappan, 1968; Lipps, 1970; Tappan, Loeblich, 1973; Глезер, 1973; Fischer, Arthur, 1977).

Как уже говорилось в очерке по меловому периоду, в конце мела имело место массовое вымирание, в основном коснувшееся таксонов видового и родового уровней, в меньшей **степени** – семейств (см. табл. 1.3.2) и почти не коснувшееся более высоких таксонов (см. табл. 1.3.1).

В течение палеогена больших количественных изменений бентосной **биоты** не произошло. После кризиса на границе мела и палеогена состав всей фауны был значительно обеднен, и в начале палеоцена имела место низкая продуктивность океана (McLean, 1985b; Gallagher, 1991 и др.).

Лишь со второй половины палеоцена началось восстановление разнообразия перешедших в палеоген групп, и только в середине эоцена для многих из них (**фораминиферы**, двустворчатые и брюхоногие моллюски, **остракоды**, морские ежи, рыбы) оно достигло мелового уровня или превзошло его (Thierstein, Berger, 1978; Развитие и **смена...**, 1980, 1981; Шиманский, Соловьев, 1982; Benson et al., 1984; Hansen, 1987, 1988; Keller, 1988a, b; Hansen et al., 1990; Попов, **Амитров** и др., 1994; Невеская, **Амитров**, 1995).

Что касается таксонов уровня отрядов и выше, то в палеогене появились лишь немногие отряды: Verticordiida среди **двустворок**, Anostraca и Amphipoda среди ракообразных и **Neolampioida** и, вероятно, Echinoidea среди иглокожих (табл. I.4.1).

Начиная со второй половины эоцена и в олигоцене происходило падение разнообразия за счет вымирания на видовом и родовом уровне среди большинства групп **бентосных** организмов. Исчезли некоторые экваториальные и тропические роды бентосных (глубоководных и мелководных) фораминифер, в том числе крупные Discocyclusina, Asterocyclusina, Orbitolites и др. Упало разнообразие моллюсков, морских ежей, кораллов (Cavelier et al., 1981; Corliss et al., 1984; Miller, Katz, 1987; Hansen, 1987; **Berggren**, Miller, 1989). Вымирание отмечено и для планктонных организмов — динофлагеллат, силикофлагеллат, кокколитофорид, эбридей, планктонных фораминифер (**Pomerol**, 1985; Sepkoski, Raup, 1986; Keller et al., 1987 и др.), но это событие для разных групп не было одновременным (**Pomerol**, 1985).

Вымирание на границе эоцена и олигоцена не может быть отнесено к разряду массовых, так как это вымирание охватывало длительный интервал со второй половины среднего эоцена до начала олигоцена и состояло из серии малых эпизодов вымирания (как бентосных, так и планктонных организмов), более выраженных во внутротропической области в высоких широтах (Saunders et al., 1984; Benson et al., 1984; Corliss et al., 1984; Kennet et al., 1985; **Premoli-Silva**, 1986; Keller, 1986; Perch-Nielsen, 1986; Boersma, Premoli-Silva, 1986; Sancetta, 1987; Miller, Katz, 1987). Поэтому говорить о наличии импактного события, вызвавшего единовременное вымирание нет оснований, хотя падение болида и могло иметь место (Ganapathy, 1982; Hut et al., 1987; **Montanari** et al., 1993).

Главной же причиной вымирания, по-видимому, было постепенное понижение продуктивности в океанах, включая и шельф, что было, вероятно, связано с похолоданием и реорганизацией водных масс (**Pomerol**, Premoli-Silva, 1986; Keller, 1986), в том числе и уменьшением гетерогенности океанических вод (Lipps, 1986). Для бентоса шельфов имело отрицательное значение и падение уровня океана, вызвавшие сокращение площади мелководий (Adams et al., 1986).

Из таксонов уровня отрядов и выше на границе эоцена и олигоцена вымер лишь отряд **Belemnitida**.

В олигоцене процесс вымирания **тепловодных**, типично **эоценовых** видов и уменьшения разнообразия продолжался. Более широкое распространение получили космополиты и **холоднолюбивые** виды, так что **тепловодные** комплексы постепенно заместились более **холодноводными**, с обедненным видовым и родовым составом и многочисленными **космополитными** формами (Corliss et al., 1984; Miller, Katz, 1987; **Berggren**, Miller, 1989).

На границе с миоценом особых изменений среди бентоса не произошло.

I.4.4. БИОГЕОГРАФИЯ

По составу фауны и флоры выделяются Бореальная, Тропическая (Тетическая) и Нотальная палеобиогеографические области, или пояса.

Для Тропической области были характерны крупные, часто **килеватые** планктонные фораминиферы семейства Globorotaliidae, крупные **бентосные** фораминиферы

ниферы - нуммулиты (*Nummulites*, *Asterocyclina*, *Assilina*, *Operculina*, *Discocyclina*, *Alveolina*, *Amphistegina* и др.).

Особенно разнообразен был комплекс фораминифер в эоцене. В олигоцене он был обеднен, но тем не менее в него входили представители родов *Amphistegina*, *Nummulites*, *Operculina* и других, не встречавшихся в Бореальной и Нотальной областях. Для тропической области также были характерны рифовые постройки, формировавшиеся кораллами - **склерактиниями** и красными **кораллиновыми** водорослями, а также гидроидными, инкрустирующими фораминиферами и мшанками, цементирующимися двустворчатыми моллюсками и гастроподами. На мелководьях морей этой биогеографической области были распространены заросли "морской травы" *Cymodocea*, к которым были приурочены **фораминиферы** *Orbitolites*, *Rhipidionina*, *Saudia* (Newell, 1972; В. Морозова, 1973; Brasier, 1975; *Pozaryska*, *Brochwicz-Lewinski*, 1975; Осадчая, Краснов, 1977; *Voersma*, *Premoli-Silva*, 1983; *Adams et al.*, 1990).

В Бореальной и Нотальной областях планктонные фораминиферы были представлены родами *Globigerina*, *Subbotina*, *Acarginina*, *Chiloguembelina*, *Turborotalia*, а **нуммулитиды** здесь были редки и малорослы. В северной (арктической) части Бореальной области из планктонных фораминифер встречались только мелкие *Globigerinidae* и *Guembelinidae* (Морозова, 1973; *Voersma*, *Premoli-Silva*, 1983).

В первой половине палеогена к Тропической области относились моря, прилегающие к южным частям Северной Америки, побережья Южной Америки (кроме самых южных), краевые моря Тетиса, моря северной Австралии и юго-востока Азии, а также бассейны Западной, Центральной и Восточной Европы.

В позднем эоцене — олигоцене Тропическая область сузилась и бассейны Западной Европы и Паратетис уже отошли к Бореальной области.

К последней в палеогене относились моря, прилегавшие к северным побережьям Северной Америки и Евразии, Западносибирский **внутриконтинентальный** бассейн, существовавший в первой половине палеогена, моря Европы, а с конца эоцена до конца олигодена также моря Западной Европы, Паратетис, бассейны Дальнего Востока, Северного Китая и Японии.

К Нотальной области принадлежали в палеоэоцене - эоцене моря, прилегавшие к южным частям Южной Америки, Африки и Австралии.

1.4.5. ШЕЛЬФОВЫЕ СООБЩЕСТВА ОТДЕЛЬНЫХ МОРЕЙ

Из краткого биогеографического очерка видно, что в течение палеогена, вследствие климатических изменений границы климатических поясов, а, следовательно, и биогеографических областей менялись, так что отдельные моря в разное время могли относиться к разным областям.

Поэтому описание **бентосных** сообществ отдельных морей дается в географическом, а не в биогеографическом порядке.

Краевые моря востока Атлантического океана

В раннем палеоэоцене на месте северо-западной Европы располагался залив Атлантического океана, относившийся к Бореальной области. Температура вод здесь была ниже, чем в последующее эоценовое время (*Buchardt*, 1977). В состав бентосных сообществ входили двустворчатые и брюхоногие моллюски, брахиоподы, мшанки, кораллы, иглокожие, губки, фораминиферы, **остракоды**, **баланусы**, **серпулиды** (*Cheetham*, 1971; *Floris*, 1980; *Gallagher*, 1991).

В приливно-отливной зоне на мягких грунтах жили ракообразные *Calianassa* и зарывавшиеся морские ежи *Brissopneustes*, а также губки *Dendriculites*, *Aphrocallistes* и др. и растительноядные **гастроподы** *Pleurotomaria*, *Cerithium*, *Acmaea* (*Rasmussen*, 1971).

В верхней сублиторали (до 50–80 м глубины), на карбонатных грунтах возникли органогенные постройки типа банок, сформированные **агерматипными** кораллами - октокораллами (*Moltkia*) и склерактиниями (*Dendrophyllia*, **Faksephyllia**, *Oculina*, реже **Syathoceras**, **Caryophyllia**, *Halophyllia*, **Parasmilia**). К этим банкам были приурочены гидроидные (**Stylasterina**), известковые губки (**Peronidella**), якорные **брахиоподы** ("**Rhynchonella**", "**Terebratula**", *Argyrotheca*), мшанки, **серпулиды**, криноидеи (*Syathidium*), циррипедии и другие ракообразные (*Dromiopsis*, *Galathea*), двустворчатые моллюски (устрицы, **пектинида**, *Cucullaea*, *Crassatellites* и др.), **гастроподы** (**Pleurotomaria**), **фораминиферы**, морские ежи, морские звезды, **офиуроидеи**. На глубинах 80–150 м формировались **мшанковые** банки ("рифовые холмы"), на рост и форму которых влияли течения. Мшанки были представлены родами **Floridina**, *Pachythecella*, **Porina**, **Onychochella**, **Columnotheca** и др. (**Thomsen**, 1983). На **мшанковых** постройках селились цементиrowавшиеся брахиоподы *Crania* и *Isocrania* и якорные "Terebratula" и **Carneithyris** (**Asgaard**, 1968). В нижней сублиторали на мягких илистых грунтах жили криноидеи **Bourgueticrinus**, прикреплявшиеся с помощью "усиков", свободно жившие мшанки (**Pavolinites**), брахиоподы, которые прикреплялись ножкой к мелким твердым частицам (**Terebratulina**, *Argyrotheca*) (**Johansen**, 1989).

В прибрежной зоне у берегов Англии в олигоцене на песчаных грунтах эстуария или опресненного залива с соленостью 15–25‰ доминировали сестонофаги - **эпифаунные** *Ostrea* и **инфаунные** *Sinodia*, вместе с которыми встречались эпифаунные сестонофаги **Mutilus** и инфаунные **детритофаги** *Nucula*. Эпибионтами устриц и других **двустворок** были сверлящие губки *Cliona*, **баланусы**, серпулиды и мшанки. Кроме этих групп здесь жили фораминиферы, среди которых преобладали *Nonion*, **остракоды** (**Harpycytheridea**, **Neocyprideis**), редко встречались гастроподы *Melanoides*.

В лагунах преобладали при наиболее высокой солености **двустворки** - инфаунные сестонофаги *Polymesoda*, вместе с которыми жили экологически сходные *Corbicula* и *Sinodia*, эпифаунные *Ostrea*, из **гастропод** - *Melanoides*, *Pollia*, **Potamides**, а также серпулиды. При меньшей солености исчезали *Sinodia*, *Ostrea* и серпулиды и появлялись *Mytilopsis* и *Potamomya*, а при наиболее низкой (но не при полном опреснении) - были распространены *Polymesoda*, *Corbicula*, *Mytilopsis*, *Potamomya*, *Melanoides* (**Daley**, 1972).

Краевые моря средиземноморской части "океана" Тетис

Испания, Южная Франция, Италия

Моря, располагавшиеся на территории Южной Европы, в течение всего палеогена относились к Тропической биогеографической области.

В палеоцене и первой половине эоцена у берегов были развиты заросли мангровых, с которыми были связаны поселения устриц (*Ostrea*) и разнообразных растительноядных гастропод (**Batillaria**, *Tumpanotonos*, *Pugazus*, **Nerita** и др.); реже встречались хищные (*Ampullina*) (юг Франции - **Plaziat**, 1970).

В районе юго-восточной Испании в верхней сублиторали на известково-песчаных грунтах на глубинах около 10 м жили кораллы, крупные фораминиферы, двустворчатые моллюски, гастроподы, морские ежи. При уплотнении грунта кораллы (*Goniagaea*) становились более многочисленными, из двустворчатых преобладали **биссусные** *Chlamys*, цементиrowавшиеся *Spondylus*, **Chama**, устрицы (**Cubitostrea**), неглубоко зарывавшиеся **Crassatella**, **венериды**, **кардииды** и др., часто встречались **тепловодные** гастроподы (**Turritella**, **Strombidae**, *Campanile*), серпулиды, кораллы *Leptomussa* и *Stylocaenia* (**Martinius**, **Molenaar**, 1991). На карбонатных грунтах мелководного шельфа были широко распространены крупные **бентосные** фораминиферы родов *Nummulites* и *Assilina* (**Martin-Closas**, **Serra-Kiel**, 1986).

В это же время (поздний палеоцен - ранний эоцен) в бассейне Тремп (запад Испании), представлявшем собой залив Атлантического океана, вероятно, во время трансгрессий соединявшийся с Тетисом (Gaemers, 1978), в условиях тропического климата, в лагунах при несколько повышенной солености на глинистых и известково-глинистых грунтах были распространены банки устриц **Crassostrea** и **Cubitostrea**, многочисленными были **гастроподы** как растительноядные (**Serratocerithium**, **Batillaria**, **Tumpanotonos**, **Pygazus**), так и хищные и **падаляды** (**Voluthilithes**, **Sycostoma**, **Ampullella**), **остракоды**, **фораминиферы** - **Miliolidae**, **Alveolinidae** и другие, причем их разнообразие увеличивалось в участках, привыкавших к открытой части залива. В приливно-отливной и прибрежно-мелководной зонах, на песчаных, алевроитовых, карбонатных грунтах жили **двустворки** (главным образом устрицы), гастроподы, морские ежи, остракоды, крабы, фораминиферы, **серпулиды**, много нор **Ophiomorpha**.

На мелководье карбонатной платформы в участках с высокой гидродинамикой, где господствовали известковые осадки с примесью песчаного и глинистого материала, селились в основном устрицы, было много морских ежей, некоторые гастроподы, из фораминифер **роталииды**. На известковых и известково-глинистых илах открытого мелководья господствовали разнообразные двустворчатые и брюхоногие моллюски. Из **двустворок** были распространены **эпифаунные** (**Mytilidae**, **Ostreidae**) и **инфаунные** (**Cardiidae**, **Lucinidae**), эпи- или **инфаунные** (**Carditidae**) сестонофаги, среди гастропод - растительноядные (**Cerithiidae**, **Seraphs**), растительноядные и детритофаги (**Rimella**), хищники (**Volutidae**, **Ancilla**). Вместе с ними жили морские ежи (**Conoclypus**), кораллы, мшанки, фораминиферы, остракоды, крабы, серпулиды. Местами в защищенных от **волнения** участках возникали луга зеленых водорослей **Neomeris**, **Belzungia**, **Halimeda**, **Ovulites**; с этими зарослями обычно были связаны растительноядные гастроподы **Velates** и другие, инфаунные двустворки **Pseudomiltha** и другие, морские ежи, мшанки, фораминиферы, остракоды. На отдельных участках карбонатной платформы на глубинах до **10–15 м** формировались рифы, **каркасостроителями** которых были кораллы с гемисферической и пластинчатой формой колоний. Кораллы часто были инкрустированы красными водорослями **Lithoporella**. К рифам были приурочены двустворчатые моллюски (устрицы, сверлильщики и др.), гастроподы, морские ежи, крабы, остракоды, одиночные кораллы, фораминиферы, мшанки, серпулиды, а также зеленые водоросли (**дазикладиевые**, **Halimeda**, **Acicularia**). Наряду с коралловыми рифами на глубине до **25–30 м** возникали и кораллово-водорослевые и водорослевые постройки. На больших глубинах (**40–70 м**) в спокойной обстановке коралловые рифы состояли из гемисферических и ветвистых колоний. Наряду с кораллами в строительстве этих рифов принимали участие инкрустирующие красные водоросли, а среди рифолюбов были двустворчатые моллюски (сверлильщики, инфаунные устрицы, **пектиницы**, **Spondylus** и др.), растительноядные гастроподы (**Velates** и др.), морские ежи (**Porocidaris** и др.), мшанки, одиночные кораллы, губки, фораминиферы (**Nummulites**, **Operculina**, **Assilina**, **Discocyclusina** и др.), крабы. Для **зарифовых** участков были характерны фораминиферы (**милиолиды**, **альвеолиниды**, **Orbitolites**), мшанки, моллюски, морские ежи, остракоды, крабы, серпулиды, красные и зеленые водоросли. В зоне передового рифа (глубина **25–30 до 50 м**) жили фораминиферы (**Nummulites** и др.), мшанки, одиночные кораллы, двустворки (устрицы и др.), гастроподы (**Velates** и др.), серпулиды, крабы; обычными были красные водоросли **Distichoplax**.

Мористее рифов на открытом шельфе сообщества сменяли друг друга по мере отдаления от берега и увеличения глубин. На глубинах около **50 м** на известковых и **глинисто-известковых** грунтах в зоне течений преобладали устрицы и неправильные морские ежи (**Conoclypus**, **Opissaster**), частыми были и другие двустворки (**Cardiidae**, **Pectinidae**, **Crassatella** и др.), а также гастроподы, кораллы (главным

образом колониальные), крабы, **остракоды, серпулиды**; много было водорослей (**Lithothamnium**, **Lithoporella**, **Corallina**, **Halimeda**, **Acicularia**, **дазикладиевые**). В более тиховодных участках многочисленными были **инфаунные** двустворки **Pseudomiltha** и растительнойядные **гастроподы** **Velates**, но остальная часть сообщества соответствовала по составу предыдущему. К зарослям зеленых водорослей (**Halimeda**, **дазикладиевые**) были приурочены морские ежи (**Opissaster**), двустворки (**Cardiidae**), гастроподы хищные и растительнойядные, ветвистые кораллы. На глубинах до 100 м на глинисто-известковых грунтах местами преобладали моллюски - **эпифаунные** (**Chamidae**, **Pectinidae**, **Ostreidae**, **Mytilus**, некоторые **Carditidae**) и **инфаунные** (**Cardiidae**, **Lucinidae**, **Crassatella**, **Fimbria**, некоторые **Carditidae**) двустворки - сестонофаги, хищные (**Naticidae**, **Ancilla**) и растительнойядные (**Rimella**, **Seraphs**) гастроподы, кроме которых здесь жили морские ежи (**Maretia**, **Ditremaster**, **Porocidaris**), **брахиоподы** (**Terebratula**), мшанки, одиночные и колониальные массивные и ветвистые кораллы, остракоды, крабы, серпулиды, **фораминиферы** (**Nummulites**, **Operculina**, **милиолиды**, реже **Alveolinidae**, **Orbitolites**, **Assilina**). Водоросли были представлены красными (**Lithothamnium**, **Lithoporella**) и зелеными (**Halimeda**, **дазикладиевые**). На некоторых участках господствовали неправильные морские ежи - **Schizaster**, **Linthia**, **Ditremaster**; кроме них встречались **Maretia**, **Trachyaster**, **Conoclypus**, реже — правильные **Rhabdocidaris**, **Porosoma**, **Thylechinus**. Наряду с ними существовали те же группы, что перечислены выше. Местами было много одиночных кораллов **Patallophyllia**. Глубже (50–100 м) на чисто карбонатных илах в условиях довольно высокой гидродинамики из фораминифер преобладали **Nummulites**, частыми были милиолиды, **альвеолиды**, **Discocyclus** и др. Многочисленными были мшанки **Idmonea**, **Biflustra**, **Besselina** и др., морские ежи (**Linthia** и др.), двустворчатые и брюхоногие моллюски. Селились здесь одиночные и колониальные кораллы, серпулиды, крабы, обычными были красные (**Lithothamnium**, **Lithoporella**, **Corallina**, **Districhoplax**) и зеленые (**Halimeda**, **дазикладиевые**) водоросли. На глубинах около 100 м и несколько глубже (но не более 150 м) на известковых и глинисто-известковых илах сообщества состояли из моллюсков, фораминифер, мшанок, мелких брахиопод, губок, одиночных кораллов, морских ежей, криноидей, остракод, серпулид и др. червей. Моллюсковые сообщества состояли из **двустворок - эпифаунных** (**Pectinidae**, **Carditidae**, **Arcidae**, **Ostrea** и др.), **семиинфаунных** (**Musculus**) и **инфаунных** (**Cardiidae**, **Veneridae**, **Crassatella**, **Pholadomya**, **Thyasira**) сестонофагов и детритофагов (**Nuculidae**), скафопад (**Dentalium**) и гастропод - хищников (**Buccinoidea**, **Turridae**, **Athleta** и др.) и сестонофагов (**Turritellidae**). Из фораминифер обычными были **Operculina**, **Discocyclus**, **Assilina**, из мшанок — **Idmonea**, **Beisselina**. Одиночные кораллы были представлены родом **Trochocyathus**. На уплотненном илу селились криноидей **Conocrinus**. Местами было много червей - сестонофагов **Ditrupea**. В наиболее удаленной от берега зоне открытого шельфа на **известково-глинистых** илах наиболее многочисленными были сестонофаги - гастроподы **Turritella** и **Sigmesalia**, а также хищные **Naticidae**. Здесь жили, кроме того, фораминиферы (**Assilina**, **Operculina** и др.), мшанки (**Lunulites**, **Beissalina** и др.), одиночные кораллы **Trochocyathus**, губки, мелкие брахиоподы, морские ежи, двустворки из семейств **Carditidae**, **Mytilidae**, **Crassatellidae**, **Nuculanidae**, остракоды, серпулиды (**Gaemers**, 1978).

В среднем — позднем эоцене в морях на территории южной Франции, восточной Испании и Италии в **бентосных** сообществах также господствовали моллюски, наряду с которыми существовали и представители других групп беспозвоночных - **фораминиферы**, кораллы, мшанки, морские ежи и др. На прибрежном мелководье селились многочисленные кораллы, двустворчатые моллюски (**Barbatia**, **Glycymeris**, **Pinna**, **Spondylus** и др.) и гастроподы, среди которых было много хищников (**Ampullina**, **Cypraea**, **волютиды**, **Conidae**, **Murex**, **Natica** и др.), а также многочисленные фораминиферы (**Nummulites**, иногда строившие банки,

Operculina, Heterostegina, **Rotalia**, **Miliolidae**, Discorbis и др.). В сообщества верхней сублиторали на глубине до 30 м входили двустворчатые моллюски - **инфаунные** (Solenocurtus, **Solen**, Panopea, Pholadomya, Thracia, **Lucina**, Tellina, Laevicardium), **семиинфаунные** (Vulsella, Modiolus) и **эпифаунные** (**Arca**, **Barbatia**, **Plicatula**, Chlamys, Chama и др.) **сестонофаги** и сверлильщики (Lithophaga, Teredo), **гастроподы** - растительоядные (Turbo, **Trochus**, Potamides, Triphora, Capullus, Terebellum и др.), хищники (Natica, **Ampullina**, **Murex**, **Conus** и др.) и сестонофаги (**Turritella**), **скафоподы** (Dentalium). Глубже (30–70 м) были распространены двустворки - инфаунные (**Meretrix**, **Venericardia**, Tapes, Corbula, **Cultellus**) и семиинфаунные (Pinna) сестонофаги и растительоядные и хищные гастроподы Mathilda, **Architectonica**, Tumorotonos, Xenophora, Athleta, **Scala** и др. (Reato, 1983). Местами на мелководье формировались коралловые рифы, ядро которых в основном состояло из Goniopora и Actinacis, а сопровождавшими их формами были Acropora, Astreopora, **Caulastrea**, Favia, **Antiquastrea**, Diploria, **Leptoria** и другие более редкие. В краевой части рифов, обращенной к открытому морю, разнообразие кораллов было еще больше. К кораллам здесь присоединялись **кораллиновые** водоросли и **фораминиферы**. В менее благоприятных условиях, при значительном приносе терригенного материала или на нестабильных грунтах разнообразие кораллов резко падало и возникали **олигомикстные** сообщества из массивных Actinacis или из Astreopora и Goniopora и более редких немногих других родов (**Arcopora**, Caulastrea, Antiquastrea), вместе с которыми селились кораллиновые водоросли и в меньшем количестве фораминиферы и мшанки. Вблизи берегов типа клифа для кораллов были характерны **табулярные** формы роста, когда тарелкообразные или уплощенные массивные колонии росли друг над другом, но не обрастали друг друга. По-видимому, такой тип роста был адаптацией к абразии гальками и обломками скелетов кораллов в условиях активной гидродинамики (Vergneau, 1964; Piccoli, Savazzi, 1983; Teixell, **Serra-Kiel**, 1988).

В более глубоководных частях сублиторали, на глубинах до 100 м, на известково-глинистых мягких грунтах селились свободно лежащие одиночные кораллы рода Patallophyllia, способные, сопротивляясь захоронению илом, переворачиваться и возвращаться к исходному состоянию. Комменсалами кораллов были **митилиды** Botula (Savazzi, 1982). Из **фораминифер** в этих условиях преобладали Globulina, Spiroplectammina, Uvigerina, **Bolivina**, **Gyroidinoides**, Cibicidoides, Melonis (Barbin, Keller-Grünig, 1991).

В нижней сублиторали на **кремнисто-кlastических** грунтах на глубинах около 130 м и ниже были развиты сообщества мшанок и кремневых губок, представленные тремя типами. Ближе к берегам возникали **мшанковые** "протуберанцы," состоявшие из очень крупных многослойных колоний, вместе с которыми существовали более мелкие цилиндрические (**Metrarabdotos**) и **винкуляриформные**.

Мористее была расположена зона иловых холмов с мшанками Metrarabdotos, **винкуляриформными** и **адениформными**, реже крупными многослойными. Эти холмы возникали за счет задержки тонких илстых частиц колониями мшанок и, возможно, другими, не сохранившимися организмами (например, горгонариями). Эта зона переходила постепенно в зону иловых холмов с кремневыми губками из отрядов Lychinskida (Plocoscyphia и др.) и Dictyda (**Craticularia**, Pseudoguettardia), селившимся на уплотненном грунте в условиях почти полного отсутствия седиментации; местами вместе с **губками** встречались **одиночные** кораллы **Dendrophyllia** (Serra-Kiel, Reguant, 1991).

В олигоцене в *районе южной Италии* (**Bosellini, Russo, 1992**) отмечено формирование рифа, ядро которого состояло из кораллов, обросших **кораллиновыми** водорослями и инкрустирующими фораминиферами. Среди кораллов доминировали гемисферические и пластинчатые Porites, Goniopora, Actinacis, массивные Thegioasteracea, **меандроидные** колонии Leptoperia и Hydnohpora; более редкими были

Favites, Favia, **Tarbellastraea** и другие. Рифолюбями были **гастроподы**, **двустворки**, **фораминиферы** (**лепидоциклины**, **роталииды**, **оперкулины**, **нодозарииды** и др.), иглокожие. На рифовой платформе поселения кораллов были плотными, но они не образовывали жесткого каркаса; среди них преобладали шаровидные *Goniopora* и **Porites**, массивные и ветвистые *Astreopora* и другие; много здесь было кораллиновых водорослей, крупных (**Nephrolepidina** и др.), инкрустирующих и других фораминифер и **гастропод**. Скелеты кораллов были иссверлены **двустворками** и губками. В районе передового рифа, в его более глубоководной части селились многочисленные фораминиферы (крупные лепидоциклины, а также роталииды, оперкулины и др.). В зоне тылового рифа из кораллов преобладали гемисферические *Goniopora*, столбчатые *Porites*, пальцевидно-веерообразные *Tarbellastraea* и другие, представленные отдельными колониями и небольшими поселениями; многочисленными были **кораллиновые** водоросли, а также гастроподы, двустворчатые моллюски, морские ежи, фораминиферы.

Северная Африка

В лагунах южных берегов западного Тетиса в районе Марокко в эоцене на илистых грунтах существовали поселения устриц (**Ostrea**) и заросли **кодиевых** водорослей. Эпибионтами устриц были мшанки, **серпулиды**, молодь устриц; отмечались также сверления полихет. На песчаных грунтах прибрежной зоны селились мшанки, устричные и другие более редкие двустворчатые моллюски, гастроподы, крабы, фораминиферы (главным образом милиолиды); местами - заросли **дазикладиевых** (*Neomeris*, **Acicularia**) и кодиевых (*Ovulites*, *Halimeda*) водорослей (Geyer, Herbig, 1988).

Сходные сообщества существовали в раннеэоценовое время в районе Верхнего Египта. Здесь на **приливно-отливной** равнине на известковых и **известково-глинистых** илах жили в основном **остракоды**. В лагунах при умеренной или низкой гидродинамике на известковых илах наблюдались заросли дазикладиевых и кодиевых зеленых водорослей, среди которых преобладали **Carpathoporella**, *Ovulites*, *Halimeda*, *Belzungia*. Многочисленны здесь были милиолиды и другие фораминиферы и остракоды, меньшую роль играли двустворчатые и брюхоногие моллюски, мшанки, иглокожие. В прибрежной зоне формировались банки устричными, а мористее в условиях умеренной или довольно сильной гидродинамики возникали банки из крупных фораминифер — нуммулитов, *Operculina* и *Discocyclusina*, с которыми ассоциировали двустворчатые моллюски и иглокожие (Keheila, El Ayyat, 1990).

Центральная Франция (Парижский бассейн)

Среднеэоценовый Парижский бассейн представлял собой часть обширного залива Тетиса, занимавшего как восток Западной Европы, так и всю Центральную и Восточную Европу. **Парижский** бассейн находился вблизи границы Тропической и Бореальной биогеографической областей. Донные сообщества этого мелководного моря были очень разнообразны. Так в прибрежных лагунах Парижского бассейна, где соленость была несколько понижена, жили **эпифаунные** устричные, *Brachidontes*, *Anomia*, а также **инфаунные** *Cardiidae* (*Trachycardium*, *Nemocardium*) *Lucinidae*, *Veneridae* (*Venus*, "**Meretrix**", *Callista*), *Gari*, *Corbula*; из гастропод обычными были растительноядные и хищные. На песчаном мелководье сообщества состояли из разнообразных **двустворок** - сестонофагов: **эпифаунных** *Chlamys*, **Lentipecten**, *Lima*, *Spondylus* и **инфаунных** *Saxolucina*, *Trachycardium*, *Nemocardium*, **Loxocardium**, *Venus*, *Callista*, "**Meretrix**", *Carditidae*, **Solenocurtus**, *Corbula*. Многочисленными были и гастроподы - растительноядные (*Diastroma*, *Cerithium*, **Terebellum** и др.), хищные (*Ampullina*, **Rostellaria**, *Galeodea*, *Cypraedia*, *Cypraea* и др.), **сестонофаги** (*Turritella*, *Xenophora*). На **известково-глинистых** грунтах прибрежного

мелководья при относительно высокой гидродинамике мелководные сообщества также были весьма разнообразны и состояли из **эпифаунных** (*Arca*, *Barbatia*, *Glycymeris*, *Vulsella*, *Chlamys*, *Pecten*, *Spondylus*, *Plicatula*, *Lima*, *Pycnodonte*, *Gryphaeostrea*, **Alectryonia**, *Ostrea*, *Chama*) и **инфаунных** (*Crassatella*, *Lucinidae*, **Carditidae**, *Cardiidae*, *Venus*, **Solenocurtus**, **Gari**, **Solen**, *Pholadomya*) **сестонофагов** и гастропод - растительноядных (*Trochus*, *Pleurotomaria*, *Diastoma*, *Cerithium*, **Terebellum**, *Tibia* и др.), хищных (**Polinices**, *Uxia*, **Rostellaria**, *Cassis*, **Galeodea**, *Voluta*, *Volutilithes*, *Conus*, *Actaeon* и др.), растительноядных и/или **детритофагов** (*Rimella*), сестонофагов (**Turritella**, *Xenophora*), хищных и/или падалеядов (*Siphonalia*). Вместе с моллюсками жили многочисленные крупные **фораминиферы** (**Nummulites**, **Discocyclusina**) и морские ежи.

На таких же грунтах прибрежного мелководья местами развивались поселения мшанок, вместе с которыми селились устричные (*Ostrea*, *Pycnodonte*, *Gryphaeostrea*, *Alectryonia*), *Chlamys*, *Glycymeris*, *Spondylus*, реже инфаунные *Crassatella*, "**Lucina**", *Venus*, растительноядные **гастроподы** *Pleurotomaria* и *Tibia*. С зарослями ламинарий на известковых илах были связаны растительноядные гастроподы *Terebellum*, *Neritopsis* и др. и **эпифаунные двустворки** (**Lentipecten**, *Spondylus*), здесь жили и хищные (*Galeodea*, *Syngnathia*) гастроподы и сестонофаги *Turritella*. В зоне **кораллиновых** известковых водорослей селились прикреплявшиеся биссусом (*Chlamys*, *Lentipecten*, **Pseudamussium**, *Lima*) и цементиовавшиеся (*Spondylus*), реже инфаунные (*Thracia*) двустворки и гастроподы - растительноядные (*Neritopsis*, *Velates*, *Terebellum* и др.), хищники (*Ampullina*, *Rostellaria*, *Galeodea*, *Ficus* и др.), сестонофаги (*Turritella*) (*Piccoli*, *Massari* **Degasperri**, 1968; *Piccoli*, **Savazzi**, 1983).

Палеоценовые и эоценовые платформенные и краевые моря Восточной Европы и Западной Азии

Большая часть территории этого обширного региона была занята морями, являвшимися северной окраиной Тетиса.

Венгрия

В эоценовое время территория Венгрии представляла мелководную прибрежную зону северной части "океана" Тетис. На илистых грунтах в лагунах, при пониженной солёности жили солоноватоводные (*Dreissena*, *Corbicula*, *Melanopsis*, **Melania**) и **эвригалинные** морские (*Brachidontes*, *Anomia*, *Pyrazus*, *Cantharus*, **Tumpanotonos**) двустворчатые и брюхоногие моллюски. Преобладали эпифаунные сестонофаги - двустворки (*Dreissena*, *Brachidontes*, *Anomia*), а среди гастропод - фитофаги и/или **детритофаги** (*Tumpanotonos*, *Pyrazus*, *Melanopsis*, *Melania*), реже встречались хищники и/или **падалеяды** (*Cantharus*), а среди **двустворок** - инфаунные сестонофаги (*Corbicula*). В прибрежной зоне на песчаных, илистых, илисто-песчаных грунтах, при несколько пониженной солёности селились как эпифаунные (*Arca*, *Anomia*), так и инфаунные (*Textivenus*, "**Meretrix**", *Corbula*) двустворки - сестонофаги и детритофаги (**Arcopagia**) и гастроподы: растительноядные (**Zebrina**), растительноядные и/или детритофаги (*Bittium*), хищники и/или падалеяды (**Centharus**, *Cylichna*). На **песчано-глинистых** грунтах мелководного открытого шельфа, при достаточно высокой гидродинамике преобладали двустворчатые моллюски: сестонофаги инфаунные (*Linga*, *Pelecypora*, *Trachycardium*, **Fimbria**, *Pholadomya*, *Crassatella*) и эпифаунные (*Ostrea*, *Anomia*, *Pteria*, *Chlamys*, *Musculus*) и гастроподы: растительноядные (**Calliostoma**), растительноядные и/или детритофаги (**Melanatria**, *Tumpanotonos*, **Strombus**), хищные (*Ampullina*), детритофаги (*Terebellum*), сестонофаги (*Turritella*); менее распространены были двустворки-детритофаги (*Nucula*, *Psammobia*). Многочисленны фораминиферы, в том числе крупных (*Nummulites*) (**Kecskemétiiné Körmendy**, 1990).

Польша

В раннем палеоцене (даний) сублиторальные сообщества состояли из двустворчатых **моллюсков**, среди которых преобладали **эпифаунные** сестонофаги *Gryphaea* и *Cucullaea* и инфаунные детритофаги *Nucula*, и **гастропод** - **эпифаунных** растительноядных, или соскребающих (**церитиды**, *Rhinoclavis*) и хищников (*Euspira*, *Scaphella*, *Clavilithes*, *Surcula*) и **инфаунных сестонофагов** (**Arrhoges**) и хищников (*Ampulospira*). Обычными были двустворки *Crassatella*, реже — *Pholadomya* и некоторые другие. Жили здесь также одиночные кораллы **Stephanocyathus**, полихеты **Glomerula**, морские ежи - эпифаунные детритофаги - *Diplodetus* и *Echinocoris* (*Machalski*, *Walaszczyk*, 1987).

В позднем палеоцене в привислииском участке на мелководье (глубины 30–60 м) при нормальной солености, на песчаных грунтах, местами с зарослями водной растительности в условиях высокой гидродинамики жили разнообразные двустворчатые и брюхоногие моллюски: среди первых - эпифаунные (устричные), инфаунные ("**Lucina**", "**Cardium**", *Crassatella*, "**Pitar**") эпифаунные и/или семиинфаунные (*Cucullaea*) сестонофаги и инфаунные детритофаги (*Nucula*), а среди гастропод - инфаунные сестонофаги (**Turritella**), растительноядные и детритофаги (**Metacerithium**, *Scalagia*), сестонофаги и детритофаги (**Aporrhais**), хищники (*Natica*, **Pleurotoma**). В прикарпатском районе в близких условиях преобладали также моллюски: из **двустворок** - в основном инфаунные сестонофаги (*Limopsis*, *Corbula*, "**Phacoides**", "**Venericardia**"), реже детритофаги (*Nucula*, *Nuculana*); встречались и эпифаунные и/или **семиинфаунные** сестонофаги *Cucullaea*, а из гастропод - растительноядные (*Cerithium*), сестонофаги (*Turritella*), хищные *Cypraea* (*Krach*, 1974). Среди фораминифер преобладали виды родов *Bolivina*, *Bulimina*, *Valvulineria*, *Cassidulina*, *Elphidium*, *Cibicidoides*.

На больших глубинах (более 100 м) в районах Западных Карпат в условиях дефицита кислорода **фораминиферы** были представлены родами *Uvigerina*, *Heterolepa*, *Caucasina*, *Fursenkoina*, *Pullenia* и др. (*Sutovska*, 1990).

Крым

В палеоцене на сублиторали этого краевого моря "океана" Тетис на глубинах до 100 м на **известково-песчано-глинистых** грунтах располагалось сообщество эпифаунных сестонофагов *Ostrea* — *Chlamys*, в которое, кроме руководящих форм, входили *Anomia*, *Spondylus*, *Modiolus*, относившиеся к той же этолого-трофической группировке, а также инфаунные сестонофаги (*Corbula*, **Solen**, "**Cardium**"), а из гастропод растительноядные *Fissurella*. Из фораминифер для верхней сублиторали были характерны **милиолиды**, **роталиды**, **аномалиниды**, **булиминиды**. В более глубоководной части сублиторали на **песчано-илистых** грунтах преобладали инфаунные формы - двустворчатые сестонофаги ("**Meretrix**" и другие венериды, *Crassatella*, *Arctica*, "**Cardium**", *Protocardium*, "**Lucina**", **Solen**) и реже детритофаги (*Nucula*) и **гастроподы** (сестонофаги *Turritella*, хищные *Natica* и др.). Из эпифаунных форм отмечались **пектиниды**, которые могли плавать (*Lentipecten*). Здесь преобладали **бентосные** фораминиферы из атаксофрагмид, аномалинид, булиминид (**Куличенко**, 1958, 1959; Морозова, 1960). Местами возникали **мшанковые** постройки (бат - Горбач, 1966).

В эоценовое время в верхней части сублиторали на песчаных, песчано-глинистых и карбонатных грунтах донные сообщества состояли из двустворчатых моллюсков - эпифаунных сестонофагов (*Chlamys*, *Lentipecten*, *Spondylus*, *Ostrea* и других устричных, *Anomia*, *Deuteromya*, *Vulsella*, *Lima*, **Chama**), более редких инфаунных ("**Lucina**", **кардииды**, *Crassatella*, **Solen** и некоторые другие) и **семиинфаунных** (*Glycymeris*) сестонофагов, гастропод, среди которых обычными были растительноядные (*Pleurotomaria*, *Cerithium*, *Strombus*) и хищные (*Natica*, *Cypraea*, **Rostellaria**), фораминифер, в том числе крупных (нуммулиты, *Discocyclusina*,

Assilina, Asterocyliina и др.), брахиопод (Terebratulina, Megathyris, Gryphus), строивших рифы **кораллов**, морских ежей, крабов. Обычными были заросли **кораллиновых** водорослей (Куличенко, 1959, 1967; Дидковский и др., 1971; Зелинская, 1971; **Портная**, 1976).

На ббльших глубинах (до 80–100 м) на известковых илах в среднеэоценовое время существовали разнообразные сообщества моллюсков, которые слагались как **эпифаунными** (Chlamys, Lentipecten, Palliolum, **арциды**, Lima, Limatula, Spondylus, Ostrea и другие устричные, Mytilus, Deuteromya, Vulsella и др.), так и **инфаунными** (Crassatella, Trapezium, Nemocardium, Corbula, Thracia, Pholadomya и др.) сестонофагами. Среди гастропод здесь жили растительоядные (Pleurotomaria, Terebellum), сестонофаги (Vermetus, Calyptraea), хищные и/или **падаляды** (Ampullina, Clavilithes, **Voluta**, Conus, Cassidaria). Встречались здесь и нуммулиты.

В позднеэоценовое время в районе Крыма на уплотненных илах, в условиях низкой гидродинамики, на глубинах около 200 м были распространены мобильные способные плавать Proeamussium, Palliolum, **Limidae**, **эпифаунные** неподвижные Ruspodonte, **инфаунные** сестонофаги (**Thyasira** и др.) и детритофаги (**скафоподы** Dentalium) (Куличенко, 1958, 1959; Мерклин, 1969).

Днепроовско-Донецкая впадина и Причерноморье

В палеоэоценовое время в нормально-соленом тепловодном бассейне этого региона в прибрежной зоне на **песчано-глинистых** грунтах селились **двустворки** - эпифаунные и **семиинфаунные** (Arca, Glycymeris, Cucullaea) и инфаунные сестонофаги (Corbula, Crassatella, Venericardia) и детритофаги (Nucula, Nuculana), **гастроподы** (Patella, Capulus, Emarginula), хитоны, мшанки, **серпулиды**, крабы. Местами возникали банки из устричных (Ostrea, **Amphidonte**, **Gryphaea**). Обычными были фораминиферы - **аномалиниды**, **роталииды**, **полиморфиниды**, **булиминиды**, **милиолиды**.

На песчаных грунтах сублиторали, на глубинах 25–75 м, вероятно, к зарослям водорослей были приурочены многочисленные разнообразные гастроподы - растительоядные (Cerithium, **Fissurella**, Patella, Rissoina, **Scala**, Gibbula и др.) и хищные (**Mitra**, Pseudoliva, Ancilla, **Turricula**, Borsonia и др.) и эпифаунные двустворки Chlamys. На свободных от водорослей участках селились инфаунные двустворки (Here, CaviLucina, Corbula, Crassatella и др.), инфаунные гастроподы **Turritella**, а также эпифаунные устрицы, Spondylus, одиночные кораллы (**Cariophyllia**, Microbasia), цементно-прикреплявшиеся на створках живых или мертвых моллюсков. Вне зарослей водорослей на рыхлых песчано-глинистых с детритом грунтах на глубинах 10–50 м бентос был представлен разнообразными двустворчатыми моллюсками — эпифаунными (**Barbatia**, **Arca**, **Arcopsis**, Spondylus, Ostrea, Chlamys, Chama и др.), эпифаунными и/или **семиинфаунными** (Cucullaea, Cardita, Glycymeris) и инфаунными (Crassatella, Callista, Lucina, Thracia, Cultellus, Pholadomya и др.) сестонофагами и инфаунными детритофагами (Nucula, Nuculana, Tellinidae), а также разнообразными гастроподами - эпифаунными растительоядными (Cerithium, Pleurotomaria, Bittium, Fissurella, Rissoina), хищными (Cypraea, Cassidaria, Murex, Ficus, Fusus, Athleta, Ampullina), сестонофагами (Turritella, Vermetus, Calyptraea). Встречались здесь скафоподы (Dentalium), кораллы (Heliopora, Pleurocora, Actinastraea, **Saryophyllia**, Microbasia и др.), морские ежи, губки, мшанки, крабы, **остракоды**, **брахиоподы** (Terebratula, Argyrotheca, Crania), а также **фораминиферы**, составлявшие ряд комплексов, в которых господствовали Cibicides, Grittulina, Miliolidae, Anomalina, **Pararotalia** и некоторые другие, т.е. почти исключительно известковые формы.

На глубинах около 100 м и несколько больше на мягких песчано-глинистых и глинистых илах бентос был значительно обеднен: здесь жили морские ежи и мелкие фораминиферы — известковые Pulsiphonina, Cibicides, Anomalina, Eponides, Parrella и редкие песчаные (Textulariella, Heterostomella и др.) (Дидковский и др.,

1971; Макаренко, 1970, 1971, 1976; Зелинская, 1971; Морозов, Савронь, 1975; Коненкова, 1975).

В эоцене в этом бассейне, также при нормальной солености и в условиях тепловодного режима на глубинах от 10–15 до 30–50 м на песчаных грунтах, местами с зарослями водной растительности донные сообщества состояли из многочисленных разнообразных двустворчатых моллюсков - **эпифаунных** (*Chlamys*, *Ostrea*, *Spondylus*, **Arca**, *Musculus*, *Chama* и др.), **семиинфаунных** (*Modiolus*, *Glycymeris*, *Limopsis*, *Pinna*) и **инфаунных** (*Lucina* и другие *Lucinidae*, *Pitar*, *Callista*, *Lentidium*, *Corbula*, **Carditidae**, *Cardiidae*, *Arctica*, *Glossus*, *Panopea*, *Crassatella* и др.), в том числе трубокжилы (**Eufistulana** и *Clavagella*) сестонофагов и инфаунных детритофагов (*Nucula*, *Nuculana*, **Angulus**, *Arcopagia* и др.) и гастропод — хищных (*Natica*, *Actaeon*, *Scaphander*, *Cassidaria*, *Pleurotoma*, *Voluta*, *Mitra*, *Murex*, **Fusus**, *Athleta*), растительноядных (*Rissoa*, *Strombus*, *Gibbula* и др.), сестонофагов и/или детритофагов (**Aporrhais**, *Naustator* и др.), многочисленных фораминифер, в том числе крупных *Nummulites*, *Discocyclusina*, *Assilina*, *Operculina*, скафопод **Dentalium**, серпулид (**Glomerula**, **Rotularia**, **Ditropa**, *Protula*, *Hanulus*), иногда образовавших банки. Жили здесь также редкие **брахиоподы** (*Terebratulina*, *Megathyris*, *Terebratula*, *Agyrotheca*), мшанки, морские ежи, крабы, **нектобентосные** рыбы. Обычными были поселения водорослей, главным образом багряных. Местами встречались кораллы (*Astraeopora*), комменсалами которых были сверлильщики - **двустворки** *Gastrochaena*, селившиеся также в отмерших колониях кораллов и в раковинах устриц; другими сверлильщиками кораллов и устриц были **фолаиды** *Aspidopholas*.

Глубже, в условиях низкой гидродинамики, на **мягких** илистых и алевроитово-песчаных грунтах преобладали **инфаунные детритофаги** (*Nucula*, *Nuculana*) и сестонофаги (*Thyasira*, **Nemocardium**) (Дидковский и др., 1971; Зелинская, 1971; Зерneckий, 1971; Мороз, Савронь, 1975; **Белокрыс**, 1991а, б, 1992).

Предкавказье

В палеоценовое время в зоне нижней сублиторали - псевдоабиссали, на глубинах около 200 м, на мягких илисто-песчаных грунтах, при низкой гидродинамике, нормальной солености и хорошей аэрации господствовали инфаунные детритофаги (*Nuculana*, *Nucula*, *Solemya*) и **сестонофаги ("Meretrix")**; часто встречались относившиеся к инфауне: детритофаги **"Tellina"**, сестонофаги *Nemocardium*, *Thyasira*, **люциниды**, *Corbula*, *Panopea*, *Pholadomya*, *Arctica* и др. и мелкие **эпифаунные** *Chlamys*, а из гастропод хищники *Pleurotoma*, *Actaeon* и инфаунные сестонофаги/детритофаги *Aporrhais*. Многочисленными были морские ежи *Linthia*, реже *Hemiaster*. В нижней и средней сублиторали на глубинах 50–150 м на **песчано-глинистых** грунтах, при **умеренной** гидродинамике преобладали сестонофаги - эпифаунные *Chlamys*, *Ostrea*, *Pecten*, **семиинфаунные** *Glycymeris*, *Cucullaea*, инфаунные неглубоко зарывавшиеся *Arctica*, **"Meretrix"**, *Cardiidae*. В верхней сублиторали на песчаных и песчано-глинистых грунтах, при активной гидродинамике сообщества **двустворок** также состояли из эпифаунных (*Ostrea*, **Pteria**, *Chlamys*, *Pecten*), семиинфаунных (*Pinna*, *Glycymeris*), инфаунных неглубоко зарывавшихся (**"Meretrix"**, *Arctica*, **Astarte**), реже глубоко зарывавшихся (*Lucina*, *Thyasira*, *Panopea*) сестонофагов и редких детритофагов (*Nucula*) (Семенова, 1955, 1959).

В эоцене в этом районе сохранились условия нижней **сублиторали** - псевдоабиссали с глубинами 200–300 м, где макробентос практически отсутствовал, на карбонатных илах жили многочисленные **бентосные фораминиферы**. Относительно глубоководные двустворчатые моллюски известны только из самых верхов эоцена: сестонофаги - эпифаунные, вероятно, способные плавать *Propeamussium*, *Palliolium*, *Lentipecten*, *Limatula*, семиинфаунные *Limopsis*, *Bathyarca*, лежавшие на илу *Rusnodonte*, инфаунные *Megaxinus*, *Goniomyrtea*, *Cardiomya* и детритофаги *Nuculana* и некоторые другие (Попов и др., 1993).

Море восточной части Малого Кавказа

В позднем палеоцене на востоке Малого Кавказа располагался нормально-морской **тепловодный** бассейн. На **органогенно-обломочных** карбонатных песках мелководья здесь господствовали крупные **фораминиферы** Nummulites, Operculina, а также Ranikothalia и мелкие (Cibicides, Asterigerina, Anomalina и др.).

На глубинах **30–50 м** на **песчано-глинистых** и **известково-глинистых** грунтах в условиях умеренной гидродинамики существовало сообщество "**Cardita**"–**Scalaria**, в которое входили, кроме "**Cardita**", другие двустворки - **сестонофаги** (люциниды, **кардииды**, **арциды**, Pecten), а также детритофаги (Nuculana, Nucula). Гастроподы **Scalaria** относились к растительноядным, встречались также хищные **гастроподы** Natica. Наряду с моллюсками здесь жили одиночные кораллы. На **больших** глубинах на известковых илах отмечалось сообщество **семиинфаунных** сестонофагов Glycymeris и морских ежей Echinanthus (Бабаев, 1968; Ализаде и др., 1968, 1980, 1988; Мамедов и др., 1975).

В раннем - среднем эоцене на песчаных и песчано-глинистых грунтах на глубинах не более **30–50 м** преобладали двустворки - сестонофаги **семиинфаунные** и **инфаунные** неглубоко зарывавшиеся ("**Cardium**", Carditidae, Crassatella, **Limopsis**, Fimbria, Pitar, Corbula, Glycymeris); глубоко зарывавшиеся (Lucina, Siliqua) и **эпифаунные** (Variamussium, Lima, Spondylus, **Arca**, Ostrea) были характерными формами, реже к ним присоединялись инфаунные детритофаги (Nuculana, Tellinidae). Из гастропод встречались сестонофаги (инфаунные Turritella, эпифаунные **Vermetus**), а также хищники Eptonium и Conus и растительноядные Trochus. Жили здесь также морские ежи, **скафоподы** Dentalium, **остракоды**, мшанки. Локально формировались устричные банки и встречались колониальные кораллы. На песчаных грунтах были обильны крупные фораминиферы (Nummulites, Operculina, Alveolina).

На **больших** глубинах (около 80 м) на песчано-глинистых грунтах, иногда в условиях некоторого дефицита кислорода господствовали двустворки - инфаунные сестонофаги (Corbula, Lucina) и детритофаги (Nuculana), жили также гастроподы, морские ежи, из фораминифер встречались **орбитоиды**. Глубже 100 м, а временами и на меньших глубинах бентос был обеднен и малочислен из-за нарушенного газового режима.

Близкие по составу сообщества были и в позднем эоцене. На песчаных грунтах мелководий при активной гидродинамике жили многочисленные Nummulites, Operculina, Discocyclus, Alveolina, двустворки (устрицы, Chlamys, Cardidae), морские ежи. При менее активной гидродинамике на песчаных же грунтах на глубинах до 50 м селились многочисленные двустворчатые моллюски, большей частью инфаунные сестонофаги (**Cardidae**, Carditidae, Thyasira, Diplodonta, Lucinidae, Veneridae, **Crassatellidae**, Panopea и др.), встречались также эпифаунные сестонофаги (Chlamys, Anomia, Lima и др.) и инфаунные детритофаги (Nuculana, Tellinidae). Разнообразными были гастроподы - растительноядные (Scalaria, Diastoma, Terebellum, Velates, Tectus), хищники (Actaeon, Natica, Ampullina), сестонофаги (Calyptraea, Turritella), паразиты (Turbonilla). Довольно обычными были крупные (Nummulites, Operculina, Discocyclus) и мелкие фораминиферы. На слабоизвестковых песчано-глинистых грунтах, в условиях умеренной гидродинамики на глубинах 50–100 м двустворки были представлены главным образом **инфаунными** формами — сестонофагами (Callista, Pelecypora, Arctica, Panopea, Cardidae, Thracia, Corbula и др.) и детритофагами (Nuculana, Tellinidae), реже встречались эпифаунные сестонофаги (Chlamys, Lentipecten, Pecten, устричные и др.). Среди гастропод было много хищных (Ampullina, Scaphander, Ficus, Phalium, Rostellaria, Fusus и др.), встречались также растительноядные (Terebellum, Velates,

Rimella, **Gyroscala**, Xenophora), приуроченные, по-видимому, к локально развитым зарослям водной растительности, **сестонофаги** (*Calyptraea*, *Turritella*), детритофаги (*Tornatellaea*), детритофаги и/или сестонофаги (*Aporrhais*). Жили здесь **скафоподы** (*Dentalium*), кораллы, морские ежи, криноидеи, крабы. Среди фораминифер господствовали *Discocyclusina*, обычными были *Nummulites*, *Bolivina*, *Asterigerina*, редко встречались *Operculina* и *Asterocyclusina*. На глубинах около 100 м на слабопесчанистых глинистых илах при слабой гидродинамике жили двустворчатые моллюски, обычно мелких размеров, в основном **инфаунные сестонофаги** (*Astarte*, *Corbula*, *Cardiidae*) и детритофаги (*Nuculana*), хищные **гастроподы** (*Natica*, *Conus*, *Ampullina*), мелкие **фораминиферы**: песчаные (*Haplophragmoides*, ***Rhabdammina***) и известковые (*Lenticulina*, *Uvigerina*, *Frondicularia*, ***Siphogenerina*** и др.). На глубинах более 100 м, по-видимому, в условиях дефицита кислорода могли существовать только немногие фораминиферы (***Glomospira***, *Marssonella*, *Bulimina*, *Bolivina*, *Anomalina*) (**Жучулория**, 1960, 1964, 1982; Бабаев, 1968, 1984; Ализаде и др., 1968, 1980, 1988; Мамедов и др., 1975).

Туркмения

В палеоцене на территории юго-восточной Туркмении располагался тепловодный бассейн, связанный с Таджикским краевым бассейном. Соленость в открытой части моря была нормальной. На прибрежном мелководье в большом количестве селились устрицы (*Ostrea*), обычно образуя скопления или банки. Мористее в верхней сублиторали жили разнообразные двустворки и гастроподы: сестонофаги - **эпифаунные** (*Pycnodonte*, *Ostrea*, *Calyptraea*), **семиинфаунные** и/или **эпифаунные** (*Cucullaea*, *Glycymeris*), инфаунные (*Carditidae*, ***Veneridae***, *Crassatella*, *Diplodonta*, *Corbula*, *Nemocardium*, *Arctica*, *Pholadomya*, *Lucinidae*, *Turritella* и др.), инфаунные детритофаги (*Nucula*, *Nuculana*, *Tellinidae*), хищники (*Natica*, *Ampullina*, ***Voluta***), растительоядные (*Cerithium*, *Potamides*, *Pleurotomaria* и др.). Много фораминифер из семейства *Anomalinidae* (*Cibicides*, *Anomalina*, ***Karreria***), *Miliolidae* (***Quinqueloculina***, ***Triloculina*** и др.), *Nonionidae* (*Nonion*, *Nonionella*), *Rotaliidae* (*Gyroïdina*, *Eponides*, *Pseudoparella* и др.), а также агглютинированных (***Spiroplectamina***, *Textularia*, *Haplophragmoides* и др.). В области нижней сублиторали моллюски практически отсутствовали; здесь было много фораминифер и остракод. Среди фораминифер обычными были *Cibicides*, *Anomalina*, *Pseudoparella*, *Gyroïdina*, *Neobulimina*, *Bulimina*, *Lenticulina* и др.

В первой половине эоценового времени (сузакский и алайский века) в глубоководной обстановке (до 200 м), на мягких глинистых и **песчано-глинистых** грунтах бентос был обеднен и представлен немногими **двустворками - инфаунными** детритофагами (*Nucula*) и сестонофагами (*Lucinidae*), морскими ежами, фораминиферами и **остракодами**. На несколько меньших глубинах инфаунные сестонофаги разнообразнее (*Carditidae*, *Lucinidae*, *Pitar*, ***Callocardia***, *Pholadomya*, *Nemocardium*), реже встречались эпифаунные сестонофаги (***Chlamys***, *Pycnodonte*); гастроподы были представлены хищниками (***Cassidaria***, *Actaeon*, *Surcula*) и сестонофагами (*Turritella*). В зоне верхней сублиторали на песчаных и **песчано-илистых** грунтах, при умеренной гидродинамике в основном селились инфаунные сестонофаги (*Lucinidae*, *Pelecypora*, *Pitar*, *Callocardia*, *Nemocardium*, *Carditidae*, ***Solen***, *Cultellus*, *Panopea*, *Corbula*, *Crassatella*) и детритофаги (*Nucula*, *Angulus*, *Arcopagia*), реже - эпифаунные сестонофаги (различные устрицы, "***Pseudamussium***"). Гастроподы были представлены хищниками (*Ficus*, *Natica*, *Athleta*, *Sycostoma*) и сестонофагами (*Turritella*). В прибрежных участках на уплотненных гравийных, **детритусовых** или песчаных грунтах часто формировались устричные банки, среди **инфаунных** форм были характерны детритофаги ***Donax***, *Angulus*, *Arcopagia*, *Gari* и сестонофаги *Callocardia*, *Pitar*, "***Lucina***", *Solen*, *Cultellus*, *Corbula*, *Crassatella* и некоторые другие, а гастроподы были представлены хищниками *Natica*.

В конце среднего эоцена (туркестанское время) климат стал более холодным, так что тропические роды отсутствовали. В прибрежной зоне развивались банки устриц. Из других двусторок в мелководной зоне на песчаных грунтах характерными были **инфаунные** сестонофаги - *Callista*, *Pelecycora*, *Pitar*, *Nemocardium*, *Eucassatella*, встречались многие другие роды, относившиеся к этой же **этолого-**трофической группировке (*Megaxinus*, *Solen*, *Thracia*, *Pholadomya*, *Panopea*, *Corbula*, *Solecurtus*, *Cultellus* и др.). Обычными были **семиинфаунные** сестонофаги (*Cardites*, *Atrina*, *Glycymeris*); меньшее значение имели инфаунные детритофаги (*Nucula*, *Nuculana*, *Tellina*) и **эпифаунные** сестонофаги (кроме устриц, *Chlamys*, *Musculus*, *Lima*, *Anomia*). Разнообразными были **гастроподы** - хищники (*Epitonium*, *Natica*, *Ficus*, *Fusus*, *Sycostoma*, *Phalium*, *Athleta*, *Surgaea*, *Cassidaria* и др.), сестонофаги (*Turritella*, *Calyptraea*), растительоядные и/или детритофаги (*Tumpanotonos*), растительоядные (*Terebellum*, *Xenophora*). На илисто-песчаных грунтах массовыми были *Aralocardia*, *Cardites*, *Nemocardium*, *Eucassatella*. Кроме двусторок и гастропод здесь жили **остракоды** (*Pontocypris*, *Cytheridea*, *Loxocochia*, *Cytheretta* и др.), крупные (*Nummulites*, *Operculinoides*) и мелкие (*Plectina*, *Nodosaria*, *Lenticulina*, *Discorbis* и др.) **фораминиферы**, **скафоподы** (*Dentalium*), редкие **брахиоподы** (*Terebratulina*) и морские ежи (**Толстикова**, 1964, 1967; В. Морозова и др., 1967; Дмитриев, 1989).

Ферганский залив Таджикского моря

Ферганский залив в эоцене был относительно мелководным заливом Таджикского моря - краевого моря океана Тетис и соединялся с морем Алайским проливом. Степень открытости менялась во времени и соответственно изменялась соленость, которая в целом была ниже морской, причем временами - значительно. В связи с этим систематический состав бентоса был обеднен за счет чисто морских организмов - кораллов, брахиопод, иглокожих, нуммулитов. Преобладали двусторчатые моллюски, фораминиферы, остракоды, местами — мшанки и гастроподы (Ливеровская, 1953; Быкова, 1959; Геккер и др., 1962; Геккер, Амитров, 1962; Кузнецов и др., 1979; Осипова, Геккер, 1987).

В **осолоненных** лагунах на доломитовых илах сообщества состояли лишь из немногих двусторок - **инфаунных** сестонофагов *Cuneosorbula*, "*Cardium*", "*Lucina*", **семиинфаунных** "*Modiolus*" и некоторых других и растительоядных гастропод (*Cerithium* и др.). Бентос опресненных лагун также состоял в основном из двусторок - инфаунных сестонофагов (некоторые виды "*Meretrix*", *Diplodonta*) и детритофагов (*Tellina s.l.*) и гастропод (*Potamides*, *Eulima*); частыми здесь были заросли водной растительности. Из фораминифер преобладали **милиолиды**, менее распространены были *Nonion*, *Cribronion*, *Discorbis*.

В прибрежной приливно-отливной зоне (рис. I.4.4-I.4.8, I) на песчаных и гравийных грунтах опресненных приустьевых участков были распространены инфаунные организмы: раки *Callinassa* и **двусторки** - сестонофаги *Panopea*, а также гастроподы *Potamides*, по-видимому, связанные с зарослями водорослей; при нормальной солености в этой зоне жили семиинфаунные *Glycymeris* и более редкие эпифаунные устричные и некоторые инфаунные сестонофаги ("*Cardium*", "*Meretrix*", "*Cardita*") и гастроподы *Turritella*. К каменистому дну литорали были приурочены устрицы, сверлильщики *Lithophaga*, известковые водоросли. Гравийно-галечные и песчаные с гравием грунты мелководья (рис. I.4.5, I.4.7, I.4.8, Па) в зоне сильных волнений были заселены неподвижными сестонофагами - толстостенными устрицами *Bellostrea*, *Gigantostrea*, *Cubitostrea*; частыми были здесь инкрустирующие мшанки (*Cribrillina*, *Ferganula*), а местами - **баланусы**. Из фораминифер было много *Cibicides*, *nonionid*, *Discorbis*.

На **известково-песчаных**, песчаных, ракушечных (в том числе **фораминиферовых**), **песчано-алевритовых** грунтах верхней сублиторали (рис. I.4.4 и I.4.6, На)

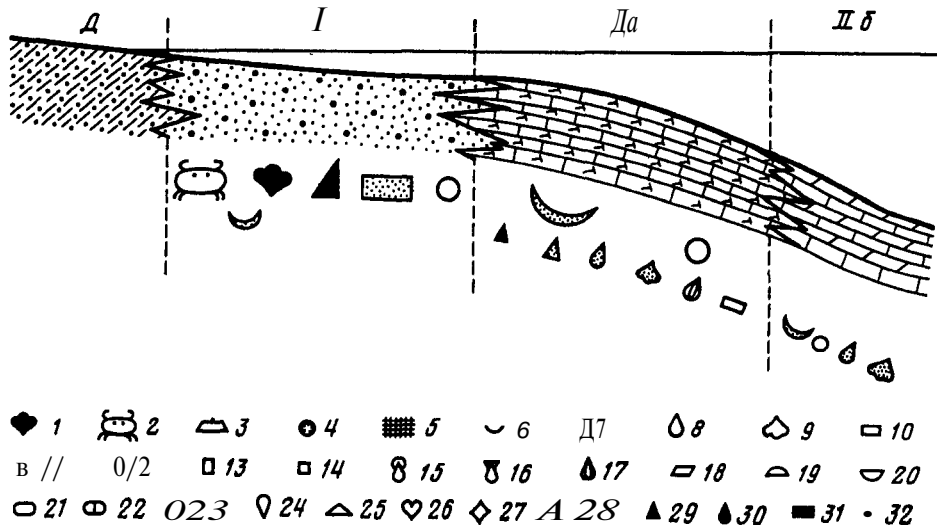


Рис. I.4.4. Схема зонального распределения осадков, фауны и флоры Ферганского залива в среднесузакское время (Геккер и др., 1962, рис. 62)

Д - дельтовые красноцветы; / - литоральная зона (гравийники, пески, терригенно-известковые осадки); // - мелководная зона: Ha - верхняя часть (детритусовые, оолитовые, фораминиферовые известковые осадки, устричники, ракушники), II б - нижняя часть мелководной зоны (тонкозернистые известковые, доломитово-известковые и алевроитово-карбонатные илы); / - известковые водоросли; 2 - роющие раки; 3 - баланусы; 4 - морские ежи; 5 - мшанки; 6 - устрицы; 7 - Turritella; 8 - "Meretrix"; 9 - Cardita; 10 - Panopea; 11 - "Lucina"; 12 - "Pectunculus" (= Glycymeris); 13 - Perna; 14 - "Cyprina" (= Arctica); 15 - "Isocardia" (= Glossus); 16 - пектиниды; 17 - "Cardium"; 18 - Tellina; 19 - Corbula - 20 - Modiolus; 21 - "Leda" (= Nuculana); 22 - Cucullaea; 23 - Nucula; 24 - Crassatella; 25 - Arca; 26 - "Modiolus" jeremejevi; 27 - Cuneocorbula; 28 - Potamides; 29 - Eulima; 30 - "Meretrix" tshangirtaschensis; 31 - Unio; 32 - Diplodonta aff. renulata. Знаками, залитыми черным, отмечены обитатели вод с пониженной соленостью; знаки, заполненные точками, - эвригалинные формы, а без заполнения - формы, обитавшие в водах нормальной солености

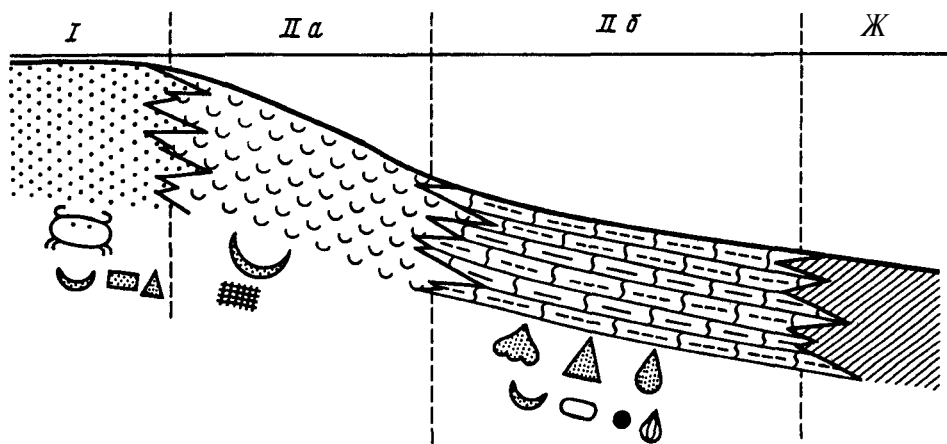


Рис. I.4.5. Схема зонального распределения осадков и фауны в южной части Ферганского залива в раннеалайское время (Геккер и др., 1962, рис. 67)

/ - литоральная зона (пески); // - мелководная зона: II а - верхняя часть (устричники), II б - нижняя часть (алевроитово-известковые и глинисто-известковые осадки); III - относительно глубоководная зона (тонкие глинисто-известковые илы). Остальные обозначения см. на рис. I.4.4

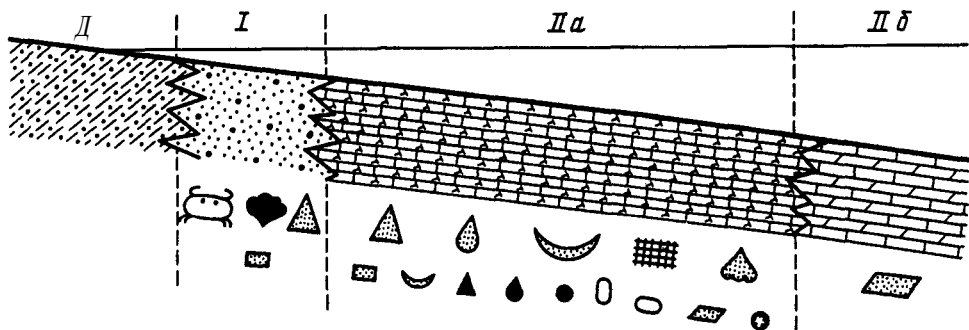


Рис. 1.4.6. Схема зонального распределения осадков, фауны и флоры в Ферганском заливе в начале и конце **позднеалайского** времени (Геккер и др., 1962, рис. 69)

Д – дельтовые красноцветы; / - литоральная зона (гравийники, пески, терригенно-известковые осадки); // - мелководная зона: *IIa* - верхняя часть (детритусовые и оолитовые известковые осадки, устричники, ракушечники), *IIб* - нижняя часть (тонкозернистые известковые и доломитово-известковые илы). Остальные обозначения см. на рис. 1.4.4

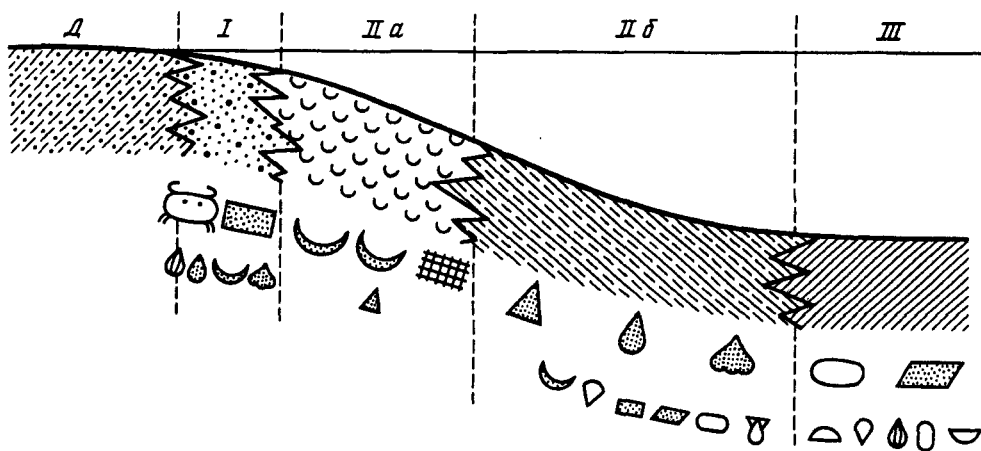


Рис. 1.4.7. Схема зонального распределения осадков и фауны Ферганского залива в **раннетуркестанское** время (Геккер и др., 1962, рис. 74)

Д – дельтовые красноцветы; / - литоральная зона (гравийники, пески, терригенно-известковые осадки); // - мелководная зона: *IIa* - верхняя часть (устричники), *IIб* - нижняя часть (алевритово-глинистые илы); /// - относительно глубоководная зона (тонкие глинистые илы). Остальные обозначения см. на рис. 1.4.4

в разные интервалы эоцена располагались сообщества, руководящими формами которых были различные двустворчатые моллюски - эпифаунные неподвижные сестонофаги (устричные *Turkostrea*, *Platygona* и др., "*Pecten*"), инфаунные сестонофаги ("*Meretrix*", "*Cardita*", *Panopea*, "*Cardium*", *Corbula*, "*Lucina*"), семиинфаунные и/или эпифаунные сестонофаги (*Musculus*, *Isognomon*, *Cucullaea*, *Glycymeris*), реже - детритофаги *Tellina s.l.*, вместе с этими преобладавшими формами жили другие разнообразные, но менее многочисленные двустворчки. Встречались гастроподы - сестонофаги *Turritella*, хищные *Fusus*, *Natica*, *Voluta*, растительноядные *Potamides*. Много было фораминифер - милиоид и *Cibicides* и **остракод**. Встречались редкие морские ежи.

Для верхов верхней sublittoralis Ферганского залива было очень характерно широкое распространение устричных банок, что обуславливалось большой пло-

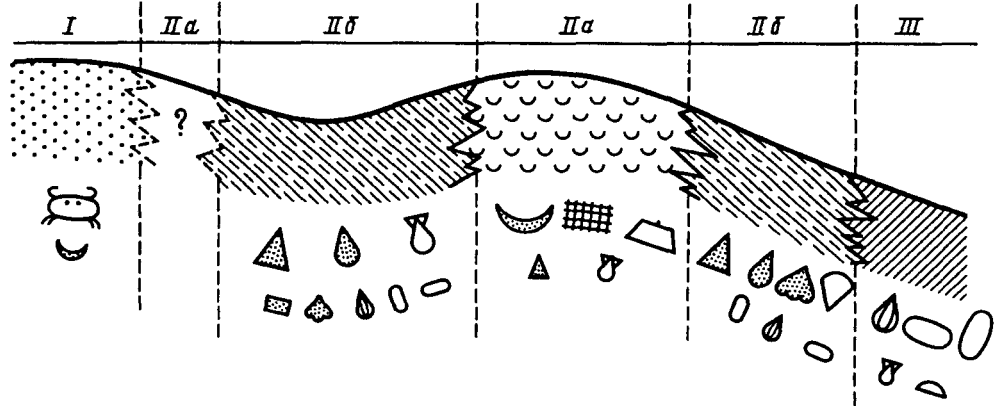


Рис. 1.4.8. Схема зонального распределения осадков и фауны в южной части Ферганского залива в позднериштанское время (Геккер и др., 1962, рис. 81)

/ - литоральная зона (пески); // - мелководная зона: IIa - верхняя часть (устричники), IIб - нижняя часть (тонкие известковые илы); /// - относительно глубоководная зона (тонкие глинистые илы). Остальные обозначения см. на рис. 1.4.4

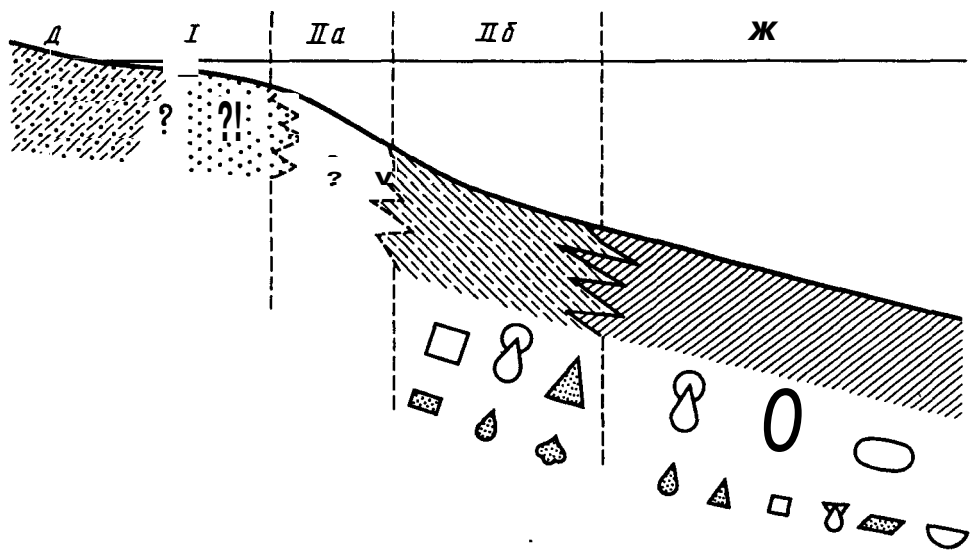


Рис. 1.4.9. Схема зонального распределения осадков и фауны в Ферганском заливе в исфаринский век (Геккер и др., 1962, рис. 83)

Д - дельтовые красноцветы; / - литоральная зона (? пески); // - мелководная зона: IIa - верхняя часть (осадки неизвестны), IIб - нижняя часть (алеуритово-глинистые илы); /// - относительно глубоководная зона (кремнисто-глинистые и тонкие глинистые илы). Остальные условные обозначения см. на рис. 1.4.4

щадью мелководий с высокими температурами воды, активной гидродинамикой и несколько пониженной соленостью, ограничивавшей развитие здесь многих полигалинных хищников (морские звезды, некоторые гастроподы и крабы).

В нижней части верхней sublittoral (рис. 1.4.4-1.4.9, II б) на алеуритово-карбонатных и глинисто-карбонатных илах в сообществах преобладали двустворки - инфаунные сестонофаги ("Meretrix", "Cardita", Crassatella, Aralocardia, "Cardium",

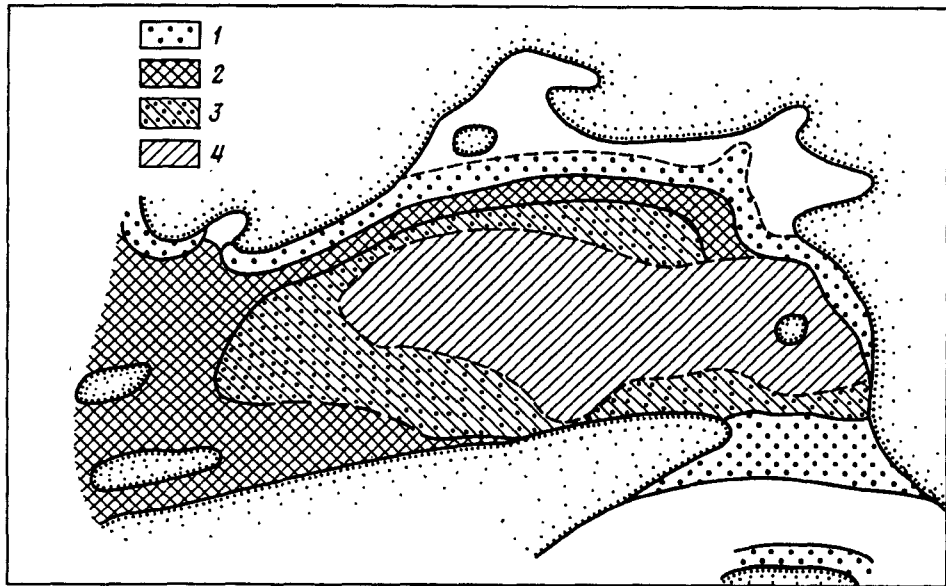


Рис. I.4.10. Характер трофической зональности донного населения в Ферганском заливе в раннесузакское время (Геккер и др., 1979, рис. 1)

1 - зона доминирования неподвижных **сестонофагов**; 2 - зона доминирования подвижных **сестонофагов**; 3 - зона доминирования сортирующих детритофагов; 4 — область отсутствия макрофауны вследствие неблагоприятного газового режима

Arctica, *Panopaea*), более редкими были **эпифаунные** (мелкие устричные, **пектиниды**) и **семиинфаунные** (*Clusyeris*, "Modiolus"), **сестонофаги** и **инфаунные детритофаги** (*Tellina* s. l., *Nucula*, *Nuculana*); из **гастропод** обычными были сестонофаги *Turritella*; среди фораминифер **преобладали** формы с известковой раковиной (*Cibicides*, *Nonion*, *Discorbis*, *Elphidium* и др.).

В относительно глубоководной зоне (низы верхней - ? верхи нижней сублиторали) на кремнисто-глинистых и тонкоглинистых бескарбонатных илах (рис. I.4.7-I.4.9, III) господствовали инфаунные детритофаги *Nuculana*, *Malletia* и *Nucula*, обычными были инфаунные сестонофаги *Cultellus*, *Solecurtus*, *Corbula*, *Crassatella*, "Cardium", *Aralocardia*, семиинфаунные "Modiolus" и инфаунные детритофаги *Tellina* s.l.; другие **двустворки** были более редкими. Среди гастропод преобладали инфаунные сестонофаги *Turritella*, а среди фараминифер — агглютинирующие (*Haplophragmoides*, *Trochammina*, *Reophax*, *Ammodiscus*, *Glomospira* и др.).

Распределение трофических зон в Ферганском заливе отвечало характерному для полузамкнутых водоемов: на прибрежном мелководье господствовали неподвижные сестонофаги, главным образом устрицы, дальше от берегов на песчаных и **песчано-алевритовых** грунтах в условиях умеренной гидродинамики - подвижные инфаунные и семиинфаунные, реже эпифаунные **сестонофаги**, а в относительно глубоководной части преобладали инфаунные детритофаги (рис. I.4.10).

Олигоценый Паратетис

Как уже было сказано, к концу эоцена - началу олигоцена относится формирование огромного **внутриконтинентального** моря - Паратетис, располагавшегося на территории юго-запада Евразии от Альп до Тянь-Шаня. История западной и восточной его частей, или Западного и Восточного Паратетиса, имела определенные отличия и будет рассмотрена отдельно.

Среди районов Западного Паратетиса особенно подробно изучен Венгерский бассейн, который с **олигоцена** вошел в состав Паратетиса, сообщаясь в то же время на **северо-западе** с морями Северной Европы, а на юге — со Средиземноморским **Тетисом** (Baldi, 1973, 1986).

В олигоценовое время в Венгерском бассейне на больших глубинах (200 м и более) были развиты илестые грунты. Макрофауна была обеднена. Характерными формами являлись двустворчатые моллюски — **эпифаунные** сестонофаги **Pseudamussium** и **Palliolium** из пектинид, представители которых свободно лежали или передвигались и плавали над дном, а также **Spondylus**, **Pycnodonte**, **Kiscelima**, **инфаунные детритофаги** (**Nucula**, **Nuculana**, **Malletia**, **Portlandia**, **Abra**), **инфаунные** (**Saxolucina**, **Gibbolucina**, **Thyasira**, **Pholadomya**, **Cuspidaria**) и **семиинфаунные** (**Limpopsis**) сестонофаги, хищные (**Volutilithes**, **Turricula**, **Epalxis**, реже **Fusus**, **Cassis**, **Phalium**) и **детритоядные/растительнойядные** (**Aporthais**) **гастроподы**, инфаунные детритофаги - **скафоподы** **Dentalium**. На прибрежных песчаных грунтах при активной гидродинамике жили двустворки — эпифаунные (**Chlamys**, **Ostrea**) и инфаунные (**Callista**, **Eucrassatella**, **кардииды**, **Gari**, **Janschinnella**, **Astarte**) сестонофаги, а также гастроподы - растительнойядные и/или детритофаги (**Pirenella**, **Tympanotonos**) и хищники (**Dorsanum** и **Ocinebrina**), **фораминиферы** (**Ammobaculites**), **Ammotarginulina**), **остракоды**. По-видимому, местами в прибрежной полосе соленость была пониженной и тогда преобладали **эвригалинные** морские и **солонатоводные** формы (**Polymesoda**, **Ostrea**, **Congerina**, **Tympanotonos** и др.).

В конце олигоцена (эгер) Венгерский бассейн стал более мелководным, хотя глубоководные участки сохранились. Берега бассейна и прибрежная зона были пологими, с многочисленными лагунами. Глубина от берега к открытой части увеличивалась медленно и постепенно. Климат был субтропическим, сходным с современным в области между 30° с. и ю. ш. На глубинах **120–250 м** преобладали двустворки: инфаунные детритофаги (**Nuculana**, **Yoldia**, **Malletia**, **Macoma**, **Nucula**), эпифаунные сестонофаги — способные плавать **Lentipecten** и **Propeamussium**, инфаунные сестонофаги (**Saxolucina**, **Lucinoma**, **Thyasira**, **Corbula**, **Pholadomya**, **Laternula**, **Scalaricardita** и др.) и гастроподы, в основном хищные — **Hinnia**, **Polinices**, **Volutilithes**, **Turridae**, **Cylichna**, **Marginella** и др. Селились здесь также одиночные кораллы **Flabellum** и **Discotrochus**, морские ежи - **спотангиды**, скафоподы **Dentalium** и **Cadulus**. На глубинах **30–120 м** на тонкозернистых песчаных и песчано-алевритовых грунтах располагались сообщества **Amusiopecten** - **Odontocyathus** и несколько ближе к берегам - **Callista** - **Nemocardium**. В первом из них наряду с **двустворками** — **эпифаунными сестонофагами** **Amusiopecten**, **Chlamys**, **Amygdalum**, **инфаунными** сестонофагами (**Venus**) и детритофагами (**Macoma**) селились растительнойядные (**Cerithium**, **Calliostoma**) и хищные и **падалеядные** (**Ficus**, **Cassidaria**, **Turris**, **Volutilithes**, **Babylonia**) гастроподы, **брахиоподы**, мшанки, скафоподы **Dentalium**, одиночные кораллы **Odontocyathus**, **Trochocyathus**, **Flabellum**, крупные фораминиферы **Operculina**, **Heterostegina**, **Lepidocyclus**. Доминировали эпифаунные сестонофаги. В сообществе **Callista** — **Nemocardium** также доминировали двустворки — сестонофаги, но среди них было больше **инфаунных**, к которым кроме руководящих форм относились **Scalaricardium**, **Panopea**, **Glossus**, **Lucinoma**, **Parvicardium**, **Dosiniopsis**, **Pholadomya**, **Corbula**, **Cuspidaria**. Обычными были эпифаунные сестонофаги **Palliolium**, **Pteria**, **Chlamys**; реже отмечались инфаунные детритофаги (**Angulus**, **Nucula**). Из **гастропод** здесь жили хищные **Turricula** и **Turris** и инфаунные сестонофаги **Turritella**. Встречались скафоподы **Dentalium**, редкие морские ежи **Schizaster**, мшанки. На несколько меньших глубинах (**30–60 м** или на меньших) на различных типах грунтов — от грубозернистых до

алевритовых, при нормальной солености были многочисленными **гастроподы - сестонофаги** *Turritella*, с которыми часто вместе жили детритофаги *Drepanocheilus* и хищники *Tunis* и *Polinices*, а на **грубopесчаных** грунтах - устрицы *Ostrea*.

В области верхней сублиторали на глубинах **0–30** м в условиях сильной турбулентности, при солености, близкой к нормальной, существовали сообщества *Nucula-Angulus*, **Pelecycora** и *Glycymeris*, а также сообщество **кораллиновых** водорослей — **Lepidocyclusina**. Последнее было представлено мелкими биогермами, возникавшими на глубинах **10–30** м на подводных поднятиях вдали от берега и соседствовавшими с сообществом **Amussiopecten - Odontocyathus**. На глинистых или глинисто-алевритовых илах при низкой гидродинамике и ухудшенном газовом режиме в сообществе *Nucula - Angulus* господствовали **инфаунные** детритофаги — двустворки *Nucula*, *Angulus*, реже *Nuculana*, **скафоподы** *Dentalium*, гастроподы *Drepanocheilus*. Вместе с ними жили инфаунные сестонофаги — двустворки (*Cultellus*, **Ensis**, *Diplodonta*, *Corbula*, **Acanthocardia**, *Thracia*) и гастроподы - хищные (*Polynices*), растительноядные (*Diastoma*) и сестонофаги (*Turritella*). На заиленных песках и **песчано-алевритовых** грунтах при хорошей аэрации и относительно высокой гидродинамике, ближе к берегу, чем предыдущее сообщество, располагалось сообщество *Pelecycora*, в составе которого наибольшее место занимали инфаунные сестонофаги - двустворки (*Pelecycora*, *Nemocardium*, *Corbula*, *Arctica*, *Thracia*, **Vepricardium** и др.), много было **гастропод** — хищные (**Turricula**, *Polinices*, *Athleta*, *Ficus*, *Ampullina*, *Typhis*), **падаляды** (*Babylonia*, *Bullia*), детритофаги (*Drepanocheilus*, **Aporrhais**), сестонофаги (*Turritella*). Реже встречались инфаунные детритофаги (*Angulus*, *Nuculana*, *Nucula*); растительноядные практически отсутствовали. В прибрежной зоне на средне- и грубозернистых песках с небольшими гальками, в условиях активной гидродинамики в сообществе *Glycymeris* наряду с **семиинфаунными** *Glycymeris* были распространены **эпифаунные** *Ostrea*, *Pecten*, *Anomia*, *Anadara*, инфаунные *Crassatella*, *Corbula*, *Linga*, *Pelecycora*, *Pholadomya*, *Paropora*, *Venus*, *Callista*, *Nemocardium*, все относившиеся к **сестонофагам**; гастроподы были представлены хищными *Globularia*, *Polinices*, падалядами *Babylonia*, **сестонофагами** *Turritella*, растительноядными *Diastoma*. Здесь же жили крупные **фораминиферы** *Lepidocyclusina*, **Miogypsina**, **Operculina** и др. В лагунах при солености **10–30‰** на алевритовых и глинистых илах или тонкозернистых песках, где обычно были развиты заросли водной растительности, дойные сообщества включали растительноядных гастропод (*Turpanotonos*, *Pirenella*, *Neritina*, *Gibbula*, **Melanopsis**), **двустворок - эпифаунных** *Ostrea* и **инфаунных** *Gari*, хищных гастропод *Ocenebrina* и *Galeodes* (Baldi, 1973).

Восточный Паратетис

Олигоценовой истории Восточного Паратетиса и его фауны (особенно моллюсков) посвящены монография и ряд статей С.В. Попова с соавторами (Попов и др., 1993; Попов, Воронина, Гончарова, 1993), в которых обобщены ранее опубликованные данные многих исследователей.

В начале олигоцена (пшехское время) в результате обширной трансгрессии возник огромный бассейн, хотя его площадь была меньше, чем предыдущего позднеэоценового. Связь этого пшехского моря с Мировым океаном, особенно с Тетисом, была ограниченной; основное сообщение было на западе - через Днепровско-Донецкую и Припятскую впадины, а также через Западный Паратетис - с Норвежско-Гренландским морем. Соленость пшехского бассейна была близка к нормальной.

В мелководной северной части (юг Восточно-Европейской платформы) на песчаных грунтах были распространены двустворки - инфаунные (**Pterolucina**, **Astarte**, *Arctica*, *Pelecycora*, *Nemocardium*) и **семиинфаунные** (*Cardites*, *Glycymeris*), реже эпифаунные (*Pecten* и др.) сестонофаги, гастроподы, **брахиоподы**, одиночные кораллы, **остракоды** и другие ракообразные, фораминиферы (*Gavelinella*, *Spiro-*

plectammina, *Heterolera* и др.) (**Дидковский** и др., 1971; Зосимович, 1971; Краева, 1971; Невмирич, Щавелева, 1987; Попов, 1989; Попов и др., 1993). В районе Крыма (гора **Кызыл-Джар**) на песчаных и илесто-песчаных грунтах доминировали **двустворки - инфаунные** неглубоко зарывавшиеся (**Astarte, Cyrtodaria**) и **семиинфаунные (Cardites) сестонофаги**; характерными были инфаунные сестонофаги (*Arctica, Scalaricardita, Pterolucina, Corbula* и др.) и детритофаги (*Nucula, Nuculana*), редкими были инфаунные сестонофаги (**Mytilus**). Частыми были **скафоподы** *Dentalium*, немногочисленными - хищные гастроподы (*Vexillum, Polinices, Tunis, Bathytoma* и др.) (Куличенко, 1959; Мерклин, 1969; Попов, Воронина, Гончарова, 1993). На мелководье в южной, закавказской части бассейна (Грузия) на песчаных грунтах прибрежной зоны жили разнообразные двустворчатые моллюски - инфаунные (**Callista, Pelecycora, Panopea, Pterolucina, Solecurtus, Cultellus, Nemocardium** и др.), **семиинфаунные** (*Glycymeris, Atrina*) и **эпифаунные** (*Chlamys, Pecten*) сестонофаги и инфаунные детритофаги (*Nucula, Angulus*), а также гастроподы - хищные (*Polinices* и др.), **падаляды** (*Babylonia*), сестонофаги (*Calyptraea*). В этой же зоне, но при некотором опреснении существовал несколько другой комплекс: из двустворок преобладали *Glycymeris, Nucula, Callista, Corbula, Lentidium* и *Ostrea*, более редкими были *Nemocardium, Pelecycora* и др. Многочисленными были гастроподы, в том числе растительноядные (*Neritina, Cerithium, Patella, Benoitia, Bayania*), которые, по-видимому, были приурочены к зарослям растительности, а также хищные (*Polinices, Phalium, Pyrene, Murex, Cantharus* и др.) и сестонофаги (*Vermetus, Calyptraea*). Мористее песчаные и илесто-песчаные грунты верхней сублиторали были также населены многочисленными моллюсками. Из двустворчатых моллюсков на песках преобладали *Glycymeris, Pelecycora, Callista, Pecten*, на **песчано-илистых** грунтах - эпифаунные (**Pteria, Chlamys, Pecten, Musculus, Ostrea** и др.), инфаунные (*Pelecycora, Callista, Nemocardium, Panopea, Pholadomya, Glossus, Pterolucina, Cultellus, Gari, Corbula, Thracia* и др.) и семиинфаунные (*Glycymeris*) сестонофаги, реже - детритофаги (*Nucula, Angulus*). Из **гастропод** обычными были хищные и падаляды (*Natica, Sigatica, Athleta, Cassidaria, Babylonia*), детритофаги и/или растительноядные (**Tomatellaea, Tympanotonos**), сестонофаги (*Calyptraea*), сестонофаги и/или детритофаги (**Aporrhais**). В верхней сублиторали жили также скафоподы (*Dentalium*), морские ежи, криноидеи, одиночные кораллы (**Trochocyatus**) и **фораминиферы** (**Казахашвили, 1965 а, б, 1969**).

В восточной (Копетдагской) части пшехского бассейна на илесто-алевритовых грунтах верхней сублиторали обычными были двустворки - эпифаунные (*Pecten*) и семиинфаунные (*Glycymeris, Cardites*) сестонофаги, а в более южных районах Средней Азии мелководные сообщества на **песчано-галечных** грунтах состояли также в основном из сестонофагов - *Glycymeris, Europicardium, Pelecycora, Atrina, Pecten, Chlamys*, а на **песчано-алевритовых** грунтах преобладали представители этой же трофической группы - *Pelecycora, Glossus, Panopea, Thracia, Pholadomya, Modiolus* (Беленькая, 1974; Попов, Воронина, Гончарова, 1993).

В северо-восточных мелководных районах (Приаралье, Северный Устьюрт) во второй половине пшехского времени соленость временами была пониженной (до **15–20%**), и здесь в массовом количестве встречались **звригалинные** инфаунные сестонофаги - **Sphenia, Lentidium, Ensis, Pygocardia** (Попов и др., 1993).

На илистых и илесто-алевритовых грунтах нижней сублиторали, на глубинах **100–200м** преобладали двустворки - сестонофаги: эпифаунные, способные плавать (*Palliolium, Propeamussium*), инфаунные (*Thyasira, Goniomyrtea, Pterolucina*, реже *Nemocardium, Corbula* и др.) и семиинфаунные (*Cardites, Bathyarca*), а также инфаунные детритофаги (*Yoldiella, Nucula*); менее многочисленные гастроподы были представлены в основном хищниками (*Polinices, Vexillum, Bathytoma, Ringicula, Turris* и др.). Из фораминифер чаще встречались *Unigerinella, Bulimina, Bolivina, Chilostomella, Globocassidulina* (Мерклин, 1969; Невмирич, Щавелева, 1987; Попов).

В конце раннего олигоцена (начало соленовского века) Паратетис впервые утратил свободное сообщение с Мировым океаном и превратился в солоноватоводный бассейн, хотя подпитка его морскими водами, судя по находкам наннопланктона, продолжалась. В его восточной части, как и в западных водоемах, господствующее положение среди бентосной фауны занимали виды немногих солоноватоводных (*Urbnisia*, *Rzehakia*, *Ergenica*, *Korobkoviella*, *Merklincardium*, *Congeria*) и очень **эвригалинных** морских (*Cerastoderma*, *Janschinella*, *Lentidium*, *Corbula*) двустворчатых моллюсков, относившихся к **инфаунным сестонофагам**, кроме *Congeria* (**эпифаунный** сестонофаг) и растительоядных солоноватоводных гастропод (*Theodoxus*, *Melanopsis* и некоторых других). Многочисленными были **остракоды** - **эвригалинные** морские *Cytheridea*, *Cuneocythere*, *Eucytheridea*, *Pterigocythereis*, *Cytheropteron* и другие, а также **солоноватоводные** *Disorontocypris*, *Cyprinotus*, *Moencypris* (Попов и др., 1985). Из фораминифер были широко распространены представители рода **Saccamina**.

В северной части бассейна на илистых грунтах доминировали *Ergenica* и *Janschinella*, а *Cerastoderma*, *Urbnisia*, *Corbula* были более редкими. На территории Предкавказья на такого же типа грунтах преобладали *Urbnisia* и *Janschinella*, а характерными были *Cerastoderma* и *Korobkoviella*; на более **алевритистых** грунтах обитало сообщество *Janschinella* — *Korobkoviella* - *Corbula* с характерными *Cerastoderma*, *Lentidium*, *Congeria*. На песчаных грунтах (Устюрт) наиболее многочисленными были *Janschinella* и *Rzehakia*, вместе с которыми жили *Corbula*, *Cerastoderma*, *Ergenica*.

В южной, закавказской части бассейна сообщества были наиболее богатыми: доминирующими и характерными формами были *Urbnisia*, *Janschinella*, *Cerastoderma*, *Corbula* и *Korobkoviella* и эндемичные для этого района *Merklincardium*. Из **остракод** характерными были *Paracyprideis*, **Aulocytheridea**, *Loxosoncha*. Соленость раннесоленовского бассейна была, вероятно, каспийского типа — с аномальным ионным составом и не превышала **10–12‰** (Казахашвили, 1983, 1984; Попов и др., 1993).

В позднесоленовское время Восточный Паратетис стал полузамкнутым и в него вселились некоторые эвригалинные морские виды родов *Nucula*, *Cyrtodaria*, *Siliqua*, **Parvicardium**; южнее встречались еще *Pelecypora*, *Glossus*, *Callista*, а в закавказской части - *Sphenia*, *Angulum*, *Panoprea* и др. Соленость в северной части моря была не более **12–14‰**, а в южной - временами могла достигать до **20‰** (Попов, 1989; Попов, Воронина, Гончарова, 1993).

В начале позднего олигоцена (**раннекалмыцкое=раннебаталпащинское** время) в связи с восстановившимся широким сообщением с бассейнами Северной Европы вновь наступили морские условия. В лагунах северной и восточной окраин Восточного Паратетиса продолжали жить виды родов *Janschinella* и *Cerastoderma*, перешедшие из соленовского бассейна, вместе с **эвригалинными** морскими *Mytilus*, *Pugocardia*, *Nucula* и др. На песчаных и **песчано-алевритистых** грунтах мелководья этих районов селились **сестонофаги** - **инфаунные** неглубоко зарывавшиеся *Arctica*, *Pelecypora*, *Glossus*, *Nemocardium*, свободно лежавшие *Pycnodonte*, а также **инфаунные** детритофаги *Nuculana* и др. На алевритистых илах преобладали **эпифаунные** *Chlamys*, а характерными были **инфаунные** *Arctica*, *Pelecypora*, **Plagiocardium**. Глубже, на глубине нескольких десятков метров на мягких илах жили **эпифаунные** *Chlamys* и *Palliolum* и **инфаунные** сестонофаги (*Thyasira*, *Cuspidaria*) и детритофаги (*Nuculana*). Глубже бентос (раковинный) отсутствовал из-за сероводородного заражения. Соленость здесь была близка к нормальной, а в краевых частях могла понижаться до **20–15‰**.

В закавказской (южной) части бассейна на прибрежном мелководье, на **песчано-галечных** грунтах сообщества двустворок состояли из **семиинфаунных** (*Glycymeris*), **инфаунных** (*Callista*, *Parvicardium*, *Lucinoma*, *Lentidium* и др.) и

эпифауных (Pycnodonte, **Arca**) сестонофагов (Попов, Воронина, Гончарова, 1993).

К началу **позднекалмыцкого** времени все **полигалинные** виды в северной части Восточного Паратетиса вымерли и как на песчаных, так и на илистых грунтах доминирующей формой был один вид рода **Cerastoderma**. В опресненных лагунах при солености **5–10‰** вместе с ним встречались лишь **Corbula** и ряд пресноводных моллюсков, в прибрежной части еще **Pygocardia** и **Lentidium**, а мористее, где соленость, вероятно, была около **25‰** — **Glossus**, **Pelecypora**, **Ensis**, **Plagiocardium**, **Arctica**, **Glycymeris**, **Nuculana** и др. (Попов, 1989; Попов и др., 1993).

Итак, в лагунах и опресненных участках олигоценового Восточного Паратетиса жили наиболее **эвригалинные** морские, а также **солонатоводные** двустворчатые моллюски — в основном **инфауные сестонофаги: Sphenia, Lentidium, Ensis, Pygocardia** в позднепшехское время, **Janschinnella, Cerastoderma, Mytilus, Pygocardia** — в **раннекалмыцкое** время и **Cerastoderma** и **Corbula** — в **позднекалмыцкое**.

Для верхней сублиторали в условиях солености близкой к нормальной были характерны сестонофаги: инфауные (**Pterolucina, Pelecypora, Callista, Nemocardium, Corbula** и др. в пшехском бассейне, **Arctica, Pelecypora, Callista, Nemocardium** и др. — в **раннекалмыцком**) и **семиинфауные (Glycymeris, Cardites)**, в меньшей степени **эпифауные** сестонофаги (**Pecten, Chlamys, Ostrea** и др. — в пшехском бассейне, **Chlamys, Pycnodonte** и др. — в раннекалмыцком) и инфауные **детритофаги (Nucula, Nuculana, Angulus** — в пшехском, **Nuculana** — в раннекалмыцком бассейнах). Вместе с **двустворками** здесь жили **гастроподы, скафоподы**, морские ежи, одиночные кораллы, **фораминиферы, остракоды**. В верхней сублиторали полузамкнутых бассейнов систематический и эколого-трофический состав был более обедненным: резко преобладали **двустворки** — инфауные сестонофаги. Еще более явственное господство приобрели инфауные сестонофаги в солонатоводном раннесоленовском бассейне, где они были представлены **солонатоводными** и немногими морскими **эвригалинными** родами. Детритофаги — двустворки в этих условиях отсутствовали.

На илистых грунтах нижней сублиторали в нормальносоленом пшехском бассейне господствовали сестонофаги — **эпифауные**, способные плавать (**Palliolium, Proreamussium**), инфауные (**Thyasira, Goniomyrtea, Pterolucina**) и семиинфауные (**Cardites, Bathyrca**), а также детритофаги (**Yoldiella, Nucula**). Гастроподы были представлены хищниками. Кроме моллюсков здесь жили **бентосные фораминиферы**.

Моря Среднего Востока, Индии, приэкваториальных районов Африки и Юго-Восточной Азии

Для этих морей, как и для других краевых морей океана Тетис, относившихся к тропическому поясу в течение всего палеогена, было характерно развитие рифов, основными **каркасостроителями** которых были кораллы, известковые водоросли, мшанки, реже фораминиферы и некоторые другие организмы. На склоне рифа были обильны иглокожие и крупные фораминиферы, а на мелководье передового рифа обычны крупные фораминиферы (**Nummulitidae, Orbitoididae, Myogyopsinidae** и др.), а кораллы, мшанки, моллюски были довольно редкими. Последние группы были немногочисленными и в зарифовой зоне, где господствовали мелкие фораминиферы семейств **Miliolidae, Alveolinidae, Peneroplidae** (районы Турции, Ирана и др. — Henson, 1950).

В других районах строение рифов сходное. Ядро состояло из известковых **кораллиновых** инкрустирующих корковых водорослей (**Archaeolithothamnium, Lithothamnium, Lithoporella**), кораллов (**Faviidae**), инкрустирующих и других фораминифер (**Heterostegina, Alveolina, Orbitolites**). В депрессиях на рифовой площадке жили многочисленные фораминиферы — **Heterostegina, Alveolina, Orbitolites, Operorbitolites, Discocyclusa, милиолиды**. Фация передового рифа характеризу-

вალას დომინირავიან მკურნაჲ ფორამინიფერ - Nummulites, Operculina, Discocyclina, Assilina და კორალლოვქ ივსტკოვქ ვოდროსლქ. ვ რაიონე თქლოვო რიფა პრეობლადალი ჳლენე **დაჯკლადიევე** ვოდროსლი, Halimeda (ობუჩნო ვ ლაგუნაჲ), ობუჩნოჲ ვლქ **კორალინოვე** ვოდროსლი; მნოგოქსლენნოჲ ვლქ ფორამინიფერე - მელქე Discocyclina და Nummulites, Alveolina, **მილიოლიდე** და დრ. ბენტოქ პრიბრეჲნოჲ უაქტოვქ სოქოქთლ ვ ოსოვნოჲ ივ დვუქვორქათქ და ბრუოხოგოქ მოლქოქოვქ, ივ ფორამინიფერ ობუჩნოჲ ვლქ მელქე Nummulites (Ghose, 1977).

ვ პრიეკვატორიალნოჲ რაიონაჲ ჳაქადნოჲ აფრიკა (სომალი) ვ **ეოცენოვე** **შელფოვე** სოობქოქთვა მოლქოქოვქ ვხოდილი დვუქვორქი - კაკ **ეპიფაუნნო** (Vulsella, **Chlamys**, **Eburneopecten**, Spondylus, **Arca**, **Chama** და დრ.), თაკ ი **ინფაუნნო** (Lucinidae, Carditidae, **Veneridae**, Corbula და დრ.) **სესტონოფაგი**; მენქოჲ როლქ იგრალი დეტრიტოფაგი (Nucula). ივ გასტროპოდ ხარაქტერნოჲ ვლქ რასტილქნოჲდნო (Velates, Cerithium, Tibia, Xenophora და დრ.) და ხიშქნიკი (**Neverita**, Natica, Cassis, Conus და დრ.). ვმესტე ს მოლქოქოჲ ვილი მორქიე ეჲი და პრედაქვატელი ნეკოტორქ დრუგოქ გრუპქ (**Piccoli**, Savazzi, 1983).

ნა ატლანტიქოქოქ პობერეჲჲე იუჲნოჲ აფრიკა ეტოლოგო-ტროფიქოქი სოქოქთვა მოლქოქოვქოვქ სოობქოქთვა ვლქ ბლიჯოქ კ ოქსანნოჲ. მნოგოქსლენნოჲ და რასნო-ობრასნოჲ ვლქ ჳლქ ხიშქნო **გასტროპოდე**, პრედაქვენნო **ეპიფაუნნო** მურიქიდაჲ (Hexaplex, **Pterygotus**, Siphonochelus), ჳერქვათაჲ ვლქ ეპიფაუნნო გასტროპოდე (Architectonica, **Turricula**, Bonellitia, **Eopleurotoma**, **Rostellaria**) და ნეღბოქოქ ჳარყვაჲშეჲ დვუქვორქი (**Varicorbula**, **Glans**), და ინფაუნნო **ნატიქიდაჲ** (Natica, Sinum), კოტორე ოხოლილქი ს პოვერქნოქნოჲ სლოე გრუნთა და პილალქი ეპიფაუნნოჲ და ნეღბოქოქ ჳარყვაჲშეჲშეჲ ინფაუნნოჲ გასტროპოდაჲ (Bonellitia, Eupleurotoma, Mesalia, Natica, **Turritella**, Xenophora და დრ.) და დვუქვორქოჲ (Tivelina, Carditidae, Varicorbula, Nucula, **Arcopsis** და დრ.) (**Adegoke**, Tevesz, 1974; **Arua**, Hoque, 1989).

ვ ობლასტი ინდონეზიი პალეოგენოვე **შელფოვე** მოლქოქოვქოვქ სოობქოქთვა ვლქ ობუჩნო რასნოობრასნო და სოქოქთალი ივ დვუქვორქათქ მოლქოქოვქ — **ეპიფაუნნო** (**Anadara**, Chlamys, Ostrea და დრ.), **სემიინფაუნნო** (Pinna) და **ინფაუნნო** (**Solecurtus**, Veneridae, Corbula და დრ.) **სესტონოფაგო**ქ და ინფაუნნო დეტრიტოფაგოქ (**Tellina**, **Arco-ragia**) და გასტროპოდ - რასტილქნოჲდნო (Angaria, Velates, **Rimella** და დრ.), რასტილქნოჲდნოქ და დეტრიტოფაგოქ (Bittium, Ptychoceritium, Cerithium, Cerithidea, **Benoiestia**), სესტონოფაგოქ და/ილი დეტრიტოფაგოქ (**Aporrhais**, Turritella) და რასნოობრასნო ხიშქნიკოქ, პილავქიქსეჲ დვუქვორქოჲ და გასტროპოდაჲ (Neverita, Natica, Muricopsis, Typhis, **Tritonalia**, **Cantharus**, **Clavilithes**, **Latirus**, Ancilla, Athleta, Voluta, Lyria და დრ.), მორქიე ეჲოჲ (Galeodea, Cassis, Ficus), კნიდარიჲოჲ (Architectonica), ქერვაჲო (Athenotoma, **Mangelia**, **Raphitoma**). ვმესტე ს მოლქოქოჲ ჳლქ სელილქი კორალლი, მორქიე ეჲი, ქერვი, **ნეკტობენტოსნო** რყბი (Piccoli, Savazzi, 1983).

რიფოვე პოქროჲი ოქმეჩალქი ს მელქოვოდეჲჲა ვბლიჯი თიხოოქეანსქოქ ოქროვოქ, ვ თოქ ჳლქ სკლონაჲ პოდვოქნოქ ვულქანოქ. ოსოვნოჲ **რიფოქოქროქილქი** ჳლქ ვ ოლიგოცენე ვლქ ივსტკოვე ვოდროსლი (Halimeda და კორქოვიდნო კორალინოვე **Lithothamnium** და დრ.), **ფორამინიფერე** (ინკრუსტირუოქიე თიქა **Homotrema** და **Carpenteria**) და კორალლი (Favites, **Platygyra**, **Porites**, Asteopora). კრეჲე ეთიქ ოსოვნოქ **კარქასოქოქროქილქი**, ვ ფორმირავიანი რიფოქ პრიქნოქალი უაქტოჲ **ბენტოსნო** ფორამინიფერე Heterostegina, Cycloclypeus, Amphistegina, **Miliolidae**, დვუქვორქათქე მოლქოქი და გასტროპოდე. იაქრო რიფა სლავალქოქ კორალლაჲ, ინკრუსტირუოქიე ვოდროსლაჲ და ფორამინიფერაჲ; მნოგოქსლენნოჲ ჳლქ ვლქ სვობოდნო ჳივუოქიე თოქსტორაკოვიდნო ფორამინიფერე (Amphistegina). ვ რაიონე პერედოვო რიფა პრეობლადალი ფორამინიფერე, ვ მენქოჲე სტეპენი - კორალლი, მორქიე ეჲი, მოლქოქი. ნა ოქროქნო მელქოვოდე ოქსოქდოქვალი მკურნაჲ ფორამინიფერე, გლავნო ობროქოჲ Heterostegina და **მიოგიქსინიდე**, ა თაკჲე კორალინოვე ვოდროსლი. ვ ჳარიფოვი ჳონე მნოგოქსლენნოჲ ვლქ მილიოლიდე (**Forman**, **Schlanger**, 1957; **Grigg**, 1988).

Дальневосточные моря

В прибрежных лагунах Западно-Сахалинского бассейна, принадлежавшего к Бореальной биогеографической области, на протяжении всего палеогена господствовали сообщества *Ostrea - Corbicula* и *Ostrea*, приуроченные к **песчано-галечным** грунтам. Из других **двустворок** встречались эпифаунные *Mutilus*, **семиинфаунные** *Modiolus*, **инфаунные** *Spisula*, *Solen*, *Pitar*, *Nuculana*, а также морские ежи *Linthia*. Особенно распространены были поселения устриц, т.е. преобладали неподвижные **сестонофаги**.

На рыхлых песчаных, **песчано-алевритовых, песчано-глинистых** грунтах верхней сублиторали были развиты сообщества *Spisula - Solen - Nuculana*, *Spisula - Ostrea - Linthia*, *Ostrea - Pitar*, *Venericardia - Pitar*, *Nuculana - Mya - Solen*, *Solen - Linthia*, *Nuculana - Solen - Linthia*, *Nuculana - Yoldia*. Преобладали инфаунные сестонофаги (*Spisula*, *Solen*, *Pitar*, *Venericardia*, *Mya*), обычными были эпифаунные сестонофаги (*Ostrea*) и инфаунные сортирующие (*Nuculana*, *Yoldia*) и несортирующие (*Linthia*) детритофаги. Кроме указанных родов, частыми были инфаунные сестонофаги *Nemocardium*, *Clinocardium*, **Мафра**, *Sanguinolaria*, инфаунные сортирующие детритофаги **Ацила**, *Macoma*, *Peronidia*, а также **гастроподы**: растительноядные *Acmaea*, хищники *Tectonatica*, *Polinices*, *Neptunea*, *Genota*, *Scaphander*, *Fulgoraria*, **Молопофорус**, инфаунные сестонофаги **Туррителла**.

Для **песчано-алевритово-глинистых** грунтов средней и нижней сублиторали были характерны сообщества *Thyasira - Yoldia - Nemocardium*, *Nemocardium - Mya - Yoldia*, *Thyasira - Yoldia - Laternula*, *Thyasira - Acila - Yoldia*, *Thyasira - Clinocardium*, *Thyasira - Nemocardium - Acila*, *Mya - Nemocardium - Linthia*. Кроме руководящих форм, встречались *Ennucula*, *Nuculana*, *Malletia*, *Tellina s.l.*, *Macoma*, *Clinocardium*, *Latemula* и др., а также скафоподы *Dentalium*. В более песчаных осадках преобладали инфаунные сестонофаги - *Nemocardium*, *Mya*, *Clinocardium* и др., в **алевритово-глинистых** — сортирующие инфаунные детритофаги - *Yoldia*, *Nuculana*, *Macoma* и др. Для нижней сублиторали были характерны свободно передвигавшиеся и плававшие сестонофаги *Delectopecten* (Жидкова и др., 1974).

Моря Японии

В море района острова Кюсю, также относившемся в позднем эоцене к Бореальной биогеографической области, сообщества моллюсков состояли из двустворчатых и брюхоногих. **Двустворки** были представлены главным образом **сестонофагами** — **эпифаунными** (*Arca*, *Chlamys*, *Pecten*, *Lima*, *Limatula*, *Pododesmus*, *Ostrea*), **семиинфаунными** (*Pinna*) и **инфаунными** (*Venericardia*, *Crassatellites*, *Cultellus*, *Meretrix*, **Corbula**, *Pholadomya*), тогда как инфаунные детритофаги (*Tellina*) были редкими. Из гастропод были характерны растительноядные (*Nerita*, *Rissoina*, *Rimella*), сестонофаги (инфаунные *Turritella* и эпифаунные *Calyptraea*) и разнообразные хищники: питавшиеся двустворчатыми моллюсками (*Athleta*, *Volutilithes*, *Lyria*, *Fulgoraria*), морскими ежами (*Galeodea*), книдариями (*Epitonium*), а также хищники и **падаляды** (*Cancellaria*) и паразиты (*Cylichna*). Судя по составу хищных гастропод, наряду с моллюсками здесь жили морские ежи, кишечнополостные, черви (*Piccoli*, *Savazzi*, 1983).

Моря тихоокеанского побережья севера Северной Америки

В зоне внешнего шельфа, располагавшегося в палеогене на территории Аляски, на глубинах 100–200 м на алевритовых грунтах в условиях холодно-умеренного климата **бентосные** сообщества состояли из двустворчатых и брюхоногих моллюсков, скафопод, фораминифер, остракод. Среди двустворок преобладали инфаунные сестонофаги (*Pitar*, *Clinocardium*, **?Serripes**, *Spisula*, *Cyclocardia*, *Hiatella*, *Liocuma*, *Mya*, **?Periploma**); меньшую роль играли инфаунные детритофаги (*Acila*, *Macoma*) и эпифаунные сестонофаги (*Crenella*). Среди гастропод

господствовали хищные (*Buccinum*, *Euspira*, *Echinophoria*, *Natica*, *Neverita*, *Priscofusus*, *Epitonium*, *Ancistrolepis* и др.; более редкими были сестонофаги *Calyptraea* и *Turritella* (*Hataitella*). **Скафоподы** были представлены родом *Dentalium*, а **фораминиферы** родами *Bathysiphon*, *Bolivina*, *Buccella*, *Cassidulina*, *Cibicides*, *Cyclammina*, *Dentalina*, *Elphidium*, *Entosolenia*, *Eponides*, *Haplophragmoides*, *Melonia*, *Nonion* (*Allison*, *Marincovich*, 1981).

В более южных районах (Орегон) в условиях, переходных от теплоумеренных к субтропическим, на **алевритово-гуфогенных** грунтах прибрежного мелководья **бентосные** сообщества включали **двустворок** — **инфаунных** сестонофагов (*Parvicardium*, *Nemocardium*, *Macrocallista*, *Pitar*, *Spisula*, *Panopea*, *Pandora*, *Thracia*, *Diplodonta*, *Solen* и др.) и инфаунных детритофагов (*Tellina*, *Macoma*, *Semele*, *Nuculana*, *Acila*), хищных гастропод (*Natica*, *Neverita*, *Polinices*, *Sinum*, *Epitonium*, *Ficus*, *Brucklandia*), брахиопод (*Terebralia*), декапод, **баланусов**, редких морских ежей (*Kewia*, *Salenia*) и офиуроидей. Многочисленными были фораминиферы (**милиолиды**, *Nonion*, *Discorbis*, *Elphidium* и др.) (*Hickman*, 1969).

Моря тихоокеанского побережья юга Северной Америки

В олигоценовое время в районе Калифорнии, находившемся в пределах Тропического пояса, в верхней сублиторали на песчаных осадках и алевритоглинистых илах с большей примесью раковин диатомей было распространено сообщество *Nuculana*, в которое входили, кроме руководящей формы, относившейся к **инфаунным** детритофагам, **инфаунные** сестонофаги (*Macrocallista*), хищные инфаунные **гастроподы** (*Scaphander* и **натициды**) и некоторые более редкие формы. Преобладали инфаунные детритофаги, много было инфаунных сестонофагов и хищников, а **эпифаунные** сестонофаги и растительоядные практически отсутствовали. Глубже на глинистых и **алевритово-глинистых** илах с большим количеством диатомей в сообществе *Macrocallista* преобладали инфаунные сестонофаги (*Macrocallista*, *Thyasira*), много было хищных гастропод (*Scaphander*, *натициды*, *Brucklandia*); меньшую роль играли инфаунные детритофаги (*Macoma*, *Acila*, *Nuculana*, **скафоподы** *Dentalium*); встречались редкие эпифаунные сестонофаги (*Spirorbis*). В низах верхней - нижней сублиторали (глубины свыше 50 м) на глинистых диатомовых илах было расположено сообщество *Thyasira*, в котором также господствовали инфаунные сестонофаги (*Thyasira*, *Macrocallista*, редкие **кардииды**), в меньшем количестве присутствовали инфаунные детритофаги (*Acila*, *Yoldia*, редкие *Macoma*, а также скафоподы *Dentalium*) и хищные гастроподы (*натициды*, *Scaphander*, *Brucklandia*); редкими были эпифаунные способные плавать *Delectopecten*. Еще глубже (глубины 100–200 м и глубже) на таких же грунтах отмечалось сообщество *Delectopecten*, в котором преобладали эпифаунные способные плавать сестонофаги, вместе с которыми селились относившиеся также к **эпифаунным** сестонофагам, но неподвижно (губки) или подвижно (**брахиоподы** — **теребратулиды**) прикреплявшиеся формы, инфаунные сестонофаги (*Thyasira*) и детритофаги (*Yoldia*, *Nuculanidae* и скафоподы *Dentalium*) и хищники (*Scaphander*, *натициды*) (*Watkins*, 1974).

В других участках тихоокеанского побережья глубоководные **эоценовые** и **олигоценовые шельфовые** сообщества имели сходный состав, т.е. состояли главным образом из инфаунных (реже **эпифаунных**) детритофагов и сестонофагов, хищников и эпифаунных способных плавать сестонофагов. Так, в низах сублиторали, а также уже за пределами шельфа, на алевритовых и глинистых илах отмечались сообщества протобранхий (рис. I.4.11) и гастропод *Bathybembix* (рис. I.4.12). Первое из них было представлено **инфаунными** детритофагами (двустворки *Nucula*, *Acila*, *Nuculana*, *Yoldia*, скафоподы *Cadulus*, реже двустворки *Poroleda*, *Sarepta*, *Malletia*, *Tellina*), а также хищными гастроподами (*Scaphander*, *Ptychocyrix*).

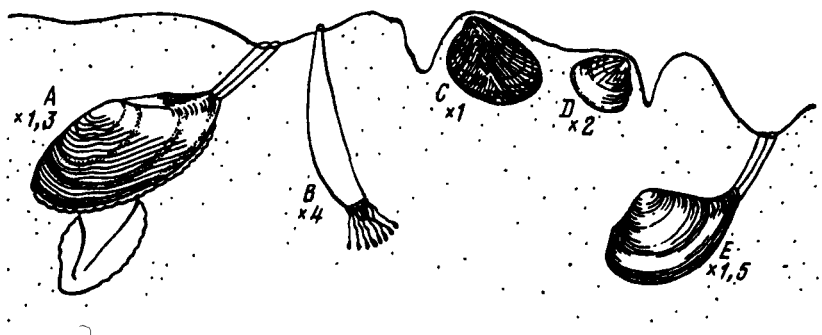


Рис. 1.4.11. Реконструкция ядра сообщества двустворок-протобранхий (Hickman, 1984, рис. 10)

A - *Yoldia*; B - скафоподы *Cadulus*; C - *Acila*; D - *Nucula*; E - *Nuculana*

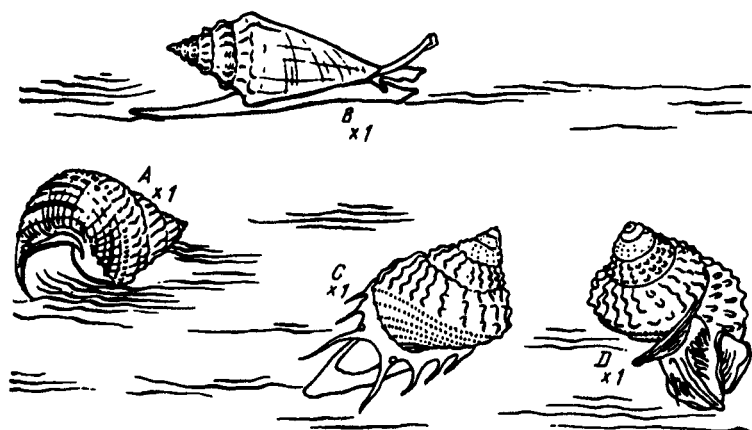


Рис. 1.4.12. Реконструкция компонентов сообщества гастропод *Bathybembex* (Hickman, 1984, рис. 11)

A - раковина *Bathybembex*; B - хищники *Conus*; C и D - *B. bairdii*: C - ползающий по поверхности грунта, D - втянувший тело в раковину, будучи потревожен

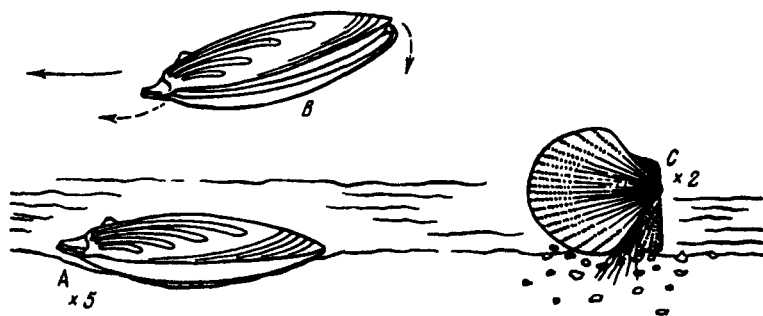


Рис. 1.4.13. Реконструкция компонентов сообщества пектиниднаилистых грунтах (Hickman, 1984, рис. 8)

A - свободно лежащий в неглубокой впадине дна представитель *Propeamussiinae*; B - то же, плавающий; C - представитель тонкорачовинных прикреплявшихся **биссусом** пектинид

В сообщество **эпифауных** детритофагов - гастропод *Bathybembix* входили **эпифауные** хищники *Conus* и более редкие *Sveltia*, *Fusinus* и др.

На илистых, часто **диатомово-илистых** грунтах сублиторали и батииали местами доминировали **пектиниды** — свободно лежавшие и плавающие *Proreamussium* и *Delectorepen* и тонкостенные прикреплявшиеся биссусом формы, относившиеся к **сестонофагам** (рис. I.4.13), с которыми жили **инфауные детритофаги (скафоподы** *Cadulus*, **двустворки — протобранхии**) и хищные **гастроподы** (*Marginella* и др.).

В зоне верхней и средней сублиторали на глубинах 10–135 м на **алевритистых** или диатомовых илах располагалось сообщество **инфауных** сестонофагов *Thyasira* - *Lucinoma* - *Solemya* (рис. I.4.14), в которое входили еще *Cyclocardia* и редкие "**Corbula**", *Cochlodesma* и *Thracia*, также относившиеся к **инфауным** сестонофагам, а также редкие инфауные детритофаги (*Dentalium*, *Acila*). Другое сообщество средней - нижней сублиторали - *Turridae* (рис. I.4.15) состояло из эпифауных хищных гастропод *Turricula*, *Parasyrinx*, *Aforia*, *Turritosyrinx*, *Ptychosyrinx*, *Procerapex*, **Acampptogenotia**, инфауных хищников - натицид (*Natica*, *Polinices*, *Euspira*) и ряда других хищников. Селились здесь также более редкие инфауные детритофаги (*Dentalium*, *Tellina*) и **сестонофаги** (*Nemocardium*) (Hickman, 1984).

Моря побережий Мексиканского залива и Карибского моря

Во второй половине палеоцена в районах юго-западной Алабамы (Bryan, 1991) формировались **кораллово-водорослево-мшанковые** органогенные постройки, которые не являлись настоящими рифами и возникали на поднятиях шельфа. Ядро такой постройки состояло из губок и массивных кораллов *Stylophora* и более редких *Actinacis*; немногочисленными были **кораллиновые** водоросли, обраставшие губки (биофация 3 - рис. I.4.16). Мористее располагались поселения ветвистых кораллов, жили мелкие губки, мшанки, мелкие **фораминиферы**, морские ежи; многочисленными были кораллиновые водоросли, обраставшие скелеты кораллов (биофация 2 - рис. I.4.16). В зоне передового рифа на глубине 10–20 м (биофация 1 - рис. I.4.16) преобладали мшанки, кораллиновые водоросли (? *Archaeolithothamnium*) и крупные фораминиферы (*Discocyclusina*, *Pseudophragmina*); селились здесь также мелкие губки, ветвистые и массивные кораллы, двустворчатые моллюски, криноидеи *Rhizocrinus*, морские ежи, морские звезды. В зарифовой зоне располагались поселения ветвистых кораллов и жили многочисленные морские ежи (*Dorocidaris*, *Loriolia*, *Salenia*), а также мшанки, морские звезды, криноидеи, мелкие фораминиферы (в основном **милиолиды**); кораллиновые водоросли часто обрастали скелеты иглокожих (фация 4 - рис. I.4.16).

В среднеэоценовое время в лагунах с пониженной соленостью (около 10‰), у берегов которых была развита мангровая растительность, формировались небольшие биогермы устрицами *Crassostrea*, вместе с которыми селились **серпулиды** и некоторые **остракоды**. В песках жили многочисленные черви и ракообразные, оставившие норы и другие следы (Woods, Hansen, 1985; Westgate, Gee, 1990).

В зоне прибрежного мелководья в районе Флориды в это же время в условиях нормальной солености и высокой гидродинамики на карбонатных песках с детритом и ракушей жили главным образом **бентосные** фораминиферы, двустворчатые моллюски (*Pseudomiltha* и др.), гастроподы (*Velates* и др.), ракообразные, морские ежи, редкие мшанки, **баланусы**, одиночные кораллы, морские звезды. Локально развивались заросли водорослей и морской травы. В самой прибрежной зоне - многочисленные следы **Ophiomorpha** (**декаподы Callianassidae**), *Tigillites*, *Planolites* и др. (Woods, Hansen, 1985). Очень разнообразны были морские ежи, в основном неправильные инфауные, относившиеся к отрядам *Clypeasteroidea* (**Periarchus**, **Fibularia**), *Spatangoida* (*Eupatagus*, *Agassizia*, **Plagiobrissus**), *Cassiduloida* (*Cassidulus*, **Rhyncholampas**), *Holactypoida* (*Oligopygus*); реже встречались правильные морские ежи. Кроме **бентосных** беспозвоночных здесь жили **нектобентосные** морские кро-

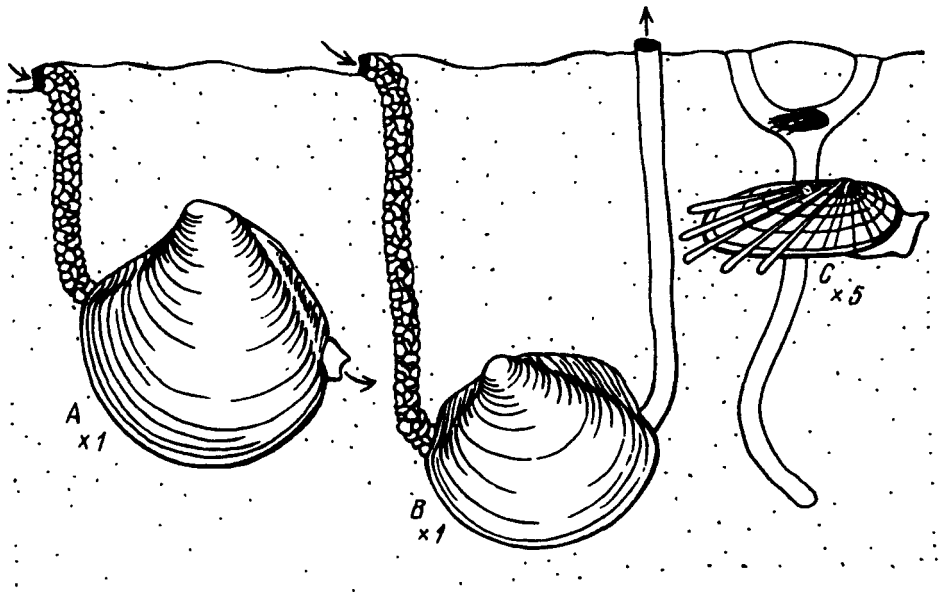


Рис. 1.4.14. Реконструкция представителей сообщества *Thyasira* — *Lucinoma* — *Solemya* (Hickman, 1984, рис. 9)

A - *Thyasira*; *B* - *Lucinoma*; *C* - *Solemya*

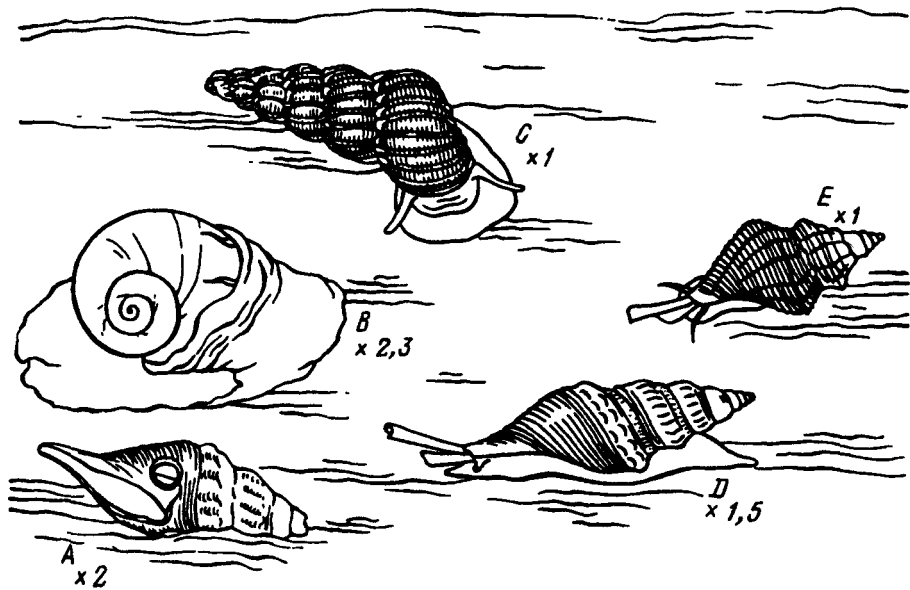


Рис. 1.4.15. Реконструкция представителей сообщества туррид (Hickman, 1984, рис. 12)

A - раковина хищного вида рода *Proscogarex*, просверленная гастроподой из семейства натидид;
B - хищник из семейства натидид; *C* - *Epitonium* (*Boreoscala*); *D* - *Proscogarex*, ползающий по поверхности фунга; *E* - *Asamptogenotia*, ползающая по поверхности дна

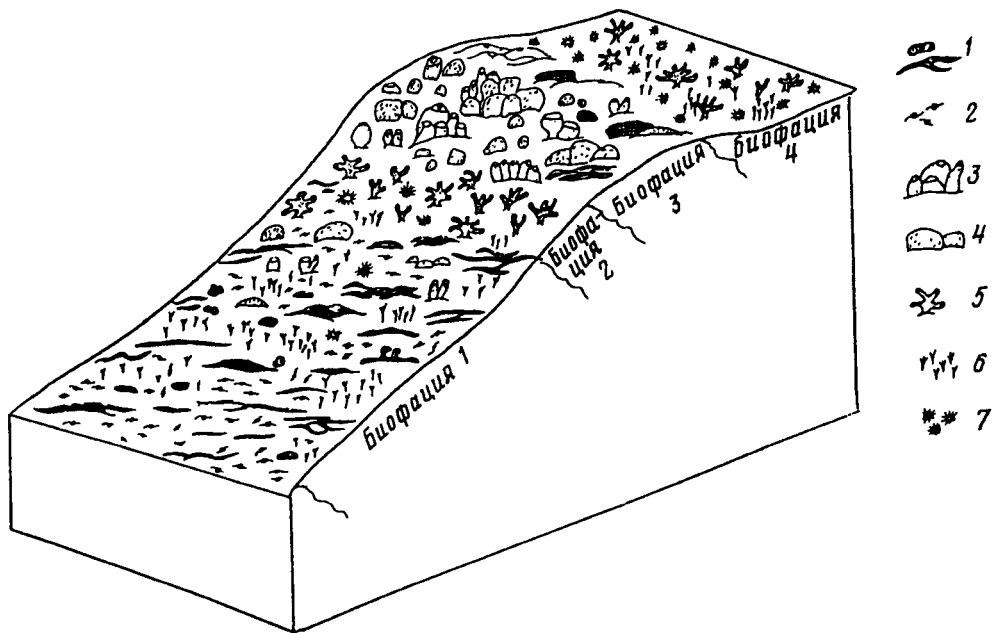


Рис. 1.4.16. Схематическая реконструкция "рифа" (известняки Солт Монтейн, юго-западная Алабама) (Bryan, 1991)

/ - кораллиновые водоросли; 2 - крупные фораминиферы; 3 - губки; 4 - массивные кораллы; 5 - ветвистые кораллы; 6 - мшанки; 7 - морские ежи

кодилы и черепахи, рыбы, примитивные киты *Basilosaurus* и растительоядные *Protosiren* (морская корова) (Croft, Shaak, 1985; Randazzo et al., 1990).

При умеренной гидродинамике на мягких нестабильных грунтах мелководья существовало сообщество, в которое входили **сестонофаги**, представленные двустворками, гастроподами и мшанками, детритофаги, среди которых были моллюски (**двустворки, гастроподы, скафоподы**) и морские ежи, и многочисленные хищники, в основном гастроподы, питавшиеся моллюсками (*Naticidae, Muricidae, Buccinidae, Fascioliariidae, Volutidae, Olividae*), морскими ежами и другими иглокожими (*Ficidae*), кишечнополостными (*Architectonidae, Scalaridae*), червями (*Turridae, Terebridae*), а также представителями разных групп беспозвоночных (*Buccinidae, Fascioliariidae, Mitridae, Cancellariidae, Conidae, Ringiculidae*). К хищникам принадлежали также ракообразные, питавшиеся моллюсками и мягкотелыми животными, **кишечнополостные**, питавшиеся зоопланктоном, а также **нектобентосные** рыбы, жертвами которых были ракообразные, черви и в меньшей степени моллюски. Небольшую роль играли и головоногие моллюски, питавшиеся главным образом ракообразными. Много было червей - безвыборочных детритофагов, о чем свидетельствуют большое количество в осадке их фекальных пеллет и высокий уровень биотурбации осадка. Главными компонентами трофической цепи этого сообщества были сестонофаги — двустворки, безвыборочные детритофаги — черви, хищники - гастроподы и ракообразные, а также рыбы (Stanton, Nelson, 1980).

В позднем эоцене вдоль берегов глубокого пролива, расположенного на территории Южной Джорджии и Северной Флориды, на глубинах менее 100 м были развиты обширные поселения красных водорослей, в основном *Archaeolithothamnium*; менее распространены были *Lithoporella, Lithophyllum, Porolithon, Neogoniolithon*, а также **дазикладиевые** водоросли. Гидродинамика была высокой, что

обуславливало сферическую форму водорослей и слоистость их нарастания (родолиты). Бентос был ограничен в основном сверлильщиками (**Lithophaga**) или инкрустирующими формами (мшанки, одиночные кораллы, устрицы), селившимися на родолитах, скелетах мертвых морских ежей и раковинах крупных форамини-фер. В полостях между родолитами селились прикрепляющиеся **биссусом** двустворки (Chlamys, Lima) и свободно лежавшие крупные **фораминиферы** **Lepidocyclus**. На карбонатных песках, где родолитов было меньше, жили крупные мобильные хищные **гастроподы** (Conus, Ampullina), морские ежи (Clupeaster, Brissus, **Rhyncholampas**), крупные толстостенные **семиинфаунные** двустворки Glycymeris (**Manker**, Carter, 1987). В других участках к чистым пескам из морских ежей были приурочены **Rhyncholampas**, Macropneustes, **Weisbordella**, реже другие; на немного заиленных песках селились Weisbordella, Wythella, **Plagiobrissus**, на сильно заиленных - Weisbordella, Periarthus, **Paraster**, **Eupatagus** и некоторые другие, более редкие (Carter, 1989).

На карбонатных платформах Карибского региона, начиная со среднего эоцена, формируются коралловые рифы, по-видимому, отсутствовавшие здесь в палеоценовое и раннеэоценовое время (Frost, 1977). Заросли кораллов и рифовые постройки обычно возникали на грубозернистых **карбонатно-детритовых** грунтах. Доминировали массивные Goniopora, Astrocoenia, **Astreopora**, Haimesastraea, Siderastrea, Montastraea, менее многочисленны были Favia, Colpophyllia, Goniastrea; еще менее значительную роль играли ветвистые Actinacis, Stylophora, **фацелоидные** Sideroseris, **дискоидальные** **Cyathoseris**, **вееровидно-меандридные** Placosmilia, крупные одиночные Antillophyllia и Trachyphyllia. К рифовой зоне были приурочены фораминиферы родов Lepidocyclus, Nummulites, Operculinoides, Pseudophragmina, Amphystegina, инкрустирующие Fabiania. На вулканогенных и терригенно-детритовых грунтах отмечалось смешанное сообщество герматипных и **агерматипных** кораллов - ветвистых Stylophora, Astrocoenia, Goniopora и мелких одиночных Antilloseris, Trochosmilia, **Paracyathus**, Asterosmilia, которые все были приспособлены к значительному приносу терригенного материала. На **терригенных** осадках господствовали **агерматипные** кораллы семейств **Caryophyllidae**, **Flabellidae**, **Dendrophyllidae**, среди которых одиночных и ветвистых колониальных было значительно больше, чем массивных. Вместе с кораллами жили разнообразные моллюски, а фораминиферы были немногочисленны, главным образом Discocyclus.

Расцвета рифовые постройки достигли в Карибском регионе в **олигоцене**. Они были представлены банками, барьерными и краевыми рифами. Банки формировались ветвистыми **Porites**, Goniopora, Astropora; более редкими были желвако-**видные** Alveopora, Actinacis, Astrocoenia, **Porites**, Goniopora. К банкам тяготели многочисленные **кораллиновые** водоросли и крупные фораминиферы (Lepidocyclus, Heterostegina, Operculinoides), а моллюски здесь были редкими. Каркас рифов слагали массивные и инкрустирующие **герматипные** кораллы - Diploastrea, Antiguastrea, Goniastrea, Diploria, Goniopora, Colpophyllia, Porites, Favites и др., на которых обычно нарастали кораллиновые водоросли. В некоторых участках к перечисленным кораллам присоединялись столбчатые и ветвистые **Astreopora**. На стороне рифа, обращенной к лагуне, доминировали ветвистые **Porites**, а в лагунах формировались **кораллово-моллюсково-фораминиферовые патч-риф**ы, каркасостроителями которых были Goniastrea, Goniopora, Siderastrea, Antiguastrea, Agathiphyllia с подчиненными **Porites** и Diploastrea. В нижней зоне гребня рифа и верхней части склона передового рифа селились листоватые Pavona, Fungophyllia и **Leptoseris**, а на нижней части склона передового рифа - одиночные (Trachyphyllia и др.) и крупные ветвистые Stylophora и Actinacis, реже - другие герматипные кораллы; много было агерматипных кораллов (**Parasmilia**, **Balanophyllia**, Archohelia, **Flabellum**) и крупных тонкостенных фораминифер (Lepidocyclus) (Frost, 1977).

Бентосные сообщества этой зоны практически не изучались, известен только их систематический состав - двустворчатые и брюхоногие моллюски, **брахиоподы**, морские ежи, **фораминиферы**. Состав этих групп менялся в течение палеогена вследствие изменения системы океанической циркуляции из-за отделения Австралии от Антарктиды, сдвижения Австралии и Новой Зеландии к северу, возникновения и развития циркум-Антарктического течения, потеплений и похолоданий.

В палеоценовых морях Австралии господствовали умеренные **палеоавстраль-ные** виды: среди **двустворок** - родов и подродов **Neilo** (*Spineilo*), *Cucullaea* (*Cucullona* и *Cucullastis*), *Glycymeris* (*Glycymerita*), *Electroma*, **Pteromyrtea** и др., среди гастропод - *Conominolia*, *Zeacolpus*, **Strithioptera**, *Colposigma* и др. **Позднепалеоценово-ранне-эоценовое** потепление вызвало замещение в районах Австралии и Новой Зеландии почти всех умеренных палеоавстральных таксонов тепловодными индо-пацифическими видами гастропод семейств *Conidae*, *Cypraeidae*, *Mitridae* и двустворок (**Harpidae** и др.), а также распространение **тепловодных** морских ежей. В морях вокруг Антарктиды постепенное похолодание дало возможность ряду палеоавстральных моллюсков адаптироваться к изменившимся условиям и продолжать существовать. Это относится к представителям родов и подродов двустворок *Cucullaea* (*Cucullona*), *Aulacomya*, **Gaimardia**, *Lahillia* (*Lahilleona*), *Eurhomalia*, *Cyclorisma* и др. и гастропод (*Zeacolpus*, *Colposigma*, **Struthioptera** и др.).

В позднеэоценовое время на шельфе юга Австралии в условиях нормальных солености и газового режима на **известково-глинистых** грунтах жили двустворчатые моллюски - **эпифаунные** (*Chlamys*, **Rucnodonte**, *Dimya*) и **инфаунные** (*Hiatella*, *Dosina*) сестонофаги, **гастроподы** (сестонофаги *Turritella*, *Spirocolpus*, хищные *Trophon*), брахиоподы, морские ежи, мшанки, фораминиферы (*Cibicides*, **Polymorphidae**, *Lagena* и др.). При наличии большого количества кремнезема за счет выпадения вулканического пепла на глинистых осадках возникли поселения губок; **двустворки** (*Ledella*, **Pectunculina**) и гастроподы (*Spirocolpus*) были редкими; из фораминифер господствовали *Sphaeroidina*, *Uvigerinella*, *Bolivina*, *Cassidulina*. В условиях некоторого дефицита кислорода и обилия кремнезема преобладали инфаунные сестонофаги - гастроподы *Spirocolpus*, среди двустворок отмечались эпифаунные и/или **семиинфаунные** (*Dimya*, *Limopsis*) сестонофаги и инфаунные детритофаги (*Ledella*), а из фораминифер многочисленными были *Uvigerina*, *Sphaeroidina*, **Cerobertina**, *Cassidulina*; отмечались следы ракообразных **Thalassinoides** (**McGowran**, **Beecroft**, 1986).

Резкое падение температур (примерно на 5°C) в конце эоцена - начале олигоцена и возникновение интенсивной циркумполярной системы течений вызвали глубокое изменение **шельфовых** фаун на юге циркум-Пацифики; здесь вымерло большинство индо-тихоокеанских видов и распространился ряд палеоавстральных форм. Среди морских ежей в антарктических морях появились "живородящие" формы. Изменения произошли и среди **бентосных** фораминифер и среди брахиопод (**Stevens**, 1980; **Foster**, 1980; **Zinsmeister**, 1982; **Brian**, 1987; **McGowran**, 1987; **MacKinnon**, 1987).

В районе Южной Австралии в **холодноводных** условиях на сублиторали открытого шельфа в олигоцене на грубозернистых грунтах при высокой гидродинамике жили многочисленные мшанки, эпифаунные и инфаунные морские ежи, двустворчатые моллюски (в основном **пектиниды**, но встречались и инфаунные формы) и гастроподы. На тонкозернистых песках и илах в спокойных гидродинамических условиях господствовали разнообразные ветвистые мшанки с тонким скелетом, фораминиферы (**роталииды**, **милиолиды**), жили немногие инфаунные морские ежи и пектиниды из двустворчатых моллюсков (**James**, **Vona**, 1994).

1.4.6. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПАЛЕОГЕНОВЫХ ШЕЛЬФОВЫХ СООБЩЕСТВ

Экологический (этолого-трофический) состав **бентосных шельфовых** сообществ кайнозойских (палеогеновых и неогеновых) морей приведен в таблице 1.4.2.

Ярусирование **эпифауны** и **инфауны** было таким же, как в меловое время: ярус выше 50 см был свободен, ярус от +20 до +50 см занимали губки и кораллы, от +20 до +10 см - губки, кораллы, некоторые двустворчатые моллюски, от +10 до +5 см - те же группы плюс мшанки, голотуроидеи, от +5 до 0 см - **губки**, кораллы, **двустворки**, **гастроподы**, мшанки, **брахиоподы**, ракообразные, иглокожие.

Представители инфауны — двустворчатые моллюски, **скафоподы**, гастроподы, **черви**, беззамковые брахиоподы, морские ежи, офиуроидеи, голотуроидеи, ракообразные - также занимали различные уровни в осадке.

В морях Бореальной биогеографической области во всех зонах моря преобладали двустворчатые и брюхоногие моллюски и **фораминиферы** (табл. 1.4.3).

В лагунах и прибрежной зоне, кроме указанных трех групп, жили губки, **мшанки**, циррипедии, **остракоды**, **декаподы** и другие ракообразные, **серпулиды**, реже морские ежи и офиуроидеи. Местами были развиты заросли водных высших растений или водорослей. Господствовали сестонофаги - **эпифаунные** неподвижно (особенно устричные) и подвижно прикрепленные, реже **инфаунные**, **семиинфаунные** и сверлильщики; с зарослями растительности были связаны многочисленные растительноядные формы; **эпифунные** и инфаунные сортирующие детритофаги, детритофаги **и/или падалеяды** и хищники имели меньшее значение; характерными были **илоеды**, оставившие следы.

На мелководном шельфе, кроме двустворок, гастропод и фораминифер, характерными были губки, скафоподы, мшанки, брахиоподы, морские ежи, криноидеи, а также различные ракообразные и черви; более редкими были **кораллы-склерактинии**, гидроидные, морские звезды, офиуроидеи. Господствующей этолого-трофической группой были сестонофаги - эпифаунные, инфаунные, реже — **семиинфаунные** и сверлильщики; обычными формами были инфаунные и эпифаунные сортирующие детритофаги, инфаунные илоеды, растительноядные и эпифаунные и инфаунные хищники **и/или падалеяды**, более редкими — эпифаунные и инфаунные детритофаги **и/или падалеяды** и паразиты.

На отмелях вдали от берегов местами возникали банки, построенные мшанками и агерматипными кораллами и октокораллами; из других групп здесь обычно селились серпулиды, криноидеи, цементировавшиеся или свободно прикреплявшиеся двустворки, брахиоподы, гидроидные полипы, известковые губки, часто приуроченные к органогенным постройкам, гастроподы, циррипедии и другие ракообразные, морские ежи, морские звезды, офиуроидеи. В южных районах возникали небольшие постройки из **кораллиновых** водорослей, а в северных - морская растительность была представлена как высшими растениями, так и зелеными водорослями. Преобладали в этой зоне неподвижно прикрепленные эпифаунные сестонофаги; подвижно прикрепленные эпифаунные и инфаунные сестонофаги, растительноядные и хищники имели меньшее значение, а инфаунные и эпифаунные детритофаги были редки.

В области глубоководного шельфа наиболее характерными были двустворчатые моллюски и фораминиферы, обычными — гастроподы, скафоподы, морские ежи; менее часто здесь селились криноидеи, мшанки, брахиоподы; редкими были **агерматипные** одиночные кораллы. Преобладали сестонофаги, среди которых - эпифаунные способные плавать и инфаунные, реже - семиинфаунные. На втором месте были инфаунные детритофаги и хищники, тогда как растительноядные и эпифаунные детритофаги практически отсутствовали.

В морях Тропической биогеографической области (табл. 1.4.4) бентос был

более разнообразен в систематическом отношении. Лагуны и заливы с несколько пониженной соленостью были заселены двустворчатыми моллюсками, среди которых были особенно распространены устричные, **гастроподами**, фораминиферами (главным образом милиолидами), остракодами и другими ракообразными (крабы, **баланусы** и др.). Характерными формами здесь были мшанки, **серпулиды** и другие черви, более редкими - морские ежи. Обычными были заросли водорослей и другой морской растительности. Преобладали **эпифаунные** сестонофаги, но много было и **эпифаунных** и **инфаунных** детритофагов, в том числе и несортирующих, и детритофагов и/или падалеядов, а также растительноядных, тогда как **семиинфаунные** и **инфаунные** сестонофаги и хищники и/или падалеяды были относительно редкими.

Сходным составом характеризовалась и прибрежная зона: господствовали здесь двустворчатые и брюхоногие моллюски, фораминиферы (особенно милиолиды), **остракоды** и другие ракообразные (крабы, циррипедии и др.), частыми были морские **ежи**, мшанки, серпулиды, реже встречались одиночные кораллы и морские звезды. Этолого-трофический состав прибрежных сообществ был таким же, как лагунных. Местами развивалась богатая водная растительность.

На мелководном шельфе сообщества состояли из разнообразных двустворок, гастропод, кораллов, **фораминифер**, морских ежей; характерными были мшанки, **брахиоподы**, **скафоподы**, остракоды, крабы и другие ракообразные, серпулиды и бесскелетные черви; более редкими были губки, криноидеи, офиуроидеи, морские звезды, панцирные моллюски. Водная растительность состояла из зеленых и красных **водорослей** и морской травы *Cymodocea*.

Характерными для **бентосных** сообществ мелководного шельфа были эпифаунные и инфаунные сестонофаги, растительноядные, хищники; многочисленными были и инфаунные детритофаги, в том числе несортирующие; жили здесь также эпифаунные сортирующие детритофаги, эпифаунные и инфаунные детритофаги и/или падалеяды, **семиинфаунные** и сверлящие сестонофаги и паразиты. Таким образом и систематический и этолого-трофический состав сообществ тропического мелководья был очень разнообразен.

На отмелях и мелководьях карбонатных платформ, где в меловое время были развиты рифовые структуры, в первой половине палеоцена они исчезли, затем начали формироваться небольшие постройки в основном из кораллиновых водорослей и лишь местами - из губок и склерактиний (Bryan, 1991), и только в олигоцене вновь возникли сложно построенные коралловые рифы, каркасостроителями которых были кораллы, **кораллиновые** и зеленые водоросли, мшанки и некоторые фораминиферы, двустворки и гастроподы. К рифолюбам относились эпифаунные **биссусные** и сверлящие двустворки, растительноядные гастроподы, морские ежи, серпулиды, губки, одиночные кораллы, остракоды, крабы, свободно живущие фораминиферы. Преобладали неподвижно прикрепленные сестонофаги и микрохищники (кораллы); много было растительноядных форм и сверлящих; остальные этолого-трофические группировки (мобильные, подвижно прикреплявшиеся, инфаунные сестонофаги, эпифаунные детритофаги и/или падалеяды, хищники) составляли меньшую часть рифовых сообществ.

Бентосные сообщества глубоководного шельфа состояли из одиночных кораллов, кремнистых губок, мелких фораминифер, гастропод, двустворчатых моллюсков (среди которых характерными были способные всплывать), морских ежей и остракод; меньшее значение имели скафоподы, мшанки, брахиоподы, серпулиды, криноидеи, декаподы. Преобладали неподвижно прикреплявшиеся эпифаунные сестонофаги, инфаунные сестонофаги и детритофаги, эпифаунные и инфаунные детритофаги и/или падалеяды и хищники. Более редкими были эпифаунные подвижно прикреплявшиеся и способные плавать и семиинфаунные сестонофаги и эпифаунные детритофаги и детритофаги и/или падалеяды.

Таблица 1.4.2. Этолого-трофические группировки беспозвоночных кайнозойских морей¹

Этологический тип		Трофический тип							
		Сестонофаги	Детритофаги		Хищники и хищники/падаляды	Эврифаги или смешанного питания	Растительоядные		
			Сортирующие	Несортирующие					
Эпифауна	Средне-прикрепленные	Высокого уровня (> 20 см)	Губки Кораллы	X	X	X	X	X	X
	Среднего и низкого уровней (< 20 см)	Фораминиферы Губки Сфинкстоzoи Гидроидные Кораллы Двустворчатые моллюски Гастроподы Серпулиды Брахиоподы Мшанки Циррипедии Криноидеи	X	X	Сцифозои Гидрозои	Кораллы (симбиотрофы)	X		
	Свободные	Фораминиферы Кораллы Двустворчатые моллюски Гастроподы Мшанки Аннелиды Ракообразные Криноидеи Морские звезды Офиуриидеи Морские ежи	Моноплакофоры Гастроподы Двустворчатые моллюски Остракоды Офиуриидеи Морские ежи Морские звезды	Полихеты Офиуриидеи Голотуриидеи	Гастроподы Черви - полихеты и приапиды Меростоматы Ракообразные Морские звезды Морские ежи Офиуриидеи	Фораминиферы Гастроподы Двустворчатые моллюски (в том числе симбиотрофы) Остракоды Морские ежи Офиуриидеи Голотуриидеи Морские звезды	Гастроподы Моноплакофоры Меростоматы Малакостраки Остракоды Морские ежи		

Ин фа уна

	Закрывающиеся					
	Неглубоко	Глубоко (> 6 см)	?	Черви	?	
Сверлиль-щипки	Двустворчатые моллюски Гастроподы Полихеты Беззаконные Брахиоподы Морские ежи Малакостраки	Двустворчатые моллюски Аннелиды Морские ежи Малакостраки	?	Черви	?	
Эпипланктон	Губки Двустворчатые моллюски Аннелиды Циррицепии Мшанки	Двустворчатые моллюски Аннелиды Циррицепии Мшанки				
Нектобенгос	Двустворчатые моллюски	Двустворчатые моллюски				
Планктон	Криноидаи	Криноидаи			Головоногие моллюски Меростоматы	Форманинферы Радиоларии Инфузории Сифозои Гидрозои Птероподы Гастроподы Остракоды

Таблица 1.4.3. Распределение наиболее распространенных таксонов и эколого-трофических группировок в различных зонах палеогеновых морей Бореальной биогеографической области¹

Краевая зона (литораль, лагуны)	Прибрежная зона	Мелководный шельф	Отмели (зона органогенных построек)	Глубоководный шельф
<p>Фораминиферы Губки Двустворчатые моллюски Гастроподы Брахиоподы Мшанки Серпулиды Остракоды Циррипедии Декаподы Морские ежи</p>	<p>Фораминиферы Губки Двустворчатые моллюски Гастроподы Брахиоподы Мшанки Серпулиды Циррипедии Остракоды Декаподы Морские ежи Офиуроидеи</p>	<p>Фораминиферы Губки Кораллы Гидроидные Двустворчатые моллюски Гастроподы Скафоиды Брахиоподы Мшанки Серпулиды и другие черви Остракоды Циррипедии и другие ракообразные Криноидеи Морские ежи Морские звезды Офиуроидеи Водная растительность</p>	<p>Фораминиферы Губки Кораллы агерматипные* Гидроидные Двустворчатые моллюски Гастроподы Мшанки* Брахиоподы Серпулиды Циррипедии и другие ракообразные Криноидеи Морские сжи Морские звезды Офиуроидеи</p>	<p>Фораминиферы Кораллы агерматипные (p) Двустворчатые моллюски Гастроподы Скафоиды Брахиоподы Мшанки Криноидеи Морские ежи</p>
<p>Заросли водной растительности</p> <p>Сестонофаги эпифауные, инфауные, семиинфауные, сверлильщики Детритофаги сортирующие эпифауные и инфауные Детритофаги и/или падалеяды эпифауные и инфауные Илоеды инфауные Хищники эпифауные и инфауные Растительная дные</p>		<p>Сестонофаги эпифауные, инфауные, семиинфауные, сверлильщики Детритофаги сортирующие инфауные и эпифауные Детритофаги и/или падалеяды инфауные и эпифуные Илоеды инфауные Хищники эпифауные и инфауные Растительная дные</p>	<p>Красные* и зеленые водоросли и другая растительность Сестонофаги эпифауные и инфауные Детритофаги сортирующие эпифауные и инфауные Хищники эпифауные Растительная дные</p>	<p>Сестонофаги эпифауные (в том числе способные всплывать), инфауные и семиинфауные Детритофаги сортирующие инфауные и эпифауные (p) Хищники эпифауные и инфауные</p>

¹ См. сноску к табл. 1.1.3.

Таблица I.4.4. Распределение наиболее распространенных таксонов и этолого-трофических группировок в различных зонах палеогеновых морей Тропической биогеографической области¹

Краевая зона (литораль, лагуны)	Прибрежная зона	Мелководный шельф	Зона органогенных построек	Глубоководный шельф
<p>Фораминиферы (главным образом миллиолиды) Двустворчатые моллюски Гастроподы Мшанки Серпулиды и черви, оставившие следы Остракоды Циррипедии Декаподы Морские ежи</p>	<p>Фораминиферы (главным образом миллиолиды) Губки (p) Кораллы (обычно одиночные) Двустворчатые моллюски Гастроподы Хитоны Мшанки Серпулиды и черви, оставившие следы Остракоды Циррипедии Декаподы Морские ежи Морские звезды (p)</p>	<p>Фораминиферы Губки Кораллы Двустворчатые моллюски Гастроподы Скафоподы Хитоны Брахиоподы Мшанки Серпулиды и другие черви, оставившие следы Остракоды Декаподы Циррипедии Морские ежи Криноидеи (p) Морские звезды (p) Офиуроидеи (p)</p>	<p>Фораминиферы* Губки Кораллы* Двустворчатые моллюски* Гастроподы* Мшанки Серпулиды Остракоды Декаподы Циррипедии Морские ежи Офиуроидеи (p) Морские звезды (p)</p>	<p>Фораминиферы Губки (большей частью кремневые) Кораллы одиночные Двустворчатые моллюски Гастроподы Скафоподы Брахиоподы Мшанки Серпулиды и другие черви Остракоды Декаподы (p) Морские ежи Криноидеи</p>
<p>Заросли зеленых и красных водорослей и высшей морской растительности Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики (p) Детритофаги сортирующие эпифаунные и инфаунные Детритофаги и/или падалеяды инфаунные и эпифаунные Илоеды инфаунные Хищники и/или падалеяды эпифаунные и инфаунные Растительныеядные</p>		<p>"Луфа" зеленых и красных водорослей и цимодоцей Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики (p) Детритофаги сортирующие инфаунные и эпифаунные Детритофаги и/или падалеяды инфаунные и эпифаунные Илоеды инфаунные Хищники и/или падалеяды эпифаунные и инфаунные Растительныеядные</p>	<p>Красные* и зеленые* водоросли Сестонофаги эпифаунные (и симбиотрофы), инфаунные (p), сверлильщики Детритофаги сортирующие эпифаунные Детритофаги и/или падалеяды эпифаунные Хищники эпифаунные Растительныеядные</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные Детритофаги сортирующие инфаунные и эпифаунные Детритофаги и/или падалеяды инфаунные и эпифаунные Илоеды инфаунные Хищники эпифаунные и инфаунные</p>

¹ См. сноску к табл. I.1.3.

I.5.1. ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ, КЛИМАТ И ГИДРОЛОГИЯ

Положение материков и океанов в неогене было близким к современному (Smith, Briden, 1977; Barron et al., 1980, 1981; Adams, 1981; Ziegler et al., 1982; Scotese et al., 1988; Ронов и др., 1989). В первой половине неогена еще существовало узкое море-пролив Тетис, замкнувшееся вследствие коллизии Индии и Азии (23 млн лет назад) и Евразии и Африки в районе Персидского залива (18-17 млн лет назад), что привело к образованию Средиземного моря (Средиземноморский Тетис). В конце миоцена это море замкнулось на западе при исчезновении морского пролива между западным Средиземноморьем и Атлантикой, что совпало с падением уровня океана и привело к развитию мессинского "кризиса солености" (Hsu et al., 1973, 1977; Ryan et al., 1974; Berggren, Haq, 1976, 1978; Ruggieri, Sprovieri, 1976; Adams et al., 1977; Adams, 1981; Berggren, 1982; McCulloch, De Deckker, 1989). В начале плиоцена связь с Атлантикой возобновилась, и Средиземное море приобрело современный облик (Biodynamics of the Messinian salinity crisis, 1976; Hallam, 1981b; Adams, 1981; Rogl, Steininger, 1983, 1984; Mayer et al., 1986). Продолжал свое существование эпиконтинентальный бассейн Паратетис, возникший в конце палеогена (Rogl, Steininger, 1983, 1984; Невесская и др., 1984, 1986).

В плиоцене (около 3,5 млн лет назад) сформировался Панамский перешеек, и прекратилась связь Тихого и Атлантического океанов в низких широтах (Kaneps, 1979; Keigwin, 1982; Berggren, 1982). Одновременно разрушился Берингов мост, и между Азией и Северной Америкой возник Берингов пролив (Adams, 1981; Hallam, 1981b).

Тектоническая деятельность, еще слабо выраженная в начале раннего миоцена, резко возросла к его концу и особенно была выражена в позднем миоцене. Этот процесс сопровождался интенсивными складчато-надвиговыми дислокациями и вулканизмом в краевых поясах, вулканических дугах, рифтовых зонах. В плиоцене в связи с раскрытием наиболее молодого рифта возникло Красное море. В это же время продолжался рост горных сооружений, уменьшилась площадь краевых и платформенных морей, снизилась активность вулканических проявлений (Berggren, Van Couvering, 1974; Vail et al., 1977; Хаин и др., 1983; Тимофеев, Еремеев, 1987, 1989; Rampino, Stothers, 1988; Ронов и др., 1989).

Климатические условия в течение неогена неоднократно менялись. В раннем миоцене (зона N 4) климат был теплым и выровненным во всех океанах: температуры поверхностных вод в умеренных и приполярных районах были выше современных (7-12° C), а в приэкваториальной части ниже, чем ныне (23-26° C). В конце раннего - начале среднего миоцена (зона N 8, 17-15 млн лет назад) воцарились в целом еще более тепловодные условия: в низких широтах температуры повысились, экваториальная и субэкваториальная зоны с температурами поверхностных вод 26-28° C составляли сплошной широтный пояс от 30° с.ш. до 30° ю.ш., в средних широтах климат также был теплее современного. Одновременно более резкой стала дифференциация климата - в низких широтах отмечалось похолодание, умеренная зона в южном полушарии сместилась к северу из-за прогрессирующего оледенения Антарктиды и соответственного понижения здесь температур поверхностных вод; термальные градиенты между полюсами и экватором увеличились.

В середине среднего миоцена в западной Антарктике началось похолодание, а в восточной происходило дальнейшее развитие оледенения, принявшего характер покровного и продолжавшего расти до конца среднего миоцена (зона N 14). Климатическая зональность стала еще более резкой, температурные градиенты между экватором и полюсами увеличились (Kennet, Shackleton, 1976; Kennet, 1977;

Mayer et al., 1986). В экваториальной зоне поверхностные воды оставались такими же теплыми, как и ранее, но сама зона сузилась, а в высоких широтах поверхностные воды стали холоднее: в Арктическом океане они имели температуру 5°C (Clark, 1982).

В позднем миоцене некоторое потепление начала интервала сменилось похолоданием (исключая низкие широты) при увеличении температурных градиентов **полюс-экватор**, так что впервые сформировался полярный тип поверхностных вод. В низких же широтах, наоборот, произошло потепление, в результате чего расширились площади тепловодных зон, а холодноводные сместились к экватору. Южное полушарие было холоднее северного, а расположение биполярных климатических зон — асимметричным. Завершилось оледенение Западной Антарктиды, где образовался ледяной покров.

В начале раннего плиоцена климат в целом был теплее современного, а затем началось похолодание, прерывавшееся лишь кратковременными потеплениями, в частности на границе раннего и позднего плиоцена (зона N19, 5–4 млн лет назад), когда еще продолжала существовать экваториальная зона, аналогов которой ныне не существует. В начале позднего плиоцена (зона N20) эта зона в Тихом и Атлантическом океанах уже исчезла, и в низких широтах стало холоднее, чем в раннем плиоцене. В целом климат этого интервала был несколько холоднее современного. Еще холоднее стало во второй половине позднего плиоцена. К оледенению в Антарктиде добавилось оледенение Арктики: сначала (3,5 млн лет назад) появились льды, но покровного оледенения еще не было, а с 2,3–2,4 млн лет назад ледовый покров сформировался полностью (Savin et al., 1975; Kennet, Shackleton, 1976; Kennet, 1977; Berggren, Hollister, 1977; Savin, 1977; Adams et al., 1977; Wolfe, 1980; Ронов, **Балуховский**, 1981; Clark, 1982; Оськина и др., 1982; **Barron**, Keller, 1982; Ясаманов, 1982, 1985; Blanc et al., 1983; Shackleton et al., 1984; Kennet et al., 1985; Rea, **Schrader**, 1985; Иванова и др., 1986; Mayer et al., 1986; Блюм, Соколова, 1987; Николаев и др., 1987; Блюм и др., 1987, 1988; Barker et al., 1988; Wright, Thunell, 1988; Бараш, 1988; Бараш и др., 1989; Scott et al., 1989; **Marincovich**, 1990; Зубаков, 1990; Вeu, 1990; S. Stanley, 1995).

С похолоданием было связано увеличение интенсивности донных течений и эрозии донных осадков, приводившее к возникновению хиатусов (**Barron**, Keller, 1982).

В наиболее теплые интервалы неогена выделялись экваториальная, экваториально-тропическая и симметрично по отношению к экватору по две тропические, субтропические и умеренные климатические зоны, а в наиболее холодные — экваториально-тропическая, тропические, субтропические, умеренные, субполярные и полярные зоны (Ясаманов, 1985; Бараш и др., 1989). В теплые периоды субтропические и умеренные зоны были сдвинуты в более высокие широты по сравнению с их современным положением (Бараш и др., 1989, рис. 35). Так, во время миоценового оптимума (зона N8 по планктонным фораминиферам) экваториальная зона, аналогов которой в настоящее время нет, располагалась на востоке приэкваториальной части Тихого океана в районе Карибского моря и охватывала почти всю северную часть Индийского океана (Бараш и др., 1989 - рис. 1.5.1). Экваториально-тропическая и тропические зоны занимали остальное пространство между 30° с.ш. и 30° ю.ш., заходя местами несколько в более высокие широты, особенно в северном полушарии — в Северной Америке и в Евразии.

Аридные условия существовали на севере Африки, на Аравийском п-ве, Ближнем и Среднем Востоке и в Средней Азии, а также в некоторых районах Южной Америки (**Parrish et al.**, 1982, рис. 15; Александрова и др., 1987; Жарков, 1989). К субтропической зоне относились центральная часть Северной Америки, Западная и Центральная Европа, южные районы Восточно-Европейской платформы, Казахстан, юг Сибири, Монголия, Япония, южные районы Южной Аме-

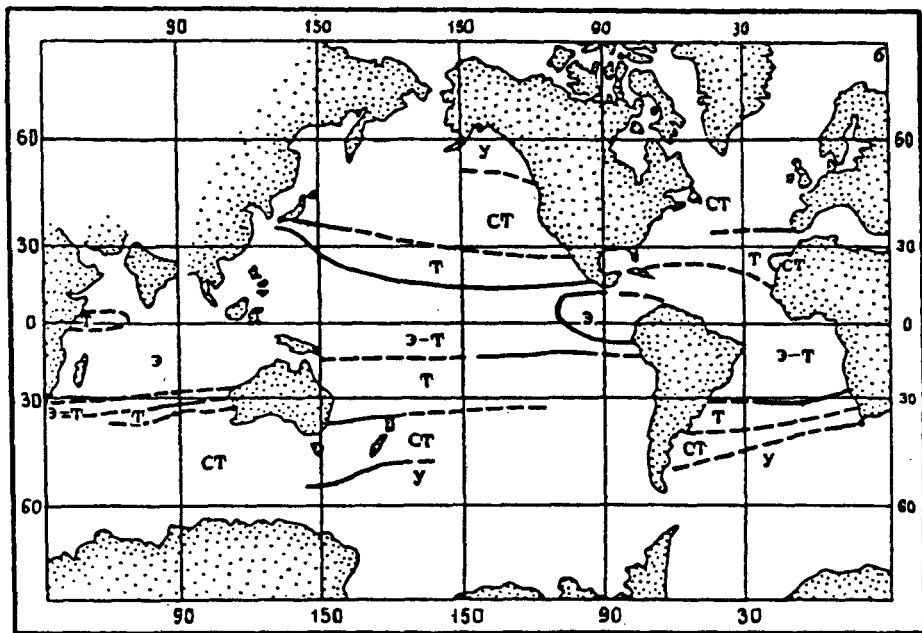


Рис. I.5.1. Климатическая зональность Мирового океана в раннем миоцене по планктонным фораминиферам около 16 млн лет назад (зона N 8) (Бараш и др., 1989, рис. 316)

Климатические зоны: У - умеренная, СТ - субтропическая, Т - тропическая, Э-Т - экваториально-тропическая, Э - экваториальная

рики (кроме самого юга) и центральные районы Австралии, а также прилегавшие моря. Умеренная зона охватывала север Северной Америки, юг Гренландии, Северную Европу, север Восточно-Европейской платформы, Западную Сибирь, центральные районы Восточной Сибири и Дальний Восток, а в южном полушарии - самый юг Южной Америки и Австралии. К субполярной зоне относились арктические острова Канады, **большая** часть Гренландии, север Сибири и северо-восток России (Ясаманов, 1985, рис. 5; Александрова и др., 1987).

В более холодные интервалы экваториальная зона была развита лишь локально, площадь экваториально-тропической зоны значительно уменьшалась, и она занимала южные районы Северной Америки, северные районы Южной Америки, **большую** часть Африки, Аравийский п-ов, Ближний и Средний Восток, Индию, Южный Китай, юго-восточную Азию и север Австралии, а также соответствующие части океанов, в основном ограниченные полосой между 30° с.ш. и 30° ю.ш. Умеренные зоны занимали в северном полушарии центральную часть Северной Америки, Западную, Южную и Центральную Европу, южную часть Восточно-Европейской платформы, Казахстан, Среднюю Азию, Монголию и север Китая, а также соответствующие районы морей и океанов. К субполярным зонам относились северная часть Северной Америки, Гренландия и северные районы Евразии, а также юг Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии и арктические моря и моря побережья Антарктиды (Ясаманов, 1985, рис. 5.12; Бараш и др., 1989 - рис. I.5.2).

Уровень океана в первой половине миоцена был выше современного, испытывая падения на границе раннего и среднего **миоцена**, во второй половине среднего и особенно у границы среднего и позднего, когда он упал ниже современного. В позднем миоцене уровень был близок к **современному**, а в конце этого интервала

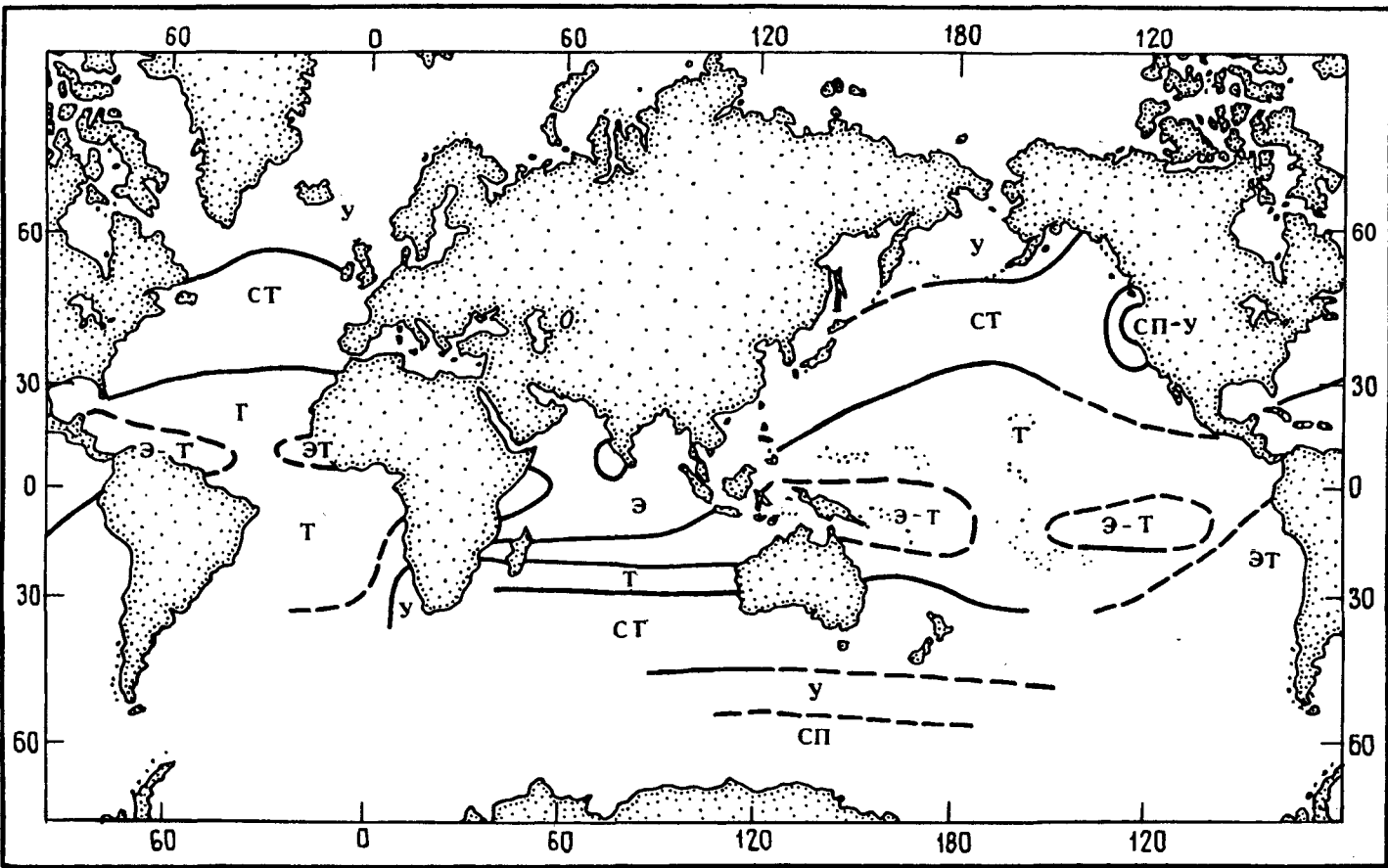


Рис. 1.5.2. Климатическая зональность Мирового океана в среднем плиоцене (зона N 20) по планктонным фораминиферам (Бараш и др., 1989, рис. 346)

Условные обозначения см. на рис. 1.5.1

произошло сильное понижение уровня (на 40–70 или даже 100 м), что привело к **мессинскому "кризису солености"**. В начале плиоцена уровень вновь повысился и в **дальнейшем**, испытывая некоторые колебания, оставался близок к современному (Vail et al., 1977; Adams, 1981; Hallam, 1984a; Hodell et al., 1986; Haq et al., 1987; Keigwin, 1987; Бараш, 1988). Некоторые авторы (Matthews, 1984) **предполагают** более сильные колебания уровня в сторону его падения.

В системе океанической циркуляции также происходили значительные изменения. Расширение и углубление пролива Дрейка и дальнейшее развитие **циркум-Антарктического** течения привели в миоцене к усилению придонной и поверхностной циркуляции, которая была интенсивнее, чем ныне. Глубинные антарктические воды достигали низких широт, а до конца раннего миоцена они проникали в Северную Атлантику, обуславливая здесь интенсивное кремненакопление. В конце раннего миоцена тип циркуляции изменился в связи с погружением **Фареро-Исландского** хребта и началом стока в Северную Атлантику холодных вод из Норвежско-Гренландского бассейна, а кремненакопление сменилось **карбонатным** и **терригенным**. Соответственно произошло изменение и общей системы циркуляции. В конце среднего миоцена начались сокращение Панамского пролива и его обмеление, закончившиеся его закрытием в середине плиоцена, что привело к усилению системы Гольфстрима. В связи с возникновением покровного оледенения в районе северного полюса установилась полярная антициклоническая циркуляция. Изменение течений в арктических морях произошло и вследствие прорыва Беренгийского моста. В целом общий характер океанической циркуляции, близкий к современному, сложился в позднем плиоцене (**Оськина** и др., 1982; Keigwin, 1982; Mayer et al., 1986; Николаев и др., 1987; Блюм, Соколова, 1987; Hocutt, 1987; Блюм и др., 1988; Бараш, 1988; Кузьминская, Ясаманов, 1988; Бараш и др., 1989; Zachariasse et al., 1989; Barton et al., 1991).

Итак, в неогене основными событиями, определявшимися плитотектоникой, вертикальными движениями и изменениями климата, были: расширение Антарктического циркумполярного течения, образовавшегося в олигоцене и рост ледникового покрова в Антарктиде, изолированной от теплых низких широт; закрытие океана **Тетис** сначала на востоке (в раннем миоцене), а затем на западе (в конце позднего миоцена) и прекращение сообщения Атлантического и Индийского океанов в северном полушарии; прекращение связи Атлантического и Тихого океанов в низких широтах из-за поднятия Панамского перешейка; глобальная регрессия и изоляция Средиземного моря (**мессинский кризис**) и почти одновременное похолодание в высоких широтах и экспансия антарктических льдов в океан в конце позднего миоцена; начало оледенения в северном полушарии в плиоцене (3,5 млн лет назад).

1.5.2. ХАРАКТЕР ОСАДКОНАКОПЛЕНИЯ НА ШЕЛЬФАХ¹

На шельфах неогеновых морей преобладали **молассовые, песчано-глинистые, глинисто-карбонатные, карбонатно-обломочные** и подводно-вулканические осадки. Скорость седиментации была значительной, особенно резко увеличившись в плиоцене (Ронов и др., 1986).

По данным А.Б. Ронова, В.Е. Хаина и А.Н. Балуховского (1989), в миоцене платформенные моря занимали южную часть Северной Америки и тянулись узкой полосой вдоль ее атлантического побережья, далее **оконтуривая** атлантическое побережье Гренландии. Только на юге были развиты карбонатные осадки, а к северу они быстро замещались **терригенными песчано-глинистыми**, глинистыми и

¹ Раздел написан Е.Н. Невесским

вблизи берегов - песчаными. Платформенное море располагалось и в районе моря Бофорта. На шельфах бассейна района Мексиканского залива господствовали карбонатные, в том числе рифовые отложения, реже **терригенно-карбонатные**; местами значительна была доля вулканогенных осадков.

На территории Южной Америки платформенные моря располагались полосой вдоль атлантического побережья и наибольшие площади занимали на юге континента. Осадки на шельфах этих морей были крайне разнообразны: от карбонатных до **терригенных** - глинистых и **песчано-глинистых**.

На территории Европы обширное платформенное море занимало районы Северного моря и севера Западной Европы, где преобладало терригенное осадконакопление. В море Паратетис характер осадконакопления значительно изменялся и в пространстве и во времени: карбонатные отложения сменялись терригенно-карбонатными и **терригенными**, временами в отдельных участках формировались **эвапориты**: Южнее **Паратетиса** располагались краевые моря Средиземноморского Тетиса, а с середины миоцена - Средиземного моря, где отлагались терригенно-карбонатные и **терригенные** осадки.

Краевые платформенные моря севера Африки характеризовались карбонатонакоплением, а временами здесь отлагались **эвапориты**. Платформенные моря узкой полосой окаймляли Африканский континент и со стороны Атлантики и со стороны Индийского океана. Здесь отлагались карбонатные и терригенно-карбонатные, реже - терригенные осадки. Такого же типа осадки образовывались на шельфах Мадагаскара и Индии.

Шельфовые моря активных окраин располагались в районах Юго-Восточной Азии, Японского и Охотского морей. На юге господствовали карбонатные отложения, а в северной части Южно-Китайского моря, Японском и Охотском морях - терригенные с примесью вулканогенных.

Глинистые осадки преобладали на шельфах платформенных морей арктической области.

Платформенные моря оконтуривали все побережья Австралии, и в них большей частью накапливались карбонатные осадки. Для шельфа моря Фиджи были характерны глинисто-вулканогенные отложения.

На шельфах платформенных морей северо-западного побережья Антарктиды отлагались преимущественно гляциально-морские осадки.

В плиоцене площадь платформенных бассейнов в целом уменьшилась. Сохранились распространение и характер осадконакопления бассейнов юга Северной Америки и Мексиканского залива. Краевые платформенные моря атлантического побережья Северной Америки с **терригенным** осадконакоплением несколько сократились за счет морей побережья арктического архипелага Канады. Исчезли краевые моря, оконтуривавшие Гренландию.

На территории Южной Америки шельфы краевых платформенных морей атлантического побережья стали очень узкими, и на них формировались в основном песчаные и **песчано-глинистые** осадки и только на самом юге - карбонатные.

В Европе несколько сузился бассейн Северного моря, соединявшийся на севере с узкими платформенными западноарктическими морями. Во всех этих бассейнах господствовало терригенное осадконакопление. Образовался морской бассейн в долине Роны, связанный с Атлантикой. Паратетис распался на ряд водоемов полуморского или солоноватоводного типа, для которых были характерны главным образом терригенные отложения. На шельфах Средиземного моря отлагались мергелистые и песчано-глинистые осадки. Краевые платформенные моря узкой полосой тянулись вдоль индийского побережья Африки, располагались в районе Красного моря, на южном побережье Аравийского п-ова и окружали **Индостанский** п-ов. Во всех этих морях господствовали **карбонатно-терригенные** отложения, реже - песчано-глинистые.

На шельфах морей активных окраин Юго-Восточной Азии формировались глинистые и глинисто-песчаные, а локально - карбонатные отложения со значительной примесью вулканогенного материала. Шельфы такого же типа дальневосточных бассейнов также характеризовались в основном **терригенными** осадками.

На шельфах платформенных морей восточной Арктики отлагались глинистые и **песчано-глинистые** осадки.

На Австралийской платформе моря занимали как северо-западную, так и северо-восточную окраины, и здесь преобладало карбонатакопление. Южные побережья окаймлялись узкими бассейнами, в которых также в основном формировались карбонатные отложения, у берегов переходящие в песчаные. Узкий шельф моря с терригенными осадками примыкал к Новой Зеландии.

Характер **осадконакопления** на шельфе платформенных морей северной Антарктиды был таким же, как в миоцене.

1.5.3. СОСТАВ ФАУНЫ И ФЛОРЫ

Бентосные сообщества неогена по составу **надвидовых** таксонов были практически тождественны современным: основная роль в них принадлежала двустворчатым и брюхоногим моллюскам, мшанкам, **фораминиферам**, остракодам, различным червям, морским ежам; менее многочисленными были кораллы, губки, морские звезды, криноидеи, офиуроидеи, голотурии, **брахиоподы**, другие ракообразные, кроме **остракод**, **скафоподы**, **полиплакофоры**, **строматопоридеи**, гидроидные полипы и другие более редкие группы. К нектону и **нектобентосу** относились рыбы, морские млекопитающие, пресмыкающиеся, ракообразные и немногие головоногие моллюски (Vambach, 1983; Thayer, 1983; Шиманский, 1986 и др.).

К водной растительности принадлежали водоросли — зеленые и красные, а также ряд высших растений, а среди фитопланктона преобладали диатомовые и золотистые (**кокколитофориды** и **дискоастериды**) водоросли, многочисленными были **динофлагелляты** и **силикофлагелляты**, а другие группы имели небольшое значение. Среди зоопланктона господствовали планктонные **фораминиферы** и радиоларии (Downie, 1967; Tappan, 1968; Lipps, 1970; Tappan, Loeblich, 1973; Глезер, 1973).

В течение неогена изменения в составе морского бентоса происходили главным образом на видовом и реже на родовом уровнях; состав же таксонов высокого ранга не изменился по сравнению с палеогеновым (см. табл. 1.4.1). В течение раннего миоцена постепенно вымерли некоторые виды, характерные для палеогена, и появились многие современные виды, так что **среднемиоценовые бентосные** комплексы низких и средних широт приобрели состав, сходный с современным. Изменение **бентосных** сообществ вызывалось и тем, что во время потеплений виды низких широт проникали в более высокие широты, а во время похолоданий **тепловодные** элементы либо вымирали, либо мигрировали в более низкие широты (Stevens, 1980; Stanley, Campbell, 1981; Zinsmeister, 1982; Miller, Katz, 1987; Veu, 1990; Попов и др., 1993).

Похолодание второй половины неогена привело в северных районах Тихого океана и Атлантики к гибели многих субтропических видов и возникновению арктической фауны, в частности моллюсков (Гладенков, 1985).

Вымирание ряда бентосных элементов и изменение состава бентоса могли иметь основой и палеогеографические изменения, а также снижение продуктивности вод.

Так, возникновение Панамского перешейка вызвало значительное вымирание моллюсков в прибрежных водах тропических районов Америки, причем **выми-**

вание было выборочным: вымерли многие виды тропической Атлантики и значительно в меньшей степени - тихоокеанские виды тропической зоны (Vermeij, Petuch, 1986).

Более значительное вымирание моллюсков в плиоцене в северо-восточных районах Атлантики и Пацифики, чем в северо-западной Пацифике, вероятно, было обусловлено падением продуктивности вод северо-восточных районов, тогда как в северо-западной части Тихого океана продуктивность оставалась высокой (Vermeij, 1989).

Во всех этих случаях речь идет не о глобальных массовых вымираниях, а о локальных событиях.

1.5.4. БИОГЕОГРАФИЯ

Биогеографическое районирование неогеновых океанов и морей должно было быть сходным с районированием современных бассейнов. Однако, до сих пор нет единой общепринятой биогеографической схемы для современного Океана (Морская биогеография, 1982). Наиболее приемлемой представляется схема, предложенная Л.А. Зенкевичем (1948) и С.А. Зерновым (1949), согласно которой выделяются: Тропическая зона, Бореальная и Арктическая зоны - в Северном полушарии и Антибореальная, или Нотальная, и Антарктическая — в Южном полушарии. Эти зоны, скорее, имеют характер поясов и являются не биогеографическими собственно, а климатическими, но, как уже говорилось, общепринятые биогеографические подразделения отсутствуют. Следует отметить, что Антарктическая и Арктическая зоны (области или пояса) явственно обособились только в плиоцене, причем последняя - только в позднем плиоцене.

Для Тропической области были характерны органогенные постройки, сформированные кораллами-склерактиниями и красными водорослями, а также представителями гидроидных полипов, мшанок, фораминифер, ряда тропических видов двустворчатых моллюсков и гастропод. Из **бентосных** фораминифер здесь были характерны *Alveolinella*, *Amphisorus*, *Amphistegina*, *Borelis* и другие (Heckel, 1974; Adams et al., 1990). Почти пантропическое распространение имело сообщество морской травы *Thalassia*, к которому тяготели **фораминиферы** *Sorites*, *Amphisorus*, *Marginopora* (Brasier, 1975). Тропической областью было ограничено большинство планктонных фораминифер.

В Бореальной и Нотальной областях видовой состав большинства групп был **обеднен**, отсутствовали **герматипные** кораллы, красные водоросли, преобладающая часть планктонных фораминифер, многие тропические и субтропические виды двустворчатых и брюхоногих моллюсков и, наоборот, были распространены представители **холоднолюбивых** родов (*Arctica*, *Hiatella*, **Mya** и др. среди двустворок, *Vuccinum*, *Neptunea*, *Lora* и др. среди гастропод).

Границы биогеографических областей изменялись в зависимости от колебаний климата, менялась и степень выраженности этих границ. Более детальное районирование — на подобласти и провинции различно у разных авторов.

В целом следует отметить, что биогеографическое подразделение неогеновых морей крайне затруднено вследствие тех климатических изменений, которые происходили в течение неогена и вызывали значительное изменение границ климатических поясов, а следовательно и биогеографических областей.

Так, в течение всего неогенового времени к тропическому поясу относились лишь приэкваториальные моря, тогда как моря средних широт принадлежали к тропической области только в наиболее теплые периоды раннего и среднего миоцена (например, Средиземное море), а с позднего миоцена в указанных районах установились субтропические условия, и при трехчленном делении на Троти-

ческую, Бореальную и Нотальную биогеографические области эти моря следует относить к Бореальной области.

В связи с этим описание бентосной фауны отдельных морей дается в географическом порядке независимо от биогеографических подразделений.

1.5.5. ШЕЛЬФОВЫЕ СООБЩЕСТВА ОТДЕЛЬНЫХ МОРЕЙ

Моря Северо-Западной Европы

О бентосных сообществах этих морей известно немного. В среднемиоценовое время (формация Арнум, Дания) на мелководье (глубины от 15-20 до 50 м) при несколько пониженной солености существовало сообщество, в котором преобладали **гастроподы** - детритофаги **и/или** растительноядные **Aporrhais** и **падаляды** **Nassarius** и **двустворки** - **инфаунные сестонофаги** (*Corbula*, *Spisula*) и детритофаги (*Nuculana*, *Yoldia*, *Abra*). Второстепенное значение имели другие гастроподы: сестонофаги (**Turritella**), хищники (*Natica*, **Fusiturris**, *Gemmula*, *Terebra*, *Ringicula*, *Retusa*), растительноядные (**Bittium**), а также двустворки: инфаунные сестонофаги (*Lutetia*, **Ervilia**, *Hiatella*) и детритофаги (*Abra*) и **скафоподы** (**Dentalium**, *Cadulus*). Температурные условия здесь в это время были близки к таковым у современного северо-западного побережья Иберийского п-ова, со среднегодовыми температурами 14-15° С (*Sorgenfrei*, 1958).

В плиоцене на песчаных грунтах мелководья, на глубине около 10 м (пески Тиельроде) преобладали мелко зарывавшиеся сестонофаги **Astarte**, *Pygocardia*, **кардитиды**, *Corbula*, *Arctica*, *Spisula*; **эпифаунных сестонофагов** (*Pecten*, *Ostrea*) было меньше так же, как **семиинфаунных** (*Glycymeris*), а детритофаги практически отсутствовали. Из гастропод господствовали хищные *Polinices* и *Neptunea*, сестонофаги *Turritella*, *падаляды* *Nassarius*, представители остальных родов встречались значительно реже. Обычными были мшанки (*Cellaria*, *Cupuladria*, *Trigonopora*) и **фораминиферы** (*Ammonia*, *Elphidium*, *Quinqueloculina*), редкими - **остракоды** и скафоподы. Раковины **двустворок** и гастропод сверлили водоросли (*Codiolum*), губки (*Cliona*), черви (*Polydora*), мшанки (**Electra**, *Terebripora*, *Spathiopora*), двустворки (*Gastrochaena*, *Hiatella*) (*Boekschoten*, 1967).

Средиземное море

Область Средиземного моря относилась к Тропической области только в раннем и среднем миоцене и в начале позднего, тогда как в конце позднего миоцена и в плиоцене Средиземное море располагалось на южной окраине Бореальной области, где существовали субтропические условия.

Не только климатическая, но и гидрологическая обстановка в бассейнах Средиземноморья в течение неогена резко менялась, и, как следствие этого, менялся состав бентосных сообществ.

В раннемиоценовое время климат здесь был тропическим, особенно высокие температуры были в бурдигале, когда зимние температуры вод были не ниже 18-22°С, а среднегодовые - не ниже 22°С, с максимальными 25-29°С (*Demarcq*, 1984).

На мелководном шельфе были распространены сообщества, в состав которых входили крупные фораминиферы родов *Lepidocyclus*, *Miogypsina*, *Miogypsinoidea*, разнообразные кораллы, среди которых преобладали **герматипные** (*Heliastrea*, **Tarbellastraea**, *Lithophyllia*, *Favites*, *Favia*, *Porites* и др.), гастроподы, в том числе **тепловодные** (**Aporrhaidae**, *Strombidae*, *Cypraeidae*, *Muricidae*, *Mitridae* и др.), двустворчатые моллюски, главным образом **эпифаунные сестонофаги** (**Gigantopecten**, *Spondylus*, *Crassostrea*, **Chama** и др.), мшанки, морские ежи (*Clypeaster*, *Scutella*, *Echinocyamus*, *Eupatagus*), крупные **баланусы**. Характерными были органогенные постройки - коралловые рифы, **мшанковые** (*Celleporella* и др.) и устричные банки

(Crassostrea и др.), банки **кораллиновых** водорослей (Demarcq et al., 1983; Demarcq, 1984; Demarcq, Demarcq, 1990).

На известковых илах на **больших** глубинах (100–150 м) были многочисленными морские ежи Schizaster или **Hemiasteridae**, а из **двустворок** здесь жили **эпифаунные пектиниды** (Challis, 1979).

В начале среднего миоцена (лангий) климат оставался таким же теплым, что и в предшествующее время (Demarcq, 1984). На известковых илах мелководий (карбонатная платформа) формировались **коралловые** рифы, основанием для которых обычно служили поселения красных водорослей, образывавших родолиты, и детрит из раковин двустворок или же меловые доломиты, просверленные литофагами. Среди водорослевых зарослей селились изолированные колониальные кораллы и устрицы (Ostrea). **Рифостроителями** были крупные **Tarbellastraea** и **Montastraea**, вместе с которыми встречались мелкие **Mussismilia** и **Porites**. **Рифолюбями** были **двустворки-сверлящие** **Lithophaga** и **Jouannetia**, **биссусные** эпифаунные **Arca** и **Cardita**, **гастроподы-хищники** (**Syngraea**, **Conus**), сверлящие губки и **сипункулиды**. Мористея рифов сообщества состояли из многочисленных гастропод - хищных (**Conus**, **Terebra**, **Clavatulula**, **Ringicula**, **Melogena**), растительных и/или детритофагов (**Tibia**), сестонофагов (**Turritella**, **Protoma**) и двустворчатых моллюсков — **эпифаунных** (**Amussiopecten**, **Ostrea**, **Anadara**) и **инфаунных** (**Megaxinus**, **Pitar**, **Corbula**) сестонофагов и **инфаунных** детритофагов (**Macoma**, **Tellina**) (Agusti et al., 1990). Широко были распространены морские ежи - на грубозернистых грунтах **Echinocyamus**, **Pericosmus**, **Schizaster**, **Spatangus** и др.), на известковых **биотурбированных** илах вместе с тонкостенными пектинидами - **Echinolampas** и редкие **Schizaster** и **Hemiasteridae** (Challis, 1979).

Во второй половине среднего миоцена (серавалей) в Средиземноморье воцарился субтропический климат в связи с глобальным похолоданием. Увеличился принос терригенного материала, что было вызвано усилением тектонической активности. Эти факторы, а также нарушение миграционных путей (прекращение связи с Индийским океаном) обусловили качественное и количественное обеднение бентоса. Почти полностью исчезли рифы и другие органогенные постройки. В **бентосных** сообществах господствовали моллюски - **двустворки** и **гастроподы**, среди которых отсутствовали тропические формы (Demarcq, 1984, 1990).

В начале позднего миоцена (тортон) вновь климат стал тропическим, разнообразие бентосных сообществ увеличилось, особенно богатым составом отличались **гастроподы**. Однако **сообщества герматипных** кораллов вновь появились только в позднем тортоне и имели весьма обедненный состав (Demarcq et al., 1983; Demarcq, 1987). На мелководьях, на глубинах 15–40 м были широко распространены постройки из красных кораллиновых водорослей (Мальтийские о-ва, юго-восток Испании). Так, в районе Мальтийских о-вов **биостромы** из кораллиновых водорослей формировались на известковых илах, на которых до возникновения построек жили двустворчатые моллюски (эпифаунные **Macrochlamis**, **Chlamys**, **Glycymeris**), фораминиферы (**Heterostegina**), мшанки (**Celleporaria**), морские ежи (**Clypeaster**). Раковины и другие скелетные элементы часто обрастали серпулидами и тонкими корками водорослей, а вокруг отмерших колоний мшанок возникали родолиты из **Mesophyllum**, **Lithoporella**, **Lithophyllum**, **Archaeolithothamnium**. Основание биострома создавали корки этих же водорослей, между которыми и на которых селились фораминиферы (**Rotaliidae**), мшанки (**Calpensia**), двустворчатые моллюски (устрицы, **Chlamys**, **Spondylus**, **люциниды**), **брахиоподы** (**Terebratulula**, **Aphelesia**, **Megathyris**, **Argyrotheca**), **серпулиды**, морские ежи (**Brissus**, **Meoma**, **Schizaster**, **Clypeaster**, **Echinolampas**), гастроподы **Strombidae**. Биостромы и патч-**риффы** создавали в основном представители **Mesophyllum**, но большую роль играли и другие водоросли (**Lithoporella**, **Lithophyllum**, **Lithothamnium**). Рифолюбями были



Рис. 1.5.3. Схема стадий роста патч-рифа в тортонском море юго-восточной Испании (Braga, Martin, 1988, рис. 8)

В основании: *a* - *Porites*, *б* - кораллиновые водоросли; в промежуточной зоне: *в* - *Platygyra*; в верхней части: *г* - *Tarbellastraea*

двустворки - *Chlamys* и другие пектиниды и устрицы, брахиоподы (*Terebratulata*, *Apehesia* и др.), а также морские ежи *Clypeaster*, *Schizechinus*, *Brisisidae*. Скопления родолитов вне построек часто создавали т.н. родолитовую мостовую. К родолитам прикреплялись двустворки *Chlamys* и *Spondylus*, а также многочисленные другие эпibiонты - мшанки, фораминиферы, серпулиды, брахиоподы *Megathyridae* и сверлильщики - клионидные губки, литофаги, водоросли. Здесь также жили морские ежи - *Brissidae*, *Clypeaster*, *Cidaridae*, режа *Schizaster*, гастроподы из семейства *Trochidae*. Местами мелкие изоли-

рованные рифы строили кораллы *Porites* и *Tarbellastraea*, а в некоторых участках были заросли *Hallimeda*.

На мелководном открытом шельфе (глубины до 20 м) вне зарослей и построек кораллиновых водорослей селились двустворчатые (*Chlamys*, *Pecten*, *Lima* и др.) и брюхоногие (*Naticidae*, *Muricidae* и др.) моллюски, скафоподы, морские ежи (*Schizaster*, *Cidaris* и др.), морские звезды, ракообразные, в том числе остракоды (*Aurila*, *Bairdia* и др.), губки-кальциспонгии, фораминиферы (*Elphidium*, *Heterostegina*, *Orbulina*, *Spiroplectammina* и др.), мшанки, среди которых преобладали *Cellaria* и *Crisia* (Pedley, 1976; Challis, 1979; Bosense, Pedley, 1982).

Кораллиновые водоросли были распространены в районе юго-восточной Испании (Braga, Martin, 1988), где они росли на карбонатной платформе, и в области дельтового веера, формируя родолиты или же характеризуются ветвистыми и пластинчатыми формами роста. На мобильном субстрате мелководий (до 35–40 м глубины) ядра из детрита обрастали *Lithophyllum*, создавая мелкие родолиты, на которых затем селились ветвистые *Lithothamnium*, а крупные родолиты могли покрываться листоватыми корками *Mesophyllum*. Из беспозвоночных здесь встречались мшанки, серпулиды, двустворки и морские ежи. Ветвистые водоросли были обычны на несколько больших глубинах.

В удаленных от берега участках кораллиновые водоросли не создавали родолитов, а селились прямо на илистом грунте, иногда несколько литифицированном, или на обломках скелетов кораллов *Porites* или водорослей. На этом основании из водорослей и *Porites* возникали изолированные рифы, построенные *Porites*, на которых местами нарастали колонии *Platygyra*, а затем вся постройка покрывалась колониями *Tarbellastraea* (рис. 1.5.3). Кораллиновые водоросли, среди которых преобладали ветвистые *Lithophyllum*, росли вместе с кораллами только на первых стадиях формирования рифов, а во время господства *Tarbellastraea* исчезали. Эта сукцессия: кораллиновые водоросли - *Porites* - (*Platygyra*) - *Tarbellastraea* могла повторяться несколько раз.

В этом районе моря, кроме описанных изолированных рифов (патч-рифов), в каркасе которых принимали участие **кораллиновые** водоросли, были широко распространены и коралловые рифы, хотя и имевшие обедненный состав и формировавшиеся в **придельтовых** областях — на дельтовых конусах выноса и в районе разветвленных дельт на грубозернистых песках и галечниках, а также вдоль стабильных берегов, где принос терригенного материала был незначительным или вообще отсутствовал (Martin et al., 1989; Braga et al., 1990). На дельтовых конусах выноса в основании рифов наблюдались селившиеся на мелких гальках *Porites* и кораллиновые водоросли, среди которых доминировали *Lithophyllum*, тогда как *Tarbellastraea* были редкими и мелкими. Ядро рифов состояло из *Porites* и *Tarbellastraea*, вместе с которыми селились менее **многочисленные** *Platygyra*, *Siderastraea*, *Palaeoplesioastraea*, кораллиновые водоросли *Spongites*, *Lithophyllum*, *Lithoporella*, мшанки, двустворчатые моллюски (*Hyotissa*, *Ostrea* и др.), **гастроподы**, морские ежи и **фораминиферы** (главным образом **милиолиды**). Много было сверлильщиков — *Lithophaga* и губок. На склонах рифа росли кораллиновые водоросли (***Amphiroa***, ***Jania***, ***Corallina***), прикреплялись **двустворки** (главным образом устрицы), мшанки и **серпулиды**. Рост рифов был циклическим, прерываясь приносом терригенного материала, а затем возобновляясь поселением *Porites*. Рифы, формировавшиеся в районе разветвленных дельт, также начинались с колоний *Porites* обычно конической формы, на которых местами поселялись *Platygyra*. Верхняя же часть рифа состояла из конических *Tarbellastraea*. На нижних склонах рифов отмечались пластинчатые колонии *Porites* и **нарастание** на них тоже пластинчатые *Palaeoplesioastraea* и гемисферические ***Siderastraea***, а в верхней части склона - пластинчатые *Tarbellastraea*. Так же, как и в районе дельтовых конусов, рост рифов был циклическим. У подножия рифов на **песчано-галечных** грунтах жили **гастроподы** (***Turritellidae***, ***Conidae***), крупные устрицы, одиночные кораллы, мшанки, **баланусы**, серпулиды, фораминиферы, морские ежи и росли кораллиновые водоросли. Рифы, окаймляющие берега, где принос терригенного материала был незначителен, также начинали свой рост с поселений колоний *Porites* и сопровождавших их *Platygyra* и редких *Siderastraea*, а на более поздней стадии преобладали *Tarbellastraea*. Все эти рифы образовывались в условиях подъема уровня моря при значительном приносе терригенного материала в интервалах замедления приноса грубых осадков. Во время первой фазы господствовали **эврибионтные** *Porites*, селившиеся прямо на илу, и кораллиновые водоросли; меньшее значение имели *Platygyra*, *Siderastraea*, *Palaeoplesioastraea*, а *Tarbellastraea* были крайне редки. Вторая фаза - господство *Tarbellastraea* с отдельными инкрустирующими колониями *Platygyra* — могла осуществляться только при слабом приносе глинистого материала, причем *Tarbellastraea* могли селиться только на субстрате, уже занятом *Porites*. За гибелью *Tarbellastraea* из-за заноса осадком могло начаться вновь заселение субстрата представителями *Porites*. Каждый цикл длился несколько сотен лет. В **зарифовых** лагунах жили **гастроподы**, **двустворки**, морские ежи, мшанки и росли кораллиновые водоросли (G. Alvarez et al., 1977; Martn et al., 1989; Braga et al., 1990).

Вблизи берегов на галечных грунтах селились многочисленные устрицы из рода *Ostrea*, а на тонкозернистых песках и илах внешней зоны дельтовых вееров и на глинисто-карбонатных илах средней-нижней сублиторали развивались банки вертикально росших ***Crassostrea*** (Jimenez et al., 1991).

Коралловые рифы обедненного состава - из вертикально росших ветвистых колоний *Porites* продолжали формироваться в районе юго-восточной Испании и в первой половине мессина. К рифам были приурочены мшанки, **эпифаунные** двустворки (***Arca***, ***Spondylus*** и др.), серпулиды, морские ежи, фораминиферы (**роталииды** и **гипсиниды**), а также заросли *Halimeda*. Красные водоросли, *Halimeda*, мшанки и моллюски были обычными для зоны передового рифа (Dabrio et al., 1981).

На мелководном шельфе в районе о-ва Крит на песчаных и глинисто-известково-песчаных грунтах на глубинах 10–30 м преобладали **эпифаунные** двустворчатые моллюски, особенно Pectinidae и Ostrea, а также многочисленные морские ежи, среди которых господствовали Clypeaster, вместе с ними жили **Echinolampas**, **Brissopsis**, Schizaster, Pericosmus. На несколько **больших** глубинах, на глинисто-известковых илах первое место занимали Schizaster, наряду с которыми селились **Spatangus** и Brissopsis, а также двустворки и **гастроподы** (Marcopoulou-Diacantoni, 1979a). На отмелях формировались **биогермные** постройки разными представителями **герматипных** кораллов: **Aphrastraea**, Porites и **Isis**, или Cyphastraea и Solenastrea, или **Siderastrea** и **Tarbellastrea** (Marcopoulou-Diacantoni, 1979b).

Обширные карбонатные платформы, на которых были развиты рифовые постройки, существовали в позднеюртонтское и раннемессинское время в районе Алжира и Марокко (Saint-Martin et al., 1985; Saint-Martin, Rouchy, 1990). Основными рифостроителями были Porites и **Tarbellastrea**, вторичными - Palaeoplesioastrea, Acanthastrea, Siderastrea, сопутствующими - Favites, **Palaeoastroides**, **агерматипные** Balanophyllia. При колонизации имели большое значение тип субстрата и скорость седиментации. Так, мягкие грунты при большой скорости осадконакопления сначала заселяли Porites, имевшие колонии в виде субдендроидных **стержней**, часто уплощенных в основании, затем поселялись также Tarbellastrea, Acanthastrea, Siderastrea. На мягких **песчано-известково-глинистых** грунтах при низкой скорости седиментации первые поселения - Porites - имели ветвистые и массивные пластинчатые колонии, и вместе с ними жили устрицы, а затем появлялись Tarbellastrea и Acanthastrea. Галечные грунты вначале заселяли Tarbellastrea, а затем уже Porites и Siderastrea.

Кроме кораллов каркасостроителями были **кораллиновые** водоросли (Mesophyllum, Archaeolithophyllum, **Lithoporella**), которые, поселяясь во внешней зоне рифа, создавали структуру, сопротивлявшуюся волнениям, а также обрастали колонии Porites, мшанки, также обраставшие колонии кораллов, занимая полости между ними (Plagioecia, Tubulipora, **Lichenopora**, **Calpensia**, **Criblilaria**, **Escharina** и др.), **серпулиды**, в меньшей степени **верметиды**. Рифолюбями или часто встречающимися на рифах были **фораминиферы** (Ammonia, Elphidium, Nonion, Miliolidae и др., крупные Amphistegina и Heterostegina), **остракоды**, мшанки (кроме инкрустирующих, относившихся к каркасостроителям), **брахиоподы** **Argyrotheca**, двустворчатые моллюски (эпифаунные Chlamys, Pecten, Lima, **Chama**, Hyotissa, Ostrea, Anomia, **Arga**, Spondylus, Barbatia, **инфаунные** **Codakia**, Diplodonta, Venus, **Petricola**, Paphia, Tapes, Gastrana, сверлильщики Lithophaga, Botula, Jouannetia), гастроподы (растительнойядные Haliotis, **Clanculus**, **Thericium**, Strombus, хищники Cypraea, Ficus, Conus, Architectonica, **Oliva**, **сестонофаги** **Turritella**), морские ежи (**Cidaris**, Schizechinus, **Psammechinus**, **Brissus**, **Echinoneus**, Clypeaster и др.), **офиуroidей**, ракообразные (Creusia, Daira, Dromia, Actaea, **Lachnopus**, остракоды), губки, **нектобентосные** рыбы и головоногие (? Sepia). Между рифами и внутри них в защищенных участках на песчаных грунтах жили инфаунные (**Panopea**, Pholadomya, Cardiidae, Veneridae и др.), эпифаунные (Pectinidae, **Ostreidae**) и **семиинфаунные** (Glycymeris, Isognomon) **двустворки-сестонофаги** и детритофаги (**Peronaea**), хищные (Conus) и растительнойядные (Strombus) гастроподы, морские ежи (Clypeaster), фораминиферы (Ammonia, Elphidium, Cibicides, Quinqueloclina и др.), остракоды (Cytherella, **Bairdia**, **Xestoleberis**, **Cyprideis** и др.); на прилегавших к рифам участках местами возникали заросли морской травы **Halimeda** и красных водорослей, среди которых жили мшанки, двустворки (Chlamys, Aequipecten, Diplodonta, Dosinia, Peronaea), гастроподы - растительнойядные Thericium и **Triphoridae**, фораминиферы.

В лагунах формировались **патч-рифы** из Porites и Tarbellastrea и банки устриц, с которыми были связаны мшанки, серпулиды, фораминиферы (Amphistegina,

инкрустирующие Gypsinidae и др.), **двустворки** (Glycymeris, Spondylus и др.), морские ежи, красные водоросли и заросли морской травы Halimeda.

Рифы могли быть образованы только представителями Porites, что было характерно для мессинских построек. Эпибионтами (эпилитами) были инкрустирующие мшанки и цементировавшиеся двустворки, **гастроподы**, **серпулиды**, **кораллиновые** водоросли, а в полостях рифов жили морские ежи и двустворчатые моллюски (Esteban, 1979/1980; Saint-Martin, 1984, 1990; Chaix et al., 1986; Rouchy et al., 1986; Freneix et al., 1988; Moissette, 1990).

Вне рифов на мелководье местами возникали постройки из **кораллиновых** водорослей, к которым были приурочены разнообразные, главным образом **эпифаунные** двустворки - Amusium, Chlamys, Aequipecten, Pecten, Gigantopecten, Iso-gnomon, Spondylus, **Ostrea**, Hyotissa. Разнообразные устрицы (Hyotissa, Ostrea, Ostreola) и крупные **пектиниды** (Chlamys, Aequipecten, Amusium, Pecten, **Gigantpecten**), а также Spondylus, Anomia и другие двустворки селились и на **песчано-известковых** грунтах; реже здесь жили и **инфаунные** двустворки (Diplodonta, Corbula и др.) (Freneix et al., 1988).

На карбонатных и илисто-карбонатных илах на **больших** глубинах были распространены кораллиновые водоросли, образовывавшие родолиты, на которых селились мшанки как инкрустирующие, так и прямостоящие, а также двустворки, **брахиоподы**, и другие **бентосные** организмы (Moissette, 1990).

Во второй половине мессинского времени при начавшемся замыкании, обмелении и осолонении Средиземного моря морская фауна постепенно исчезала, оставаясь только на самом западе (Альборанский бассейн), где сохранилась связь с Атлантикой. Самые последние из мессинских коралловых рифов чередовались со строматолитами и обрастали ими, т.е. условия, близкие к нормальноморским, перемежались с **гипергалинными**, пока последние не стали преобладающими, что вызвало окончательную гибель рифов (Esteban, 1979/80). Возможно, этому способствовало и похолодание (Esteban, 1979/80; Rouchy et al., 1986; **Suc**, Bessais, 1990), хотя по данным Ж. Демарка (**Demarcq**, 1984), в мессине, наоборот, отмечался термический максимум.

Плиоцен в Средиземноморской области начался приходом атлантической бентосной фауны, хотя, возможно, некоторые мелководные **эврибионтные** формы пережили **мессинский** кризис в лагунах - рефугиумах (**Biodynamics of the Messinian salinity crisis**, 1976; Demarcq, 1984).

В донных сообществах мелководного шельфа плиоценового Средиземного моря господствовали двустворчатые и брюхоногие моллюски, наряду с которыми жили и представители других групп беспозвоночных (**фораминиферы**, мшанки, **остракоды** и другие ракообразные, иглокожие и др.), но их распространение изучено крайне слабо.

В **солонатоводных** лагунах преобладали двустворки - инфаунные сестонофаги (**Cerastoderma**) и детритофаги (Gastrana, **Scrobicularia**) и гастроподы - детритофаги Hydrobia и **падаляды** Nassarius. В лагунах, связанных с морем достаточно широко, наиболее характерными из двустворок были инфаунные детритофаги Scrobicularia и Angulus и сестонофаги (**Ruditapes**, Corbula, Cerastoderma и др.), гастроподы - растительоядные (Rissoa, **Apicularia**, **Gibbula**, Potamides и др.) и **падаляды/детритофаги** (Nassaruis), а также **баланусы**. Растительоядные формы были связаны с зарослями морской растительности. На глинисто-песчаных грунтах защищенных участков шельфа двустворки были представлены **инфаунными** сестонофагами (Corbula, Loripes, **Solen**, Barnea, Ruditapes) и детритофагами (Gastrana, Scrobicularia), а гастроподы - растительоядными (Apicularia, **Bittium**, **Cerithium**, Rissoa, Potamides) и **падалядами/детритофагами** (Nassaruis).

Тонкозернистые пески прибрежного мелководья были заселены в основном инфаунными двустворками: сестонофагами (Chamelea, Spisula, Lutraria, Macra,

Solen, *Corbula*, *Divaricella*, *Dosinia*) и детритофагами (*Peronaea*, *Laciolina*, *Donax* и др.). К грубозернистым пескам были приурочены сестонофаги - **семиинфаунные** (*Glycymeris*) и **инфаунные** (*Cardium*, *Laevicardium*, *Parvicardium*, *Lucinoma*, *Diplodonta*, *Macra*, *Lutaria* и др.) и инфаунные детритофаги (*Donax*, *Peronaea*, *Arcopagia* и др.). На **детрито-ракушечных** грунтах селились **эпифаунные** (*Chlamys*, *Pecten*, *Palliolium*, *Lima*, *Limaria*, *Arca* и др.) и инфаунные (*Venus*, *Gouldia*, *Pitar*, *Dosinia*, *Acanthocardia*, *Laevicardium*, *Parvicardium*, **Astarte**, *Myrtea* и др.) сестонофаги и инфаунные детритофаги (*Abra*, *Gari*, *Moerella*, *Laciolina*, *Arcopella*) (**Marasti**, 1990, 1991; **Benevenuti**, **Dominici**, 1992).

Паратетис

Как уже было сказано выше, Паратетис - обширный **внутриконтинентальный** бассейн, возникший в олигоцене при обособлении северной окраины Тетиса в результате **орогенных** движений Альпийского пояса. Этот бассейн протягивался в субширотном направлении между 40° и 50° с.ш. от северных предгорий Альп на западе до предгорий Тянь-Шаня на востоке и по площади превышал современное Средиземное море не менее, чем в два раза (Невесская и др., 1984, 1986; Rogl, Steininger, 1984; Попов, 1989 и др.).

Уже в раннем миоцене Паратетис четко подразделялся на Западный и Восточный, причем его восточная часть (Эвксино-Каспийская) более, чем в два раза, превосходила западную (Паннонскую). Хотя временами (сармат, понт) связь этих водоемов вновь восстанавливалась, в целом шли постепенные распад и сокращение Паратетиса, и история Западного и Восточного была различной и потому рассматривается отдельно.

Западный Паратетис в течение раннего миоцена сообщался с Тетисом, а затем после прекращения существования последнего - с западной частью Средиземного моря. Восточный Паратетис был связан с Тетисом как через Западный, так и непосредственно - с восточносредиземноморскими и индотихоокеанскими районами Тетиса, а после распада последнего - со Средиземным морем: на западе через Западный Паратетис в середине среднего миоцена и кратковременно на юге непосредственно в конце позднего миоцена — начале раннего плиоцена и в позднем плиоцене. Западный Паратетис прекратил свое существование в конце миоцена - начале плиоцена (в конце понтического времени), а Восточный распался на самостоятельные бассейны (Черноморско-Азовский и Каспийский) в середине плиоцена, но в плейстоцене (**новоэвксино-хвалынское** время) эти бассейны еще раз соединились, потеряв всякую связь только в голоцене (Невесская и др., 1984, 1986).

В течение **большей** части неогена моря Паратетиса относились к южной части Бореальной палеобиогеографической области.

Только в начале миоцена близкие к тропическим условия были в юго-западных районах, затем сменившись субтропическими, а в плиоцене - умеренными. На юго-востоке было холоднее, и в течение всего неогена климат был здесь умеренным и лишь кратковременно - субтропическим (Величко, 1987).

Состав **бентосных** сообществ во времени контролировался главным образом изменениями солености, вызывавшимися изменениями степени открытости моря Паратетис, тогда как в течение одного и того же периода времени распространение отдельных сообществ зависело от характера грунтов, глубин, гидродинамики, рельефа дна и берегов, влияния стока рек и т.д.

Западный Паратетис

Истории этого бассейна и его фауны посвящены многие работы (см. Rogl, Steininger, 1983, 1984 и др.). Подробно рассмотрены также донные сообщества отдельных районов моря, главным образом **среднемиоценовые**.

Раннемиоценовые (поздний эгер — оттанг) сообщества изучены в районе Венгрии. В **позднеегерское - эгенбургское** время соленость бассейна была нормальной. В прибрежной мелководной зоне на грубозернистых песках в условиях высокой гидродинамики жили многочисленные сестонофаги - **эпифаунные** двустворчатые моллюски - Pecten, Ostrea, Anomia, Chlamys, менее распространенные Pteria, Mytilus, Anadara, **семиинфаунные** Glycymeris, инфаунные Callista, Laevicardium, Acanthocardia и др. Из гастропод здесь встречались хищные (Ancilla, Natica, Polinices, Pirula, Ficus, Oliva), сестонофаги (Turritella, Calyptraea), растительнойядные (Monodonta). Здесь же жили **баланусы** и крупные **фораминиферы** (Lepidocyclusina, Miogypsina, Operculina и др.). На глубинах около 30 м на тонкопесчаном грунте, в условиях умеренной гидродинамики многочисленными были инфаунные **сестонофаги-двустворки** Pelecycora, Solen, Lutraria, **кардииды**, реже встречались эпифаунные сестонофаги Pecten и инфаунные детритофаги **Peronaea**, хищные гастроподы Ancilla. В бухтах и эстуариях обычно формировались банки устричных Crassostrea, к которым были приурочены **эпибионты** Balanus и сверлящие губки Cliona. На значительных глубинах (до 150-250 м) на **тонкопесчанисто-глинистых** грунтах преобладали инфаунные сестонофаги (Saxolucina, Lucinoma, Thyasira, Scalaricardita, Laternula, Pholadomya и др.) и детритофаги (Nucula, Yoldia, Malletia, Nuculana, Macoma), обычными были способные всплывать Lentipeecten и Propeamusium, а эпифаунные мало подвижные и неподвижные двустворки (Neorhynchodonta, Arcopsis) играли незначительную роль. Многочисленными были хищные гастроподы (Marginella, Polinices, Hinnia, Epalxis, Scaphander). Наряду с моллюсками селились одиночные кораллы (**Flabellum, Discotrochus**) и неправильные морские **ежи-спатангоиды** (SeneS, 1958; Baldi, 1959, 1986).

Для последующего - **оттангского** времени на участке моря, расположенного на территории Венгрии, прослежено изменение сообществ от прибрежных до **открытошельфовых** (рис. 1.5.4 и 1.5.5). В **солонатоводных** лагунах на илистых грунтах, при умеренной гидродинамике жили эпифаунные сестонофаги - двустворки **Congeria** и растительнойядные и/или детритофаги гастроподы (Hydrobia, Melanopsis). Ближе к выходу из лагун на глинистых илах и заиленных песках господствовали двустворки — инфаунные сестонофаги Cerastoderma и гастроподы — растительнойядные и/или детритофаги Pirenella и Theodoxus, реже здесь встречались Brachidontes, Ostrea, Congeria, Calliostoma, Hydrobia и некоторые другие моллюски; частыми были заросли морской травы. Соленость была 9–16,5%. Несколько дальше от берега перед песчаным баром, отделявшим лагуну, а также мористее бара, располагались банки, сформированные представителями либо Mytilus, либо Crassostrea. С банками были связаны Brachidontes, Modiolus, Anomia, Pirenella и др. К **мидиевым** банкам были приурочены инфаунные двустворки Sanguinolaria. На тонкопесчаных и илисто-песчаных грунтах прибрежного мелководья, на глубинах 15-30 м, в условиях несколько пониженной солености (около 30‰) и активной гидродинамики руководящими формами сообщества были инфаунные сестонофаги Pelecycora и Cerastoderma и хищные гастроподы Hinnia. Из **сестонофагов** встречались также Anadara и Spisula; редкими формами были инфаунные детритофаги Gastrana и **Macoma**, а из гастропод - растительнойядные Terebralia и хищники и/или падалеяды Dorsanum. Локально были развиты заросли **зостеры**. На такой же глубине, на тонкопесчаных, **песчано-илистых** и илистых грунтах при умеренной гидродинамике господствовали сообщества Corbula - Anadara или Anadara - Turritella, в которые, кроме руководящих форм, представленных **инфаунными** (Corbula, Turritella) и **эпифаунными** (Anadara) сестонофагами, входили инфаунные сестонофаги (**Lutraria, Diplodonta, Myrtea, Pelecycora, Venus**) и менее многочисленные детритофаги (Macoma, Pegoaea, Moerella, Nucula, Nuculana). Из гастропод здесь жили хищные Murex, Polinices, Hinnia и растительнойядные Terebralia и Pirenella. Еще

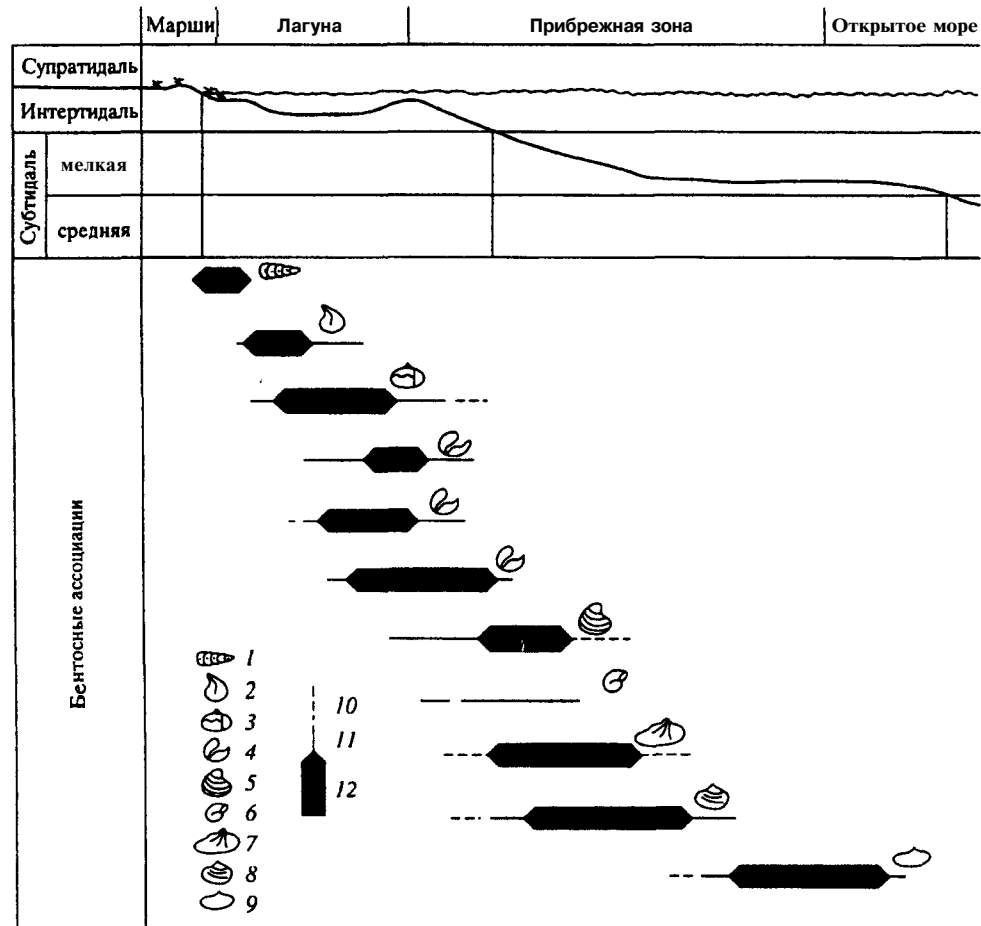


Рис. 1.5.4. Схема распределения бентосных сообществ в различных зонах оттигского моря Венгрии (Bohn-Navas, 1985, рис. 7)

1 - *Brotia - Unio*; 2 - *Congeria - Hydrobia - Melanopsis*; 3 - *Cerastoderma - Pirenella - Theodoxus*; 4 - *Mytilus - Sanguinolaria - Crassostrea*; 5 - *Pelecypora - Cerastoderma - Hinnia*; 6 - *Zostera - Spirorbis*; 7 - *Anadara - Turritella*; 8 - *Corbula - Anadara*; 9 - *Solenocurtus - Thracia*; 10 - редкие; 11 - обычные; 12 - самые обычные

дальше от берега на глинисто-песчаных и илистых грунтах преобладали инфаунные двустворки, образуя сообщество *Solenocurtus - Thracia - Pelecypora*, в котором подчиненное значение имели *Cerastoderma*, *Venus*, *Lutraria* и др.; инфаунные детритофаги были представлены *Macoma*, *Nucula*, *Nuculana* и другими редкими, а из гастропод обычными были хищные *Hinnia* и *Mitraefusus* (Bohn-Navas, 1984, 1985).

Среднемиоценовые сообщества

Баденские сообщества. Среднемиоценовые баденские сообщества реконструированы для ряда районов Западного Паратетиса. Общими для этого бассейна в это время были субтропические или тропические условия и нормальная соленость открытых частей моря.

В районе Венгрии на карбонатно-ракушечных грунтах мелководья процветали поселения красных водорослей-литогамний и колонии мшанок, а среди двустворок

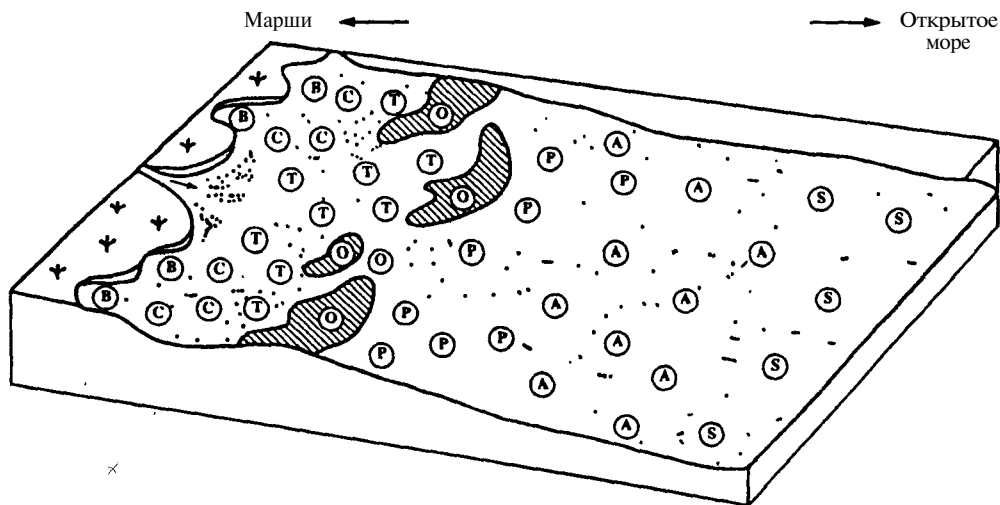


Рис. 1.5.5. Схематическая реконструкция распределения сообществ на шельфе оттангского моря района Венгрии (Bohn-Havas, 1985, рис. 8)

A - *Anadara* - *Turritella* (*Corbula* - *Anadara*); *B* - *Brotia* - *Unio*; *C* - *Congeria* - *Hydrobia* - *Melanopsis*; *O* - *Mytilus* - *Crassostrea*; *P* - *Pelecycora* - *Crassostrea* - *Hinnia* (*Anadara*); *S* - *Solenocurtus* - *Thracia* - *Pelecycora*; *T* - *Cerastoderma* - *Pirenella* - *Theodoxus*

преобладали **эпифаунные** *Pecten*, *Anadara*, *Ostrea*, **семиинфаунные** *Glycymeris*, **инфаунные** *Linga* и *Venus*, среди **гастропод - сестонофаги** *Turritella* и хищные *Conus* и *Ancilla*. У скалистых берегов селились цементировавшиеся *Ostrea*, *Anomia*, *Balanus*, сверлильщики *Lithodomus* и *Hiatella*. На **известково-глинистых** илах дальше от берега преобладали **инфаунные** сестонофаги *Corbula*, частыми были **детритофаги** *Nucula* и *Nuculana* и сестонофаги *Venus*, *Clausinella*, *Callista*, *Acanthocardia*, *Parvicardium*, тогда как эпифаунные двустворки были редкими (*Anadara*). Из гастропод наиболее многочисленными были инфаунные сестонофаги *Turritella* и обычными растительноядные **и/или** детритофаги *Alvania*, *Rissoa*, *Bittium*, хищники *Clavatula* и *Ringicula*, **падаляды** и/или детритофаги *Nassarius*. На глубинах более 40–80 м, скорее около 150–180 м в условиях низкой гидродинамики, на глинистых илах из двустворок жили инфаунные сестонофаги *Corbula*, *Scalaricardita*, *Linga*, более редкие *Astarte*, *Myrtea*, *Venus*, а эпифаунные сестонофаги (*Anadara*, *Amusium*) были более редкими так же, как инфаунные детритофаги (*Nucula*). Среди гастропод здесь преобладали *Nassarius*, *Turritella*, хищники *Polinices* и *Ringicula*, реже встречались другие хищные (*Conus*, *Tunis*, *Mitrella*, *Clavatula* и др.), а также детритофаги *Aporrhais*, частыми были **скафоподы** (*Dentalium*, *Fustiaria*, реже *Entalina* и *Cadulus*); встречались одиночные кораллы, морские ежи, **фораминиферы**. Преобладали инфаунные формы; много было хищников (Baldi, 1961; Bohn-Havas, 1973).

На территории Польши особенно подробно описаны донные сообщества **среднемиоценового** (баденского) **Корытницкого** бассейна (рис. 1.5.6), представлявшего внутреннюю часть большого Корытницкого залива Западного **Паратетиса**, имевшего глубины не более 40–50 м (Radwanski, 1964; Baluk, Radwanski, 1968, 1977, 1979, 1984a, b; Hoffman et al., 1974; Hoffman, 1977, 1979a, b; Gutowski, Machalski, 1984; Radwanska, Radwanski, 1984; Vavra, 1984; Pisera, Studencki, 1989; Kowalewski, 1990). На прибрежных глинистых илах несколько опресненных лагун были развиты заросли мангровых, к которым были приурочены многочисленные растительноядные **гастроподы** - *Terebralia*, *Pirenella*, *Cerithium*, *Neritina*, *Melanopsis*. Галечные фунты у лагунных берегов были населены обитателями пустых сверлений - двуств-

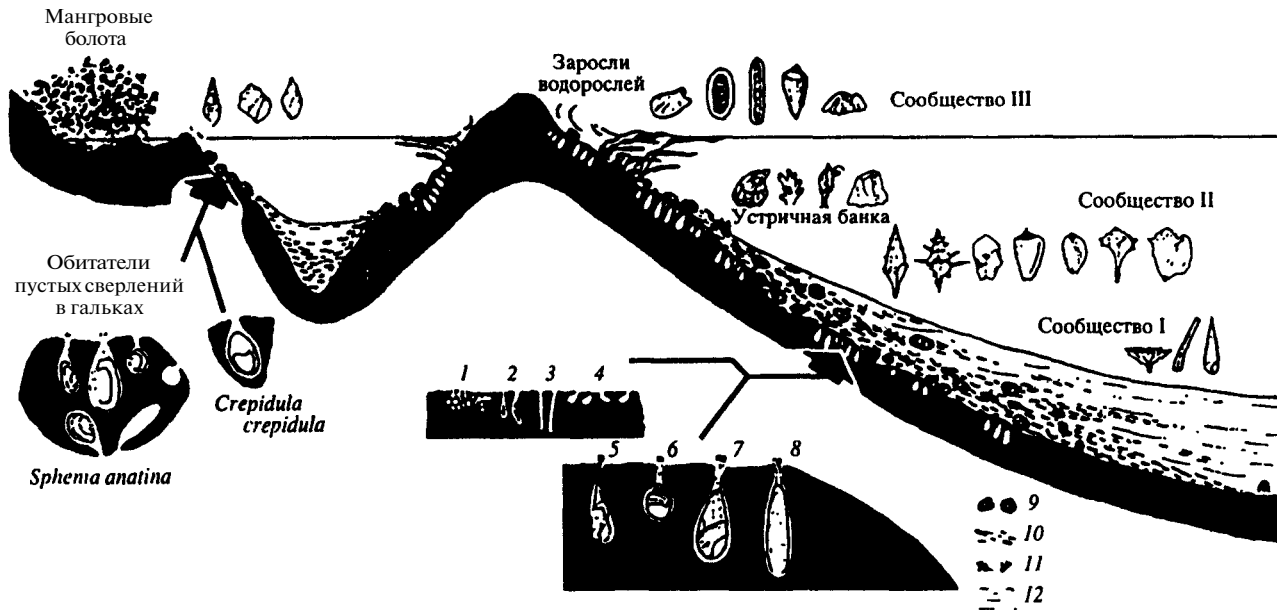


Рис. 1.5.6. Схема распределения сообществ у скалистого побережья Корытницкого бассейна (баден, Польша) (Baluk, Radwanski, 1977, рис. 8)

Сообщество **I** - кораллы *Flabellum*, скафоподы *Dentalium*, гастроподы *Turritella*; сообщество Я - гастроподы *Clavatula*, *Murex*, *Anciella*, *Conus*, *Sуpraea*, *Tudicla*, *Strombus*, крупные *Triton*, *Conus*, **Супраеа**, **Strombus**, *Murex*, *Xenophora*, *Rostellaria*, *Galeodes*, колониальные кораллы *Tarbeilastraea*, сверлильщики и раки-отшельники; сообщество /// - того же состава, что и Я, а также двустворчатые гастроподы **Berthelinia**, хитоны **Craspedochiton** и *Sурторлах*, **циррипедии** *Creusia* (в кораллах), *Vertuca* и *Chthamalus* и свободно жившие мшанки; сообщество устричных банок - *Ostrea*, кораллы **Dendrophyllia**, циррипедии **Scalpellum**, **Balanus**, **Acasta**, гастроподы - *Lemnitina* и *Tenagodus*; сообщество солонатоводных водоемов и мангровых болот - гастроподы **Terebralia**, **Neritina**, *Melanopsis* и жившие в пустых сверлениях в гальках **Sphenia**, **Arcopsis**, *Crepidula*; 1-8 - сверлильщики: 1 - *Cliona*, 2 - *Polydora*, 3 - *Potamilla*, 4 - *Zapfella*, 5 - *Gastrochaena*, 6 - *Jouannetia*, 7 - *Aspidopholas*, 8 - *Lithophaga*; 9 - просверленные гальки; 10 - обломки раковин устриц; 11 - **Dendrophyllia** 12 - корытницкие глины

ворками *Sphenia* и *Arcopsis* и реже **гастроподами** *Crepidula*. У скалистых берегов на илах с большой примесью песка и гравия селились многочисленные *Ostrea* и цементирующиеся **гастроподы-верметиды**, а также другие разнообразные **гастроподы** — растительноядные (**Cerithiidae**, **Alvania** и др.) > хищные (*Muricidae*, *Raphitoma*, *Naticidae* и др.), паразиты (*Turbonilla*, *Odostomia*), мшанки, а также более редкие двустворки и **гастроподы**, кораллы, морские ежи, черви **Ditrupe**. Обычными были **фораминиферы**, главным образом **милиолиды**, но частыми были и **эльфидиды**, **цибициды**, **амфистегиниды**, **гетеростегиниды**. К галечным грунтам были приурочены многочисленные сверлильщики - губки *Cliona*, **полихеты** *Potamilla* и *Polydora*, двустворки *Aspidopholas*, *Jouannetia*, **Lithophaga**, **Gastrochaena**, циррипедии *Zapfella*. Часть галек не только была просверлена сверлильщиками, но и обрастала **кораллиновыми** водорослями. Локально на **детритовых** грунтах верхней сублиторали формировались устричные банки, к которым были приурочены разнообразные кораллы, главным образом *Dendrophyllia* и **Balanophyllia**, а также представители других родов, губки и циррипедии **Scalpellum**, *Balanus*, *Acaste*, из которых первые два рода прикреплялись к устрицам, а третий жил внутри губок. Много было **гастропод**, из которых наиболее типичными были цементиовавшие *Lemintina* и свободно жившие *Tenagodus*. Встречались здесь также **брахиоподы** *Discinisca*, *Megathyris*, **Argyrotheca**, хитоны *Cryptoplax* и **Craspedochiton** и двустворчатые **гастроподы** **Berthelinia**.

В условиях активной гидродинамики на песчаных и карбонатных грунтах на глубинах менее 10 м развивались заросли красных водорослей *Lithothamnium*, реже **Mesophyllum**, на которых селились **эпифаунные** (*Chlamys*, *Flabellipecten*) и сверлящие (*Gastrochaena*, *Aspidopholas*, *Lithophaga*) двустворки, растительноядные (*Trochidae*) и хищные (**Scala**) **гастроподы**, мшанки, **брахиоподы** (*Terebratula*), губки (*Cliona*), **полихеты** (**Serpula**, *Ditrupe*, *Polydora*, *Potamilla*), ракообразные (*Balanus*, **декаподы**), морские ежи (**Parasalenia**, *Cidaris*, **Echinocyamus**, **Schizaster**), морские звезды (*Astropecten*). Несколько глубже (около 10 м) на песках было развито сообщество **Acanthocardia**, в которое входили из **двустворок** также другие **инфаунные** сестонофаги (*Panorea*, **Venerupis**, реже *Pelecypora*, *Venus*), **эпифаунные** сестонофаги (**Crassostrea**, редкие *Pectinidae*) и редкие **инфаунные детритофаги** (*Nucula*), из **гастропод** — **инфаунные сестонофаги** (**Turritella**), хищные (*Natica*, *Cassis*, *Triton*), растительноядные и/или **детритофаги** **Aporrhais**, а также губки (*Cliona*), циррипедии, **полихеты** (*Ditrupe*, *Serpula* и др.), **остракоды**, морские ежи (*Schizaster*, *Echinocyamus* и др.), морские звезды **Astropecten**. Многочисленны были **фораминиферы**, особенно крупные *Heterostegina*, частыми были еще **амфистегиниды**, **эльфидиды**, **аномалиниды**, **цибициды**. **Натициды** питались в основном **инфаунными** сестонофагами — **двустворками** и **гастроподами**, *Cassis* - морскими ежами, *Triton* - **семиинфаунными** кардидами, морские звезды - **эпифаунными** и **семиинфаунными** двустворками (*Gutowski*, 1984; *Pisera*, *Studencki*, 1989).

В спокойной обстановке на глинистых илах, на глубинах от нескольких до 20 м местами развивались заросли (луга) морской **травы**, где возникало сообщество типа сообщества *Thalassia*. Хотя остатков морской травы не найдено, иногда отмечаются следы "травления" от прикрепления корней. Из моллюсков наиболее многочисленными здесь были растительноядные **гастроподы** (*Turboella*, *Alvania*, *Bittium*, *Cerithium*, *Sandbergeria* и др.), паразиты (*Pyrgulina*, *Turbonilla*, *Odostomia*, **Eulima**), сестонофаги *Turritella*, хищники (*Natica*, *Euspira*, *Polinices*, *Clavatul*, *Muricidae*, *Raphitoma* и др.) и **падаляды/детритофаги** **Nassarius**, а среди двустворок характерными были мелкие **люциниды** (*Loripes*) и *Corbula*; другие двустворки и **гастроподы** встречались реже. Обычными были **скафоподы** (**Fustiaria** и *Dentalium*). По наличию **гастропод-паразитов** **полихет**, **голотурий**, **губок** можно судить о наличии в этом сообществе представителей и этих групп. Присутствие **полихет** подтверждается и находками фекальных пеллет *Tibikoia*. Встречались здесь также

морские ежи (Echinocyamus), свободно живущие **криноидеи** (Antedon) и мшанки (Cupuladria, Lunulites, Reussirella), крабы, **нектобентосные** головоногие *Sepia* и рыбы. Многочисленными были **фораминиферы** *Amphistegina*, **эльфидииды**, **милиолиды** и др. Местами в уплотненный грунт среди зарослей морской травы всверливались двустворки *Stirpulina*. Преобладали обгрызавшие фитофаги-**гастроподы**, составлявшие основную часть трофического ядра. На втором месте стояли **инфаунные** сестонофаги (*Loripes*, *Turritella* и др.), затем — **падаляды** (*Nassarius*), **паразиты-гастроподы**, инфаунные (**натициды** и др.) и **эпифаунные** (*Clavatula*, **мурициды** и др.) хищники. Меньшее значение имели инфаунные **детритофаги (скафоподы)** и некоторые двустворки) и еще меньшее - эпифаунные сестонофаги (Hoffman, 1977, 1979a).

На плотных илистых илах открытых частей залива на глубинах **20–40 м**, при низкой скорости осадконакопления и незначительной замутненности располагалось сообщество **Scalaricardita** и кораллов, которые были представлены в основном одиночными *Flabellidae*. Среди двустворок преобладали инфаунные и семиинфаунные сестонофаги (*Scalaricardita*, *Corbula*, *Linga*, *Venus*, *Limopsis*, *Anadara* и др.); меньше было **инфаунных** детритофагов (нукуляноидеи) и **эпифаунных** сестонофагов (**пектиницы**). Разнообразными были **гастроподы**, особенно хищные (*Raphitoma*, *Naticidae*, *Clavatula* и др.) и падалеяды (*Nassarius*), а растительноядные (*Alvania*, *Bittium* и др.) были редки, что говорит о малом распространении водорослей и другой водной растительности. Преобладали инфаунные сестонофаги, следующей по важности группировкой были хищники. Растительноядные, инфаунные детритофаги, паразиты играли незначительную **роль**, а меньше всего было эпифаунных **сестонофагов** (Hoffman, 1977).

На мягких илах, богатых органикой, при незначительной гидродинамике и иногда возникавшем дефиците кислорода наиболее многочисленными были двустворки *Corbula* и морские **ежи-спатангоиды**, а остальные группы имели небольшое распространение. Кроме *Corbula* из двустворок здесь отмечались неглубоко зарывавшиеся *Lutetia*, *Venus*, **кардииды**, *Loripes* и другие более редкие, эпифаунные *Anadara* и редкие *Anomia*, а из гастропод - сестонофаги **туррителлиды**, падалеяды *Nassarius*, хищники натициды, *Raphitoma*, *Ringicula* и другие, паразиты (*Odostomia*, *Turbonilla* и др.), фитофаги *Alvania* и *Turboella*. Встречались черви *Ditropa* и многочисленные фораминиферы. Преобладали инфаунные сестонофаги и детритофаги (морские ежи), много было падалеядов, а паразиты, хищники и растительноядные играли меньшую роль, тогда как эпифаунных сестонофагов было крайне мало (Hoffman, 1977, 1979b). На жидких илах разнообразие сообщества *Corbula* резко снижалось, и в нем преобладали только неглубоко зарывавшиеся представители руководящего вида, к которым при некоторой стабилизации грунта и уменьшении мутности прибавлялись инфаунные детритофаги - скафоподы **Fustiaria** и *Dentalium* и морские ежи-спатангоиды. Кроме *Corbula* к **инфаунным** сестонофагам относились *Venus*, *Loripes*, туррителлиды, и эта группировка преобладала. Меньше было растительноядных (*Turboella*, *Alvania*, **неритииды**, *Cingula* и др. гастроподы), хищников (*Raphitona*, *Clavatula*, мурициды, натициды и др.), падалеядов (*Nassarius*), паразитов (*Odostomia*, *Pyrgulina*, *Turbonilla*); крайне мало было эпифаунных сестонофагов (Hoffman, 1977, 1979b).

Кроме отмеченных форм, в верхней сублиторали (**20–40 м**) этого бассейна на илистых грунтах жили представители еще многих родов двустворок и гастропод, в том числе крупных эпифаунных (*Chlamys*, *Spondylus*, **Chama**), **семиинфаунных** (*Glycymeris*) и инфаунных (*Pelecypora*, *Cardium*) двустворок, а также гастропод (*Triton*, *Conus*, *Cypraea*, *Strombus*, *Murex*, *Cassis* и др.), **брахиоподы** (*Argyrotheca*), мшанки (*Lichenopora*, *Cellaria*, *Schizoporella*, **Porella** и др.), а также сверлящие *Spathiopora*, **Terebripora**, **Penetranta**), офиуроидеи, морские звезды, кораллы (*Acanthocyathus*, **Tarbellastraea** и др.), **остракоды** и другие ракообразные. Многочисленны

были сверлящие раковины моллюсков формы: кроме мшанок, которые уже упоминались, к сверлильщикам принадлежали губки, **полихеты**, циррипедии, двустворки (**Gastrochaena**). Очень распространены были хищные гастроподы из семейств натицид и мурицид. **Натициды**, в основном представленные родом *Natica*, были **инфаунными** и питались на ранних стадиях мелкими **гастроподами** (молодью **Nassarius**, а также *Bittium*, *Alvania*, *Raphitoma*), а взрослые - крупными **Nassarius**, *Tumtella* и молодыми натицидами. **Мурициды** (*Murex*, **Ocenebra**) вели **эпифаунный** образ жизни, их жертвами были моллюски (*Corbula*, *Nassarius*, *Bittium*, *Alvania*) и хитоны (*Kowalewski*, 1990).

В наиболее глубоководных участках **Корытницкого** бассейна бентос был менее разнообразен: здесь на глинистых илах жили одиночные кораллы **Flabellum**, скафоподы **Dentalium**, гастроподы *Tumtella* (сообщество I - Baluk, Radwanski, 1977, **рис. 5**).

На песчаных грунтах мелководья в других районах моря на территории Польши существовали сообщества, в которых преобладали моллюски: двустворчатые **эпифаунные** цементировавшиеся *Ostrea*, прираставшие друг к другу или к галькам и литотамниям, **инфаунные** (*Circomphalus*, **Callista**, *Chione*, **Panopea**, **Loripes**, *Lucinoma*, **Codakia**, **Acanthocardia**, **Parvicardium**, *Corbula*, *Ensis* и др.) и **семиинфаунные** (**Glycymeris**, *Scalariocardita*) сестонофаги, реже - инфаунные детритофаги (*Nucula*, *Gastrana*), разнообразные гастроподы - растительноядные (*Diodora*, *Patella*, *Terebralia*, **Clanculus**, *Oxystele*, **Neritina**, *Gibbula*, *Calliostoma*, *Rissoa*, *Alvania* и др.), растительноядные и/или детритофаги (*Potamides*, *Bittium*, *Hydrobia*), хищные (*Natica*, *Cassis*, *Retusa*, *Asthenotoma*), **падаляды** (*Nassarius*). Здесь же селились ветвистые мшанки *Eschara*, **фораминиферы**, ракообразные (крабы, циррипедии *Verruca*, *Balanus*, *Lepas*), морские звезды (*Astropecten*), морские ежи (*Goniasteridae*). В большом количестве произрастали литотамнии (*Lithothamnium*), обраставшие мшанками (*Colletosia*), циррипедиями (*Verruca*) и серпулидами (*Potamoceros* и **Serpula**). Раковины устриц сверлили губки *Cliona*, полихеты **Potamilla** и **Polydora** и двустворки *Gastrochaena* (*Baluk*, *Radwanski*, 1968).

Характерными для верхней сублиторали (глубина несколько метров) различных районов моря на территории Польши были органогенные постройные (рифы) из **кораллиновых** водорослей. Рифы возникали на положительных элементах рельефа дна, при высокой гидродинамике. Формировались они пластинчатыми корками водорослей **Lithophyllum**, *Lithothamnium* и **Mesophyllum**, к которым присоединялись инкрустирующие *Dermatolithon* и *Melobesia*, а также цементировавшимися гастроподами - верметидами *Petalocochus*. Из двустворок к рифам были приурочены эпифаунные **Neorupcnodonte**, **Chlamys**, *Musculus*, *Septifer*, *Arcopsis*, **Chama** и жившие в полостях **Hiatella**, а из гастропод - растительноядные **риссоиды**, *Calliostoma*, *Gibbula*, *Bittium*, *Haliotis*, кроме которых здесь встречались еще и многие другие двустворки и гастроподы, но более редкие, в том числе сверлильщики (*Gastrochaena* и *Lithophaga*) и неглубоко зарывавшиеся двустворки (*Venus*, *Timoclea*, **кардииды**), а из гастропод инфаунные сестонофаги **Turritella** и хищники *Ringicula* и *Scaphander*. Обычны были мшанки, особенно инкрустирующие (*Schizoporella*), циррипедии (*Verruca*), **серпулиды** (*Serpula*, *Potamoceros*, *Protula* и др.), **брахиоподы** (*Megathyris*, *Argyrotheca* и *Megerlia*), селившиеся между рифами, **остракоды** (**Loxococoncha**, **Pseudocythere**, *Aurila* и др.), фораминиферы (*Astegerina*, *Discorbis*, *Elphidium*, *Cibicides*, *Nubecularia* и др.), морские ежи (*Echinocyamus* и другие более редкие), сверлящие губки *Cliona*. Преобладали эпифаунные цементировавшиеся сестонофаги; инфаунные сестонофаги были представлены в основном немногочисленными сверлильщиками; детритофаги практически отсутствовали. Большое количество растительноядных форм указывает на наличие водной растительности. Падалеядов и хищников было немного.

На отмесных рифах формировалось сообщество **эпифауных** цементированных - **биссусных двустворок** (*Neorapnodonte*, *Chama*, *Plicatula*, *Musculus*, *Chlamys*, *Septifer*, **Barbatia**), цементированных **гастропод** *Petalococonchus*; особенно же много было растительной гастропод, живших, вероятно, в зарослях водной растительности - **риссоид** (*Turboella*, *Alvania*, *Rissoina*), **трохид** (*Gibbula*, *Calliostoma*), *Bittium*, **Haliotis**, *Patella*, *Clanculus*. Из других групп встречались **фораминиферы**, мшанки, морские ежи, **серпулиды**, представленные теми же родами, что и в рифовом сообществе. Трофическая структура бентоса также была сходна с таковой рифового сообщества, но над сестонофагами преобладали растительные. Обычными были **падаляды** (крабы, *Nassarius* и некоторые другие **гастроподы**); хищники (*Conus*, некоторые крабы) и **инфауные сестонофаги** (*Ergilia*, *Ctena*, **кардииды**) были редкими (Ktch, 1981; Pisera, 1985).

На большей глубине (20–50 м) также местами были развиты заросли ветвистых красных водорослей и **биогермные** постройки, образованные родолитами (желваки) этих водорослей. Родолиты формировались представителями родов *Lithothamnium* и *Lithophyllum* и обрастали инкрустирующими мшанками, серпулидами, иногда баланусами. Из двустворок здесь селились *Chlamys*, *Glycymeris*, *Venus*, **Arca** и некоторые другие, из гастропод — *Gibbula* и *Bittium*; встречались **брахиоподы**. На известковых илах с **биокластами** в условиях изменчивой гидродинамики наряду с красными водорослями (*Lithothamnium*, *Lithophyllum*, *Mesophyllum*, *Porolithon*), иногда обросшими инкрустирующими мшанками, по-видимому, были распространены заросли морской травы типа *Halophyla*, на листьях которой жили крупные фораминиферы *Amphistegina* и *Heterostegina* и растительные гастроподы (*Bittium*, *Gibbula*, **риссоиды**). Здесь же селились инфауные и **семиинфауные** двусторки - сестонофаги и детритофаги (**кардииды**, **венериды**, **теллииды**, *Glycymeris*), **циррипедии**, крабы, морские ежи, серпулиды (Studencki, 1979, 1985).

В баденском море на территории северо-западной Болгарии (Kojumdzieva, 1974, 1976b) в зоне верхней сублиторали, на глубинах до 40–50 м на песчаных, известково-детритовых и алевритовых грунтах при нормальной солености были распространены сообщества, в которых преобладали двустворчатые моллюски-**сестонофаги** и гастроподы, относившиеся к различным экологическим типам. Так, на алевритовых и тонкопесчаных грунтах, на глубинах от 10–15 до 40–50 м располагалось очень разнообразное сообщество **инфауных** *Circomphalus*, в котором было много и других инфауных сестонофагов - *Diplodonta*, **Pelecypora**, **Megaxinus**, **кардииды**; присутствовали **эпифауные** свободно лежавшие *Pecten*, неподвижно прикрепленные *Ostrea*, и более редкие **Anomia**, прикреплявшиеся биссусом эпифауные или семиинфауные *Anadara*, сверлильщики *Gastrochaena*, а также детритофаги - инфауные **Peronaea**. Из гастропод здесь жили хищные *Athleta*, *Natica*, *Conus*, растительные **Terebralia**, *Oxysteles* и другие более редкие. Встречались **эпибионтные** серпулиды. По-видимому, были развиты заросли водной растительности. На известково-детритовых грунтах на глубинах около 40–50 м господствовало сообщество *Chione*, в котором доминировали инфауные сестонофаги — *Chione*, *Pitar*, *Crassatella*, **Divaricella**, *Linga*, а также эпи- или семиинфауные *Anadara*, более редкими были эпифауные свободно лежавшие *Pecten*, **биссусные** (*Barbatia*, **Arca**, *Chlamys*) и прирастающие (*Chama*, *Spondylus*, *Ostrea*), также относившиеся к **сестонофагам**. Среди гастропод было много растительных (*Cerithium*), сестонофагов (**Turritella**), хищных (*Conus*). Встречались морские ежи - растительные (*Syathocidaris*) и детритофаги (*Clupeaster*). Так же, как и для предыдущего сообщества, на участках его распространения были развиты заросли водной растительности. В других местах на этих же глубинах на песчаных и известково-детритовых грунтах преобладали эпифауные сестонофаги - свободно лежавшие *Pecten* и неподвижно прикрепленные *Ostrea*, вместе с которыми жили более редкие семиинфауные *Cardites*, *Glycymeris*, *Pinna* и *Modiolus*. Из гастропод

здесь встречались хищные *Conus* и *Fusus*. К раковинам пектиниид прикреплялись **серпулы**.

Местами в зоне верхней сублиторали возникали органогенные постройки, в том числе **водорослево-мшанково-коралловые** рифы. Основными каркасостроителями их были багряные водоросли *Lithothamnium*, *Lithophyllum*, *Mesophyllum*, мшанки и кораллы, а моллюсковое рифовое сообщество включало растительноядных - гастропод (*Neritopsis*, **Clanculus**, реже *Haliotis*, *Diodora*, *Oxystele* и др.), сестонофагов - двустворок (прираставших *Spondylus* и *Ostrea*, сверлильщиков *Lithophaga*, **Gastrochaena**, *Jouannetia*, реже биссусно прикреплявшихся *Chlamys*), прираставших гастропод **Vermetus**, серпулид, баланид *Creusia* и редких хищных гастропод из семейств *Conidae* и **Cypridae**. Здесь встречались также некоторые растительноядные морские ежи (*Syathocidaris*, **Echinometra**). На некоторых участках верхней сублиторали строили банки устрицы *Ostrea*.

На илистых грунтах низов верхней сублиторали на глубинах до 80 м, в условиях слабой гидродинамики преобладали **инфаунные** сестонофаги (*Venus*, *Corbula*) и детритофаги (*Dentalium*, *Cadulus*), меньшую роль играли **эпифаунные** сестонофаги, свободно лежавшие *Amusium*, прикреплявшиеся биссусом *Anadara* и прираставшие *Ostrea*. Много было гастропод, особенно **Turritella** (инфаунные сестонофаги) и *Nassarius* (**детритофаги/падаляды**), а также хищных - *Clavatula*, *Natica*, *Conus*, *Ringicula*, *Polinices*, *Mitrella*; меньше было растительноядных (*Cerithium*) и фитофагов/детритофагов (**Aporthais**).

При несколько пониженной солености (но не ниже 26‰) состав этого сообщества был несколько другим: преобладали инфаунные сестонофаги (*Venus*, *Corbula*, **Acanthocardia**), инфаунных детритофагов было меньше (редкие *Nucula*), и **большую** роль играли эпифаунные сестонофаги (*Amusium*, *Ostrea*, *Neorupnodonte*, *Chlamys*).

В нижней сублиторали на илистых грунтах, на глубинах до 80–100 м при нормальной солености было развито сообщество *Turritella* — *Limopsis*, в которое входили инфаунные (**гастроподы** *Turritella*), двустворки (*Corbula*, *Venus*, *Myrtea*), эпифаунные (*Neorupnodonte*, *Propeamussium*, *Amusium*, **Glans**, гастроподы *Vermetus*) и **семиинфаунные эндобиссусные** (*Limopsis*, *Bathyarca*) сестонофаги; меньшее значение имели инфаунные детритофаги (**скафороды** *Dentalium* и *Cadulus*, двустворки *Nuculana*). Среди гастропод преобладали хищные *Polinices*, *Ringicula*, *Phalium*, *Vexillum*; а фитофаги (*Cerithium*) и фитофаги/детритофаги (*Aporthais*) были относительно редкими.

Глубже или же в условиях менее благоприятных для моллюсков (вязкие илы, некоторый дефицит кислорода) господствовали несортирующие детритофаги - неправильные морские ежи (*Schizaster* и *Brissopsis*) и, вероятно, многочисленные бесскелетные организмы; среди моллюсков больше всего было инфаунных детритофагов (*Nuculana*, *Nucula*), встречались также свободно живущие способные плавать сестонофаги *Lentipecten*, немногие инфаунные сестонофаги (*Corbula*, *Turritella*) и хищные гастроподы (*Mitrella*, *Polinices*). Бесскелетные преобладали в илах и в других участках моря, в том числе и в несколько опресненных, где из моллюсков жили только немногочисленные виды **эпифаунных** (*Chlamys*) и инфаунных (*Corbula*) сестонофагов (Kojumdgieva, 1976b).

На территории Западной Украины (Предкарпатье), по данным Л.Н. Кудрина (1957, 1966), донные сообщества верхней сублиторали (глубины до 20–30 м) на песчаных, известково-песчаных и ракушечных грунтах в условиях солености близкой к нормальной в добаденское (карпатское) время (нагорянские слои) были сложены главным образом **двустворками** - *Ostrea*, *Neorupnodonte*, *Crassostrea*, часто строившими банки; из других двустворок обычными были сестонофаги - инфаунные *Diplodonta*, *Venus*, *Panorea*, семиинфаунные *Isognomon*, а остальные более редкими, в том числе **Rzehakia**, **кардииды**, *Chlamys* и др. Многочисленными

были **фораминиферы** - Ammonia, **Elphidium**, Discorbis, Bolivina и др.; встречались **остракоды**, **брахиоподы** (Terebratula), **серпулиды**, морские ежи, **гастроподы** (Calyptraea, Aporrhais, Natica и др.). В опресненных участках господствовали **солоноватоводные** двустворки Congeria; жили здесь также достаточно **эвригалинные** Anadara, Mutilus, **Loripes** и другие, гастроподы (Potomides, Hydrobia, Nassarius, Terebralia), фораминиферы (Ammonia), губки, остракоды.

В последующее - раннебаденское время при нормальной солености верхняя сублитораль была заселена многочисленными организмами, слагавшими ряд сообществ, разнообразных по составу. На песках верхней сублиторали при активной гидродинамике господствовали **семиинфаунные** Glycymeris, обычными были Venus, реже встречались Pelecypora, **Parvicardium**, Ostrea, Linga, Corbula; из **гастропод** здесь жили **Turritella**, Nassarius, Natica; обычными были морские ежи Scutella, **Schizechinus**, фораминиферы (Cibicides, Elphidium и др.), мшанки, одиночные кораллы, ракообразные. На песчаных и **песчано-карбонатных** осадках верхней сублиторали многочисленными были **двустворки-сестонофаги** как **эпифаунные** (Neoruscnodonte, Chlamys), так и **инфаунные** (**Thracia**, Panopea, Laevicardium, Glossus и др.), реже отмечались семиинфаунные **сестонофаги** (Glycymeris) и инфаунные детритофаги (Nuculana); встречались мшанки, брахиоподы (Terebratula), морские ежи, серпулиды Serpula, крабы, остракоды. Очень разнообразными были двустворчатые и брюхоногие моллюски на песках на глубинах до 100 м, где проходили сильные течения. Здесь преобладали эпифаунные (Chlamys, Ostrea, Neoruscnodonte и более редкие Anomia, Crassostrea и др.) и инфаунные (Panopea, Glossus, более редкие Laevicardium, Linga, Corbula, Pholadomya и др.) двустворки, из гастропод - растительоядные (Bittium) и хищные (Cassis, **Terebra**, Natica, Mitra, Columbella), а также сестонофаги (Turritella). Обычными были **скафоподы** (**Dentalium**, Fustiaria), морские ежи (Scutella, Amphidetus, **Psammechinus**, Clypeaster и др.), морские звезды, кораллы (Flabellum, Stephanophyllia, Ceratotrochus и др.), мшанки (Cellepora, **Membranipora**, Eschara, **Retepora** и др.), брахиоподы (Terebratula, Discina, **Megathyris**, Muehlfeldtia и др.), черви (Ditrupe, Serpula, Protula, Polydora), губки, остракоды (**Cytherura**, Cythereis, Loxoconcha, **Leptocythere** и др.), крабы и другие ракообразные (Calianassa, **Ophiomorpha**), фораминиферы (Heterostegina, **Amphistegina** и др.). Много было сверлящих форм - губок, водорослей, червей, двустворок-фолиад и эпибионтов двустворок и брахиопод - инкрустирующих мшанок и трубчатых червей.

Местами на сублиторали в условиях высокой гидродинамики возникали банки из багряных водорослей-литотамний (Lithothamnium, Mesophyllum, Lithophyllum, **Archaeolithothamnium**, Melobesia), с которыми совместно селились прираставшие гастроподы **Vermetus**. К банкам были приурочены двустворки Neoruscnodonte и другие более редкие (Pecten, Chlamys, Glycymeris и др.), мшанки (Retepora, Membranipora), губки, черви (Serpula, Polydora), многочисленные фораминиферы (Elphidium, Cibicides, Discorbis), остракоды (Hemicytheria, Loxoconcha, Cytheridea), крабы, довольно редкие гастроподы (**Turritella**, Turbo, Cassis).

В несколько опресненных мелководных участках господствовали эвригалинные инфаунные сестонофаги - двустворки **Ervillea**, из других представителей этой группы здесь селились Mutilus, **кардииды** (?**Cerastoderma**) и другие более редкие; частыми были гастроподы (Hydrobia и Skenia), черви Serpula, фораминиферы (Triloculina, Cibicides, Elphidium), остракоды (Loxoconcha, Cytheridea, **Trachyleberis**); отмечались также мшанки, высшие десятиногие ракообразные (Calianassa), а из водорослей — багряные, образовывавшие **желваковидные** скопления.

В позднебаденское время донные сообщества верхней сублиторали были сходны с таковыми раннего бадена. На песчаных грунтах на глубине 10–20 м были развиты заросли водной растительности. Преобладали моллюски, были многочисленными морские ежи, черви, **баланусы**, крабы, губки, фораминиферы, **встре-**

чались и представляли других групп - кораллы (*Orbicella*, *Siderastraea*, *Caenocyathus*), **брахиоподы** (*Terebratula*), **скафоподы** (*Dentalium*), мшанки, **остракоды**, высшие ракообразные (***Ophiomorpha***, *Corophioides*), **нектобентосные** рыбы. Среди двустворок господствовали **сестонофаги** - **эпифаунные** *Chlamys*, *Pecten*, *Ostrea*, *Neoruscnodonte*, *Barbatia*, более редкими были *Plicatula*, *Lima*, *Limatula*, *Musculus*, *Glans*, *Brachidontes*, *Anomia* и другие и **инфаунные** и **семиинфаунные** - *Acanthocardia*, *Parvicardium*, *Linga*, *Lucinoma*, *Loripes*, *Diplodonta*, *Glossus*, *Venus*, *Callista*, *Timoclea*, *Corbula*, *Glycymeris*, *Pinna*, *Circe*, *Ervilia*, *Lutetia* и другие более редкие, частыми были сверлильщики *Petricola* и инфаунные **детритофаги** *Nucula*, *Moerella*, *Oudardia*. Из **гастропод** в большом количестве здесь жили растительоядные *Gibbula*, *Oxysteles*, *Rissoa*, *Bittium*, *Terebralia*, *Potamides*, *Calliostoma*, *Sandbergeria* и другие, хищные *Ringicula*, *Natica*, *Conus* и хищные и/или **падаляды** *Nassarius*, инфаунные сестонофаги ***Turritella***. Среди морских ежей преобладали *Scutella*, среди червей - ***Serpula***, ***Ditrupe***, сверлящие *Polydora*. Устричные (*Neoruscnodonte* и *Ostrea*) местами образовывали банки. **Фораминиферы** были представлены видами родов ***Elphidium***, *Ammonia*, *Cibicides*, *Discorbis*, ***Asterigerina***, *Nonion*, *Quinqueloculina*, ***Triloculina***, прикреплявшихся неподвижно ***Nubecularia*** и ***Planorbulina*** и др. (Крашенинников, 1961).

Широко были распространены органогенные постройки ("риффы") из литогамний (багряные водоросли) - ***Lithothamnium***, *Archaeolithothamnium*, *Lithophyllum*, реже ***Lithoporella*** и *Jania*, с которыми вместе селились прикреплявшиеся цементно **гастроподы** ***Vermetus*** и черви *Serpula*. К биогермам были приурочены двустворки - прикреплявшиеся биссусом *Chlamys*, *Lima*, *Barbatia*, цементировавшиеся *Chama*, *Neoruscnodonte*, *Spondylus*, *Ostrea*, сверлильщики *Lithophaga*, *Jouannetia*, из гастропод - растительоядные *Haliotis*, *Oxysteles*, *Bittium*, ***Cerithium***, хищные *Conus* и *Suarea*. Местами было много инкрустирующих мшанок и фораминифер (*Nubecularia*, *Planorbulina*, *Conorbina*). Жили здесь также кораллы (*Siderastraea*, *Orbicella*, *Favia*, *Porites*), остракоды, крабы, морские ежи (*Brissus*), неинкрустирующие **фораминиферы** (*Elphidium*, *Astegerina*, *Cibicides*, *Globulina*, *Ammonia* и др.), нектобентосные рыбы. На красных водорослях, по-видимому, росли другие известковые водоросли, которыми питались многие фитофаги (Давиташвили, 1937; Королюк, 1952; Крашенинников, 1961; Кудрин, 1966).

В нижней сублиторали и псевдоабиссали на глубинах до 150-200 м на заиленных песках и уплотненных глинистых илах в донных сообществах раннего бадена господствовали двустворки - эпифаунные мобильные сестонофаги, которые могли плавать, временами прикрепляясь биссусом - *Lentipecten*, *Palliolium*, *Chlamys*, реже *Limarig*. Наряду с ними жили инфаунные сестонофаги ***Laevicardium***, *Glossus*, *Panopea*, *Corbula*, более редкие *Linga*, *Venus*, ***Thracia***, инфаунные детритофаги *Nucula* и *Nuculana* и редкие инфаунные сестонофаги, прикреплявшиеся неподвижно или биссусом - *Pecten*, *Neoruscnodonte*, *Chama*. Кроме **двустворок**, обычными были брахиоподы (*Terebratula*), гастроподы (*Cassis* и др.), черви (*Ditrupe*); встречались фораминиферы, остракоды, редкие морские ежи (*Prospatangus*, *Echinolampas*), мшанки, губки. Для **песчано-глинистых** грунтов псевдоабиссали позднебаденского моря характерны были эпифаунные мобильные *Chlamys*, инфаунные детритофаги *Abra* и *Nucula* и инфаунные сестонофаги *Corbula*; реже здесь селились *Neoruscnodonte*, *Ervilia*, *Ensis*, *Venus*, *Nuculana*, *Modiolus* и некоторые другие. Гастроподы (*Natica*, *Turritella*) были немногочисленными. Встречались черви (***Spirorbis***, *Serpula*), морские ежи (*Schizaster*, *Prospatangus*), остракоды, крабы, нектобентосные рыбы. Многочисленны были фораминиферы (*Cibicides*, *Cassidulina*, *Bulimina*, ***Neobulimina***, ***Uvigerina***, песчаные ***Spiroplectammina***, ***Siphotextularia*** и др.) (Казакова, 1951; Кудрин, 1957, 1966; Крашенинников, 1961).

В конце бадена {бугловское время} при понижении солёности всего **Паратетиса**, в том числе и Западного, бентосные сообщества стали значительно менее разнообразными, и в рассматриваемом районе Западной Украины на песчаных

грунтах доминировали только **эвригалинные** двустворки - **инфаунные сестонофаги** (*Ervilia*) и детритофаги (*Abra*), реже встречались *Macra*, *Timoclea*, *Mytilaster*, **кардииды** (Кудрин, 1966).

В мелководном баденском море, расположенном на территории Молдавии, на песчаных грунтах самых верхов сублиторали (7-30 м) при несколько пониженной солености преобладали двустворчатые моллюски - инфаунные сестонофаги - *Loripes*, *Callista*, *Dosinia*, *Clausinella* и детритофаги *Регопаеа*, реже встречались другие двустворки — **эпифаунные** и инфаунные сестонофаги (*Cardita*, *Barbatia*, *Anadara*, *Ostrea*, *Divaricella*, *Chlamys* и др.), наряду с которыми жили **гастроподы** (*Natica*), губки, **фораминиферы**, **остракоды**.

На известково-глинистых песках этой же зоны также господствовали инфаунные двустворки - сестонофаги (*Saxolucina*, *Gafrarium*) и детритофаги (*Регопаеа*); им сопутствовали многие другие инфаунные сестонофаги (*Loripes*, *Divaricella*, *Europicardium*, *Clausinella*, *Dosinia*, *Callista*, *Paphia*, *Macra*, *Corbula*), **гастроподы** (*Cerithium*, *Turritella*), **фораминиферы**, **остракоды**. Известковые пески верхней сублиторали (глубины 10–30 м) в условиях, близких к нормальной солености и активной гидродинамике, заселялись способными плавать *Chlamys* и **инфаунными** (*Linga*, *Acanthocardia*, *Venus*, *Callista*, более редкими *Anodonta*, *Loripes*, *Clausinella*, *Moerella*, *Donax*, **Solen**, **Cardites** и др.) **сестонофагами**.

Из **гастропод** здесь жили растительноядные (*Littorina*, *Oxysteles*) и хищные (*Natica*, *Scaphander*); встречались **скафоподы** (*Dentalium*), были распространены **фораминиферы** и **остракоды**.

На карбонатных грунтах на глубинах 10–60 м, где располагались поселения **литотамниевых** водорослей, двустворчатые моллюски были редкими (*Chlamys*, *Ostrea* и виды других родов). Много было **фораминифер** - *Miliolina*, *Borelis*, *Discorbis*, *Cibicides*, **Elphidium**, *Porosonion* и других. Жили здесь также мшанки (*Crisia*, *Diastopora*, **Tervia**, **Cellaria** и др.), встречались кораллы, **серпулы**, вблизи биогенных построек — морские ежи. На мягких **песчано-глинистых** осадках на глубинах до 50 м, при незначительной гидродинамике, несколько ухудшенном газовом режиме и пониженной солености (но не ниже 26‰) преобладали зарывавшиеся (*Linga*, *Acanthocardia*, **Gibbolucina**, **Solen**, реже *Pelecypora*, *Dosinia*, *Gastrana*) и **эпифаунные** (**Anadara**) сестонофаги — двустворки и **гастроподы** — сестонофаги *Turritella* и растительноядные *Cerithium*. Более редкими были хищные **гастроподы** (**натициды** и **букцииды**), **скафоподы** (*Dentalium*), **фораминиферы**, **остракоды**.

Широко были распространены органогенные постройки, основными каркасостроителями которых были известковые багряные водоросли *Lithothamnium*, а в качестве второстепенных элементов - мшанки (*Crisia*, *Cellaria*, *Scrupocellaria*, *Diastopora* и др.), кораллы (*Orbicella*, *Favia*), **гастроподы** *Vermetus*. Эти постройки возникали главным образом на твердых грунтах на границе мелководной и относительно глубоководной зон сублиторали, протягивались полосой значительной протяженности и представляли собой рифы барьерного типа. К ним были приурочены **рифолюбивые** моллюски, крабы, морские ежи (*Brissus*), **фораминиферы**, **остракоды**, **серпулы**. Среди двустворок наиболее распространенными были прикреплявшиеся биссусом, но способные передвигаться *Chlamys*, **биссусные** *Lima*, цементировавшиеся *Spondylus*, *Ostrea*, *Chama*, сверлильщики *Lithophaga*, *Gastrochaena*, **Jouannetia**, реже встречались биссусные прикреплявшиеся **Arca** и *Barbatia*, селившиеся в полостях *Coralliophaga*, цементировавшиеся *Plicatula* и многие другие. Из **гастропод** наиболее характерными были растительноядные *Haliotis*, *Fissurella* и хищные **Супраеа** и *Conus*. На **детритово-ракушечных** грунтах между **биогермными** постройками селились в основном двустворчатые моллюски - эпифаунные биссусные *Barbatia*, *Chlamys*, *Lima*, цементировавшиеся *Spondylus*, *Plicatula*, *Ostrea*, *Chama*, инфаунные *Dosinia*, *Saxolucina*; реже отмечались **Arca**, *Glycymeris*, *Cardita* и некоторые другие. Из **гастропод** наиболее частыми были

растительнойядные **Fissurella**, ? **Calliostoma**, ? **Cerithium**, реже **Naliotis**, сестонофаги **Calyptraea**, хищники **Conus** и **Cypraea**. Многочисленными были **фораминиферы**: **Elphidium**, **Cibicides**, **Discorbis**, **Miliolina** и другие. Встречались редкие крабы, морские ежи **Brissus** и черви **Serpula**. На **органогенно-обломочных** грунтах рифовых шлейфов главным образом селились **Chlamys**, частыми были **Ostrea**, реже **Pecten**, т.е. господствовали **эпифаунные** сестонофаги (Маслов, 1962, 1973; Бобринская и др., 1966; Саянов, Рошка, 1966; Саянов, 1968; Янакевич, 1969, 1973б, 1976, 1977, 1979а, б, 1987; Бобринская, Конькова, 1972; Волошина, 1973).

Сходные **биогермные** образования отмечаются в баденском море Румынии (**Ghiurca**, 1963) на глубинах от 10 до 100 м. Среди них выделены рифы, сложенные **литотамниевыми** водорослями — **Lithothamnium**, **Lithophyllum**, **Jania**, **Melobesia**, **Archeolithothamnium**, **Mesophyllum**, **мшанковые** биогермы, к которым приурочены **брахиоподы**, морские ежи, ракообразные, черви, фораминиферы и известковые водоросли; **биостромы**, построенные фораминиферами (**Heterostegina** и **Amphistegina**, обычно совместно с водорослями, мшанками и червями, биостромы, в которых основную роль играли черви **Ditropa**, а другие черви, фораминиферы и водоросли были сопутствующими формами, и коралловые постройки, встречающиеся редко. Со всеми этими структурами тесно связаны брахиоподы (**Argiope**, **Megathyris**, **Muehlfeldtia**, **Terebratula**), эпифаунные (**Macrochlamys**, **Flabellipecten**, **Neopycnodonte**, **Glycymeris**) и сверлящие (**Lithodomus**) двустворки, морские ежи (**Clypeaster**, **Scutella**, **Echinolampas** и др.), **декаподы** и **баланусы**.

Сарматские сообщества. В конце среднего миоцена Западный Паратетис объединился в один бассейн с Восточным, и в течение раннего и первой половины среднего сармата донные сообщества западной части Паратетиса были близки по экологическому и систематическому составу к восточным сообществам, хотя и имели некоторые отличия (Papp, 1956; Кудрин, 1966; Svagrovsky, 1971; Hinkulov et al., 1973; Kojumdgieva, 1976с, d; Studencka, 1985; Невеская и др., 1986; Pikija et al., 1989; Czapowski, Studencka, 1990; Pisera, 1991; Friebe, 1993).

Обобщая эти данные, можно сказать, что в раннем сармате в верхней сублиторали, на песчаных, илисто-песчаных и **детрито-ракушечных** грунтах обычно жили **инфаунные** сестонофаги **Ervilia** и **Obsoletiforma**, к которым иногда присоединялись **Logipes**, а в первой половине среднего сармата та же экологическая группировка была представлена **Maetra**, **Venerupis**, **Obsoletiforma** и другими родами. Наряду с двустворками в этой зоне жили многочисленные растительнойядные **гастроподы** — **Potamides**, **Gibbula**, **Mohrensternia** и др. На карбонатных илах в этой части сублиторали были широко развиты **водорослево-верметусовые** рифовые постройки, сформированные **кораллиновыми** водорослями **Lithophyllum** и **Lithothamnium** и **гастроподами-верметидами**, к которым присоединялись **серпулиды**, мшанки (**Schizoporella**, **Cryptosula**, **Membranipora**), инкрустирующие фораминиферы (**Nubecularia**). Из **двустворок** здесь селились **Venerupis**, **Maetra**, **Obsoletiforma**, **Planacardium**, **Kubanocardium**, **Musculus**, **Mytilaster**, а из **гастропод** - **Gibbula**, **Calliostoma**, **Dorsanum** и другие. На илистых грунтах более глубокой части сублиторали в раннесарматское время господствовали инфаунные **детритофаги** **Abra**, а в среднем сармате - инфаунные сестонофаги **Cryptomaetra** и **Inaequicostata**.

В конце первой половины среднего сармата западная часть Паратетиса (Паннонский бассейн) потеряла связь с остальной частью моря и превратилась в солонатоводное озеро, где развивалась эндемичная солонатоводная фауна, среди которой господствовали двустворки семейств кардии и дрейссенид - **инфаунных** и **эпифаунных сестонофагов**.

Особенно подробно сарматские донные сообщества западной части Паратетиса описаны **Е. Коюмджиевой** (Kojumdgieva, 1976с, d).

Лагунные сообщества известны только для среднесарматского времени, в них господствовали эпифаунные прикреплявшиеся биссусом сестонофаги **Congerina**,

более редкими были **инфаунные** сестонофаги - представители одного вида **Obsoletiforma**, а к зарослям водорослей были приурочены растительоядные гастроподы **Theodoxus, Melanopsis, Brotia**.

На **известково-детритовых**, песчаных, гравийных, **песчано-глинистых** с детритом грунтах мелководья (верхи верхней сублиторали) преобладали инфаунные сестонофаги: в начале раннего сармата **Ervilia** и **Obsoletiforma**, а во второй половине раннесарматского времени и в среднем сармате - **Venerupis**, **Maetra**, **Obsoletiforma**, **Plicatiforma**, **Ervilia** (только в раннем сармате). Из других родов, относившихся к этой же **этолого-трофической** группировке, во второй половине раннего сармата был обычным род **Inaequicostata**. Характерно было присутствие **инфаунных детритофагов** **Donax**, а из **эпифаунных сестонофагов** — **Mutilaster**. Присутствовали и хищные гастроподы **Dorsanum** и **Asteoscina**. В участках, заросших водорослями, были многочисленными растительоядные гастроподы - **Cerithium**, **Potamides**, **Gibbula**, **Calliostoma**, **Clithon** (в раннем сармате), **Barbotella** (в среднем сармате).

В раннесарматское время местами на мелководье возникали устричные банки из представителей **Crassostrea**, а в **среднесарматское** время - органогенные постройки из **кораллиновых** водорослей (**Melobesia**, **Lithophyllum**), мшанок, фораминифер (**Nubecularia**, **Ophthalmidium**), серпулид. К рифолюбам относились биссусом прикреплявшиеся **двустворки** **Mutilaster**, растительоядные гастроподы **Calliostoma**, **Cerithium**, **Pirenella**, фораминиферы **Elphidium**, **Quinqueloculina**, **Cibicides** и другие. Эти органогенные постройки были, как правило, приурочены к границе мелководной и относительно глубоководной зон.

В низах верхней (глубины свыше 40–50 м) и в нижней сублиторали на глинистых и **известково-глинистых** илах в условиях низкой гидродинамики сообщества имели очень обедненный состав: в раннесарматское время они состояли из инфаунных **детритофагов** (**Abra**) и сестонофагов (**Inaequicostata**), к которым в небольшом количестве присоединялись другие инфаунные сестонофаги — **Ervilia**, **Maetra**, **Venerupis**, **Obsoletiforma**, редкие **Plicatiforma**, а также редкие **эпифаунные** сестонофаги **Musculus**, а из **гастропод** — **детритофаги** **Hydrobia** и **Mohrensternia** и хищники **Asteoscina**.

В среднесарматское время **двустворки-детритофаги** исчезли, и в этой зоне моря распространились сообщества инфаунных сестонофагов, представленных эндемичными родами **Cryptomactra**, **Inaequicostata**, **Obsoletiforma**, **Plicatiforma**, а также **Venerupis**. Редко отмечались эпифаунные сестонофаги **Musculus**. Из гастропод встречались хищные **Asteoscina** и детритофаги **Hydrobia**. Вероятно, в этих условиях существовали и бесскелетные **илеоды**.

В позднесарматское время в этой части моря на территории Болгарии, которая принадлежала к Восточному Паратетису, в верхней сублиторали на всех типах грунтов жили инфаунные сестонофаги - представители рода **Maetra** и изредка встречались **Solen** (**Kojumdjieva**, 1976с, d).

Восточный Паратетис

Неогеновой истории бассейнов Восточного Паратетиса и их бентосной фауны были посвящены многие работы Н.И. Андрусова, Л.Ш. Давиташвили, **В.П.** Колесникова, **Б.П.** Жижченко, А.Г. Эберзина, Р.Л. Мерклина, В.Я. Дидковского, Л.А. Невесской, **Н.П.** Парамоновой, Л.Б. Ильиной, Л.С. **Белокрыса**, Г.Д. Харишвили, К.Г. Багдасарян, Г.А. Квалиашвили, И.Г. Тактакишвили, С.В. Попова, И.А. Гончаровой, Г.Д. Ананиашвили и ряда других исследователей. Подробную библиографию по этому вопросу можно найти в работах Л.А. Невесской и др. (1986), И.А. Гончаровой (1989), С.В. Попова, Ворониной, Гончаровой (1993).

Несмотря на резкие изменения характера бассейнов от относительно полносоленых до **солонатоводных**, в бентосе преобладали двустворчатые моллюски, характерными были гастроподы, **остракоды**, фораминиферы, мшанки (последние

две группы - кроме **солонатоводных** водоемов). К этим группам в условиях солёности близкой к нормальной прибавлялись морские ежи, кораллы, **брахиоподы**, но они составляли лишь незначительную часть **бентосной** фауны.

Рассмотрим донные сообщества различных зон **моря**, сменявшихся в течение времени.

Для опресненных прибрежных участков морей с нормальной солёностью или близкой к нормальной (лагуны, **придельтовые** районы) были характерны солонатоводные и морские наиболее эвригалитные двустворчатые моллюски: в начале раннего миоцена это *Corbula* и *Cerastoderma*, в тархане - *Rzehakia* и *Congeria*, в чокраке - *Ervilia*, *Congeria*, *Cerastoderma*, в раннеконкское время - *Ervilia*, *Loripes*, *Mastra*, *Parvivenus*, *Corbula*, относившиеся к **инфаунным** и **эпифаунным** (*Congeria*) **сестонофагам**. То же относится к **гастроподам**, **остракодам**, фораминиферам.

В бассейнах, имевших затруднённую связь с открытыми морями, и полуморских, а также в солонатоводных водоемах в лагунных сообществах также господствовали **инфаунные** и **эпифаунные сестонофаги**: *Ervilia*, *Loripes*, *Mastra*, *Parvivenus* и др. - в позднеконкском бассейне, *Congeria*, *Mastra*, реже *Musculus* - в среднесарматском, *Loripes* и *Venerupis* - в раннемэотическом, *Cerastoderma*, *Aktschagyilia*, *Dreissena* - в **акчагыльском**, *Pachydaena*, *Dreissena*, *Congeria* - в киммерийском и куяльницком водоемах. Характерными были растительноядные **гастроподы**: *Bitium* - в позднеконкском и мэотическом бассейнах, *Theodoxus*, *Viviparus* и др. - в плиоценовых. Для этой прибрежной зоны моря на всех этапах неогена были характерны сестонофаги (инфаунные и эпифаунные), растительноядные и детритофаги **и/или падалеяды** (**остракоды**, некоторые **фораминиферы**).

В верхней сублиторали относительно **полигалинных** морей (караджалгинское, сакараульское, ранне- и среднетарханское, раннечокракское, раннеконкское) на песчаных, **песчано-ракушечных**, **детрито-ракушечных**, алевритовых грунтах господствовали двустворчатые моллюски-сестонофаги, меньше было детритофагов, а также гастропод. Из других групп обычными были **бентосные** фораминиферы и остракоды. Так, в караджалгинском бассейне на песчаных грунтах его северо-западной части (Днепровско-Донецкая впадина) характерны были инфаунные (*Callista*, *Gibbolucina* и др.), **семиинфаунные** (*Glycymeris*) и эпифаунные (*Pteria*, *Cubitostrea*, *Pecten*, *Chlamys* и др.) сестонофаги, а из гастропод - растительноядные (*Xenopora*, *Hippochrenes*) и хищные (*Athleta*). На востоке (**Закаспий**) экологический состав сообществ был сходным: инфаунные (*Callista*, *Venus*, *Glossus* и др.), семиинфаунные (*Glycymeris*, *Atrina*), эпифаунные (*Isognomon* и др.) сестонофаги, а также инфаунные детритофаги (*Nucula*, *Nuculana*, **теллииды**). В южной закавказской части бассейна для **гравийно-песчаных** грунтов были характерны эпифаунные и семиинфаунные сестонофаги (*Arca*, *Barbatia*, *Isognomon*, *Cardita* и др.), а также инфаунные детритофаги (*Argoragia* и др.).

В сакараульском бассейне на грубых песках (Картлийская депрессия, Грузия) массовыми были инфаунные (*Parvicardium*, *Acanthocardia*, *Fragum*, *Arctica*, *Pholadomya*), семиинфаунные (*Glycymeris*), эпифаунные (**Anadara**) сестонофаги и представители многих других родов **двустворок**. На **песчано-алевритовых** грунтах (**Квезани**, Западная Грузия) также преобладали сестонофаги: инфаунные (*Callista*, *Lucinoma*, *Laevicardium*, *Scalaricardita*) и семиинфаунные (*Glycymeris*), но значительное распространение имели и инфаунные детритофаги (*Nucula*, *Nuculana*). На больших глубинах, но не более первых десятков метров на илесто-алевритовых грунтах северной половины бассейна родовой состав сообществ был другим: здесь обычно жили эпифаунные (*Palliolium* и др.) и инфаунные (**Plagiocardium**, *Eocrassatella*, *Goodalia* и др.) сестонофаги и детритофаги (*Nucula*, *Nuculana*). Из фораминифер в сакараульском бассейне на илесто-песчаных фунтах жили представители *Neobulimina*, *Polymorphina*, *Porosonion*, *Elphidium*, *Bolivina*, *Uvigerinella*, *Discorbis* и других, из остракод - **Pontocythere**, **Trachyleberis**, **Xestoleberis**, **Cytheretta** и др.

Судя по наличию теплолюбивых моллюсков, **караджалгинский** и особенно сакардальский бассейны были **тепловодными** (Gontcharova, Popov, 1990; Попов, Воронина, Гончарова, 1993; Попов и др., 1993).

Такие же **полимикстные** сообщества занимали песчаные и **песчано-илистые** с примесью ракуши грунты на глубинах до 50 м раннетарханского моря, где господствовало сообщество **эпифауных** строивших банки **Crassostrea**, характерными формами которого были **инфауные** (**Parvivenus**, **Pelecypora**, **Diplodonta**, **Panopaea**, **Acanthocardia** и др.), **эпифауные** (**Chlamys**, **Anadara**, реже **Ostrea**, **Neorupnodonte**) и эпифауные и/или **семиинфауные** (**Isognomon**) сестонофаги, а из гастропод здесь наиболее обычными были сестонофаги **Calyptraeva** и **Turritella** и растительнойядные **Cerithium**. Многочисленными были **эпибионтные** прираставшие **серпулиды** и мшанки. В среднем тархане при несколько пониженной солености это сообщество продолжало существовать, характерными в нем были **Acanthocardia** и **Pelecypora**, а наряду с этим сообществом на грубозернистых известковых песках на глубинах до 30 м было распространено сообщество **Lentipecten - Ervilia - Corbula**, в которое входили также **гастроподы** **Calyptraea** и **баланусы**. Из фораминифер в этой зоне сублиторали на **песчано-глинистых** грунтах, прилежавших к **устричными** банкам, жили **Rotalia**, **Globulina**, **Reussella**, **Quinqueloculina**, а дальше от берегов - **Quinqueloculina**, **Textularia** и другие. Среди остракод были характерны **Cytheridea**, **Pterigocythereis**, **Cytheretta**, **Pseudocytheridea**, **Eucythere** и другие (Багдасарян, 1970; Невеская и др., 1986; Гончарова, 1989).

К песчаным грунтам мелководий раннечокракского бассейна, сменившего тарханский, было приурочено сообщество, в которое входили эпифауные (**Anadara**, **Chlamys**, **Limaria**) и инфауные (**Parvivenus**, **Pitar**, **Acanthocardia**, **Parvicardium**, **Mastra**, **Ervilia**, **Lutetia** и др.) сестонофаги и инфауные детритофаги (**Donax**). На **песчано-ракушечных** грунтах отмечалось сообщество с преобладанием **Mytilus**. При развитии растительности было много растительнойядных гастропод **Cerithium** и **Gibbula**. Местами многочисленными были **падаляды** или детритофаги **нассарииды**, а также **полихеты** **Ditrupea**. На твердых и уплотненных грунтах верхней сублиторали были распространены растительнойядные гастроподы семейств трохид и **церитиид** (**Cerithium**, **Bittium**, **Potamides**), **Alabama** и **падаляды/детритофаги** **нассарииды**. На некоторых участках мелководий формировались банки из **Ostrea** и **Chlamys**, на раковинах которых часто селились прираставшие мшанки, **серпулы**, **баланусы**. Из других двустворок здесь жили эпифауные (**Pteria**, **Anadara**) и инфауные (**Venerupis**) сестонофаги, инфауные детритофаги **Nuculana**, из гастропод — **падаляды/детритофаги** **Nassarius** (Багдасарян, 1965; Невеская и др., 1986; Гончарова, 1989). В раннеконкомском бассейне на песчаных и ракушечных грунтах верхней сублиторали были распространены полимикстные сообщества, в которых резкого доминирования каких-либо видов не отмечалось, а характерными были инфауные (**Linga**, **Loripes**, **Clausinella**, **Venus**, **Ervilia**, **Parvicardium**, **Acanthocardia** и др.), **семиинфауные** (**Glycymeris**), **эпифауные** (**Anadara**, **Chlamys** и др.) сестонофаги; из гастропод обычными были растительнойядные и/или детритофаги **Aporrhais**, **Bittium**, **Gibbula**, растительнойядные **Terebralia**, **Cerithium**, **Potamides**, хищные **Natica** и **Polinices**, хищники и/или **падаляды** **Nassarius**. Среди фораминифер наиболее распространенными были **Borelis**, **Peneroplis**, **Spirolina**, **Melonis**, **Dendritina** и другие, а из остракод встречались **Trachyleberis**, **Leptocythere**, **Cytheridea** и др.

Местами на верхней сублиторали относительно **полигалинных** морей возникали **биогермные** постройки, **каркасостроителями** которых были мшанки (**Membranipora**, **Schizoporella** и др.), **литотамниевые** водоросли, серпулиды. В раннем чокраке к **серпулово-литотамниевым-мшанковым** биогермам были приурочены прираставшие (**Chama**, **Ostrea**) и прикреплявшиеся биссусом (**Pteria**, **Isognomon**, **Chlamys**, **Mytilus**, **Musculus**, **Mytilaster**, **Anadara**, **Lima**) двустворки, растительнойядные

и **детритоядные гастроподы** (*Gibbula*, *Urosalpinx* и др.), **падаляды нассарииды**, а в раннеконкское время на **литотамниевых** постройках жили *Chama*, *Ostrea*, *Mytilaster*, *Arca* и сверлильщики *Lithophaga* и *Gastrochaena*.

Верхняя сублитораль морей, имевших затрудненную связь с открытым морем (позднетарханское, позднеконкское, раннемэотическое моря), была занята сообществами, имевшими такой же этолого-трофический состав, что и в морях с соленостью, близкой к нормальной, но систематический состав был значительно обеднен.

В позднем тархане на мелководье господствовали **эвригалинные** сестонофаги *Ervilia*, *Corbula*, *Mastra*, реже встречались **эпифаунные** сестонофаги *Lentipesten*, *Neoruspodonte* и некоторые другие **двустворки**.

В позднеконкском бассейне на песчаных и ракушечных грунтах мелководья преобладали тоже **инфаунные** сестонофаги (*Parvivenus*, *Mastra*, *Loripes*, *Obsoletiforma*, *Acanthocardia*, *Ervilia*, *Venerupis*, *Corbula*) и детритофаги (*Donax*), из **гастропод** встречались растительоядные **Bittium**.

Донные сообщества раннемэотического водоема слагались немногочисленными **эвригалинными** видами. На **ракушечно-детритовых** и илесто-ракушечных грунтах мелководья было распространено сообщество *Mytilaster* — *Venerupis* — *Dosinia* - *Rissoa* - **Potamides**; господствующими в нем были эпифаунные **биссусные** сестонофаги *Mytilaster*, вероятно, образывавшие банки, растительоядные *Rissoa*, жившие на водной растительности, и *Potamides*, а также инфаунные сестонофаги *Venerupis* и *Dosinia*. На **песчаных**, илесто-песчаных и ракушечно-детритовых с примесью песка грунтах обычным было сообщество *Ervilia* — *Bittium*; господство в этом сообществе *Bittium* и иногда *Rissoa* говорит о развитии на этих участках моря водной растительности. Ограниченное распространение на ракушечно-детритовых грунтах имело сообщество *Loripes* - *Bittium*. Из фораминифер на мелководье раннемэотического моря были распространены **Protelphidium**, *Elphidium*, *Discorbis* и другие, а из остракод - **Leptocythere**, **Xestoleberis**, *Cyprideis*, **Loxosconcha**. На твердых грунтах (кора **мшанковых** позднесарматских **биогермных** построек) селились прикреплявшиеся биссусом *Mytilaster*; в трещинах и пустотах коры жили *Sphenia* и *Venerupis* и ряд растительоядных гастропод: **Alvania**, *Mohrensternia*, *Gibbula*. Редко встречались банки устриц, к которым были приурочены прикреплявшиеся биссусом *Mytilaster* и *Modiolus*, жившие в углублениях банок *Venerupis*, растительоядные гастроподы *Bittium*.

Еще более обедненный систематический состав имели донные сообщества верхней сублиторали практически замкнутых полуморских бассейнов (позднечокракский, караганский, сарматский, **акчагыльский**).

В позднечокракском бассейне на песчаных грунтах мелководий было распространено сообщество, состоявшее из **инфаунных** сестонофагов *Lutetia*, *Ervilia*, **Barnea** и **детритофагов** *Donax*; местами было много полихет **Ditrupea**. В **караганских** сообществах песчаных, **детритово-ракушечных** и илесто-песчаных грунтов преобладали немногие инфаунные сестонофаги: *Lutetia* - в раннем карагане, *Lutetia* и *Ervilia* — в среднем и **Barnea** - в позднем; из остракод в караганском бассейне жили *Cyprideis*, **Eucypris**, **Candona**, *Cyprinotus* и др.

В раннем сармате на песчаных, илесто-песчаных и ракушечно-детритовых грунтах верхней сублиторали было распространено сообщество инфаунных сестонофагов *Ervilia* — *Mastra* — *Obsoletiforma*, к которым местами присоединялись представители **Plicatiforma** и *Venerupis*, т.е. тоже инфаунные сестонофаги. В среднесарматском бассейне на таких же грунтах располагалось сходное сообщество: *Obsoletiforma* - *Mastra* - *Venerupis*. Среди фораминифер в этой зоне моря в ранне- и среднесарматское время преобладали **нониониды** и **эльфидииды** (*Nonion*, *Elphidium*, *Protelphidium*), а из остракод — *Trachyleberis*, *Leptocythere*, *Loxosconcha*, *Cyprideis*. Отдельные участки мелководья, вероятно, были покрыты

зарослями водной растительности, в частности **зостеры** и бурых водорослей, к которым были приурочены обраставшие мшанки и растительнойядные **гастроподы** (**трохиды** и др.) (Багдасарян, 1983).

В ранне- и среднесарматское время на территории Молдавии на границе относительно глубоководной и мелкоководной зон формировались органогенные постройки, в среднем сармате представлявшие барьерные рифы. Основными **каркасостроителями** в раннем сармате были **серпулы**, мшанки, реже - водоросли, а в среднесарматское время - инкрустирующие фораминиферы - нубекулярии, багряные водоросли - литотамнии (**Melobesia**, **Lithophyllum**) и мшанки (**Membranipora**, **Nitscheina**, **Schizoporella**). Из моллюсков к биогермам тяготели сестонофаги - прикреплявшиеся биссусом **Mytilaster**, **Musculus**, **Aviculocardium**, **Kubanocardium**. Многочисленными были растительнойядные гастроподы - трохиды. В рыхлый грунт между **биогермными** постройками зарывались сестонофаги **Venerupis** и **Obsoletiforma**. На мелководе этих же районов моря возникали небольшие постройки: в раннем сармате из мшанок, спирорбисов и водорослей, а в среднем сармате - из нубекулярии, цианобактерий и реже мшанок (Саянов, Рошка, 1966; Саянов, 1968). **Мшанковые** постройки из **Schizoporella**, **Diastopora**, **Pustulipora** и других существовали в среднесарматское время и в Керченском (Андрусов, 1909-1912; Вейс, 1988) и в Северокавказском (Багдасарян, 1979) районах.

В конце сармата состав бентоса резко обеднился: из **двустворок** на мелководе были распространены лишь представители рода **Maetra**, редко встречались глубоко зарывавшиеся сестонофаги **Solen**. Из других групп встречались редкие эвригалинные фораминиферы (**Ammonia**, **Elphidium**, **Nonion**, **Protelphidium**), представленные мелкими, часто уродливыми формами, и немногочисленные **остракоды** родов **Cyprideis**, **Xestoleberis**, **Leptocythere**, **Loxosconcha**. В отдельных районах **позднесарматского** моря формировались **мшанковые** постройки из **Membranipora**, которые имели характер кольцевых структур типа атолос в внутренней лагуны. Создание таких биогермов (**мшанковых холмов**) начиналось с формирования корковидных структур - скопления сросшихся в мелкие желваки колоний, иногда сливавшихся в слои или линзы. Наряду с мшанками в этих постройках участвовали цианобактерий. Затем возникало массивное неслоистое тело из сраставшихся изгибавшихся в разные стороны зоариев **Membranipora**, а на последней стадии развивались облекающие слои из концентрических тонкослоистых корок или толстой корки из сросшихся колоний мшанок. Формирование этих мшанковых биогермов происходило на мелководе при пониженной солености и достаточно высокой температуре вод (Журавлева и др., 1987, 1990; Вискова, 1988; Вейс, 1988).

В **акчагыльском** бассейне в составе **бентосных** мелкоководных сообществ преобладали двустворчатые моллюски — **инфаунные** сестонофаги **Cerastoderma** и **Aktschagylia**, наряду с которыми жили представители некоторых других родов семейств **кардийд** и **мактрид**, а также фораминиферы (**Elphidium**, **Nonion**, **Quinqueloculina**, **Cibicides**, **Bolivina** и др.) и остракоды (**Loxosconcha**, **Leptocythere**, **Eucypris** и др.).

Донные сообщества **солонатоводных** бассейнов (коцахурский, позднемэотический, понтический, киммерийский, куюльницкий, апшеронский, **чаудинско-гурийский**) состояли из представителей эндемичных солонатоводных родов, относившихся главным образом к семействам **Cardiidae** (**Eoprosodacna** - в коцахурском, **Plagiopodacna**, **Pontalmyra**, **Pseudocatillus**, **Lymnocardium**, **Phyllocardium** и др. - в понто-киммерийском, **Pachyodacna**, **Pontalmyra**, **Pseudocatillus**, **Lymnocardium** и др. - в куюльницком, **Hyrkania**, **Didacnoides**, **Apscheronia**, **Monodacna** - в апшеронском, **Digressodacna**, **Oidacna**, **Monodacna** — в чаудинско-гурийском), **Dreissenidae** (**Congerina**, **Dreissena**) и **Rzehakkiidae** (**Rzehakia**) - в коцахурском бассейне. Представители этих трех семейств принадлежали к **сестонофагам**. В коцахурском, позднемэотическом и раннепонтическом бассейнах наряду с эндемичными

солонатоводными родами были распространены крайне **эвригалинные** морские роды - *Cerastoderma*, *Parvicardium*, *Corbula*, *Siliqua* - в коцахурском, *Abra* - в позднемэотическом и **раннепонтическом**, *Parvivenus* - в раннепонтическом морях. Первые три рода и *Parvivenus* относились к **инфаунным сестонофагам**, а *Abra* - к детритофагам. **Гастроподы** в большинстве из этих бассейнов имели подчиненное значение и были представлены также солонатоводными формами: *Melanopsis* и *Theodoxus* - в коцахурском, *Pseudamnicola*, *Theodoxus*, *Pontohydrobia*, *Caspihydrobia*, *Turricaspia* - в позднемэотическом, *Valenciennius*, *Viviparus* - в понтическом, *Streptocerella*, *Turricaspia*, *Theodoxus* и другие — в апшеронском водоемах. Весьма разнообразными и многочисленными были **остракоды**: в коцахуре - *Cytheridea*, *Pterigocythereis*, *Pseudocytheridea*, в позднем эотисе - *Leptocythere*, *Loxosconcha*, *Cyprideis*, *Candona* и др., в понтическо-чаудинском бассейнах — *Pontoniella*, *Bakunella*, *Caspiolla*, *Leptocythere*, *Loxosconcha*, *Trachyleberis* и др., в апшеронском водоеме - *Caspiolla*, *Leptocythere*, *Loxosconcha* и другие. Состав фораминифер был крайне обеднен: *Saccamina* - в коцахурском, немногочисленные *Quinqueloculina*, *Elphidium*, *Ammonia* - в позднемэотическом и понтическом бассейнах.

Таким образом верхняя часть верхней сублиторали в морях Восточного Паратетиса различного типа была занята зоной подвижных **сестонофагов**. В морях с нормальной соленостью в сообществах этой зоны преобладали **инфаунные сестонофаги** с развитыми сифонами (**венериды, кардииды, трацииды, мезодесматиды, корбулиды**, некоторые **арктициды**), без сифонов (**арциды, кардитиды**) и с вводной слизистой трубкой (**люциниды**). Меньшее значение имели инфаунные **детритофаги (донациды, теллиниды)**, иногда питавшиеся как сестонофаги (**теллиниды**), и прикреплявшиеся **биссусом** сестонофаги (некоторые **пектиниды**, арциды, кардииды, кардитиды). Близкий экологический состав сообществ зоны подвижных сестонофагов был и в бассейнах с соленостью, отклонявшейся от **нормальной**, т.е. и здесь преобладавшими формами были инфаунные сестонофаги, более редкими - **эпифаунные** сестонофаги и инфаунные детритофаги (последняя группа отсутствовала в **солонатоводных** бассейнах). Зона неподвижных сестонофагов, приуроченная к прибрежному мелководью - каменистым и галечным грунтам и зарослям прибрежной растительности, как правило, плохо отражена в ископаемой летописи. К этой зоне относились устричные банки из представителей *Crassostrea* (**тарханский** и раннесарматский бассейны) и *Ostrea* (чокракский и раннемэотический бассейны), на этих банках жили прикреплявшиеся биссусом эпифаунные сестонофаги (**митилиды, пектиниды**), **сестонофаги-сверлильщики** (*Lithophaga*, *Pholas*, *Gastrochaena*) и жившие в углублениях банок сестонофаги (*Sphenia*, *Coralliophaga*, *Hiatella*, некоторые **Venerupis**). Кроме устричных банок, в эту зону входили поселения прикреплявшихся биссусом сестонофагов — митилид в морских бассейнах и дрейссенид в солонатоводных водоемах. К зоне твердых грунтов верхней сублиторали были приурочены растительные **гастроподы** - *Gibbula*, *Bittium* и другие.

В нижней части верхней сублиторали на илисто-песчаных грунтах сообщества были менее разнообразны, и в морских бассейнах с нормальной или умеренно пониженной соленостью, кроме **инфаунных** сестонофагов, содержали **эпифаунных** подвижных и прикреплявшихся биссусом сестонофагов (пектиниды, **лимиды**, митилиды) и неподвижно прикрепленных (**Neorupnodonte**) и инфаунных детритофагов (**нукуланиды, нукулиды, теллиниды, семелиды**). Из гастропод здесь обитали детритофаги, хищники и **падаляды (апорраиды, натициды, нассарииды, опистобранхии)**. Из фораминифер были характерны представители **миллиолид, нонионид, пенероплид** и других семейств.

В полуморских с сильно пониженной соленостью и солонатоводных бассейнах в этой зоне селились почти исключительно инфаунные сестонофаги; эпифаунные сестонофаги были редкими, а детритофаги вообще отсутствовали.

Достаточно редкими были **гастроподы**, а **фораминиферы** - обычными. Так, в сарматском (ранне- и **средне-**) бассейне в этой зоне отмечался комплекс, в который входили **нониониды**, **эльфидииды** и **милиолиды**, особенно богато представленные в среднем сармате (**Nonion**, **Elphidium**, **Protelphidium**, **Quinqueloculina**, **Articulina**, **Dogielina** и др.).

Илистые грунты при солености близкой, к нормальной, были заняты сообществами, в которых господствовали двустворки; из других групп были характерны фораминиферы. В **караджалгинском** бассейне среди двустворок преобладали **эпифаунные** способные плавать (**Palliolum**, **Lentipecten**) и **инфаунные** (**Nemocardium** и др.) сестонофаги, а из фораминифер в этой зоне встречались **Rotalamina**, **Naplophragmoides**, **Uvigerinella** и др.

В сакараульском бассейне в этих условиях были распространены инфаунные детритофаги (**Nucula**, **Nuculana**, **Angulus**) и эпифаунные подвижные сестонофаги - **пектиниды** (**Palliolum**, **Lentipecten**), более редки были инфаунные сестонофаги (**Siliqua**, **Hiatella**, **Parvicardium**), а среди фораминифер характерны были **Neobulimina**, **Bulimina**, **Bolivina**, **Naplophragmoides** и другие.

В тарханском море на известковых илах нижней сублиторали — псевдоабиссали с глубинами более **100–150 м** сначала существовало сообщество **инфаунных детритофагов** **Nucula** — инфаунных сестонофагов **Rzehakia**, в которое входили еще инфаунные детритофаги - **Abra**, **Donax**, **Nuculana** и сестонофаги (**Corbula**) и гастроподы: **Aporrhais** (**сестонофаги/детритофаги**), **Nassarius** (**падаляды/хищники**) и **Polinices** (**хищники**), а в среднетарханское время было распространено сообщество **Neorupnodonte** - **Lentipecten** - **Nucula**, в составе которого были эпифаунные сестонофаги **Neorupnodonte** и **Lentipecten**, инфаунные детритофаги **Nucula** и **Abra**, инфаунные сестонофаги **Corbula** и гастроподы - сестонофаги/детритофаги **Aporrhais** и хищные **Polinices**. В наиболее же глубоководных участках отмечалось сообщество **Abra** — **Nuculana** - **Thyasira** с сопутствующими **Nucula**. Наряду с моллюсками жили многочисленные фораминиферы родов **Quinqueloculina**, **Sigmoilina**, **Spiroloculina**, **Florilus**, **Lagena**, **Bulimina** и других и **остракоды** - **Cytheridea**, **Cythereis**, **Cytheretta**, **Pseudocytheridea**, **Loxosoncha**. Такое же сообщество было развито в глубоководных участках (до 150-200 м) позднетарханского и раннечокракского бассейнов. Кроме руководящих инфаунных детритофагов (**Nuculana**, **Abra**) и сестонофагов (**Thyasira**), здесь жили многочисленные инфаунные сестонофаги **Corbula**, **Ervilia**, **Cuspidaria**, **Parvicardium**, **Cultellus** и редкие эпифаунные **Pteria**; встречались древоточцы **Xylophaga**, вероятно, селившиеся в остатках древесины, опустившихся на дно. Кроме двустворок в сообщество входили фораминиферы (**Quinqueloculina**, **Sigmoilina**, **Spiroloculina**, **Articulina**, **Florilus** и др.) и остракоды (**Cytheridea**, **Cythereis**, **Cythere**, **Loxosoncha**). В этом сообществе преобладали инфаунные и эпифаунные сестонофаги и инфаунные детритофаги, а хищники и **падаляды** имели меньшее значение, растительные же формы отсутствовали. При ухудшении кислородного режима сестонофаги исчезали, и оставались лишь детритофаги (Мерклин, 1969).

В раннеконкском бассейне к нижней сублиторали были приурочены детритофаги **Abra** и сестонофаги **Ervilia**, тонкостенные мелкорослые фораминиферы родов **Bulimina**, **Bolivina**, **Virgulina**, **Uvigerina** и остракоды **Cytheridea**, **Cythereis** и другие.

В полуморских бассейнах типа сарматского сообщества моллюсков нижней сублиторали были сложены **инфаунными** и **эпифаунными сестонофагами**, обычно представленными эндемичными родами, тогда как инфаунные детритофаги (**Abra**) могли вообще **отсутствовать**. Характерными были остракоды **Cythere**, **Cythereis**, **Loxosoncha**, **Xestoleberis**.

В караганском бассейне на глубинах моллюски вообще отсутствовали; здесь отмечались лишь остракоды (**Xestoleberis**, **Loxosoncha**, **Plyocypris** и др.) и редкие мелкие угнетенные фораминиферы родов **Discorbis**, **Ammonia**, **Cassidulina**.

Что касается **солонатоводных** водоемов, в них в этой зоне моллюски либо вообще отсутствовали, либо были представлены только **сестонофагами** - двустворками, в том числе и **эпифаунными** (**дрейссениды**), а также гастроподами (так в позднемэотическом водоеме здесь жили детритофаги *Caspiohydrobia*, *Pontohydrobia*, *Turgicaspia*), характерными формами были **остракоды**.

Итак, нижняя сублитораль была занята в морских бассейнах Паратетиса зоной **инфауных** детритофагов, к которым, в **качестве** сопровождающих форм, присоединялись подвижные способные плавать **эпифаунные** сестонофаги и в небольшом количестве **инфаунные** сестонофаги. В полуморских и солонатоводных водоемах **двустворки-детритофаги отсутствовали**, и сообщества моллюсков здесь были сложены только сестонофагами — **инфаунными** и эпифаунными, а при ухудшенном кислородном режиме вообще отсутствовали.

Следовательно в неогеновых бассейнах Паратетиса, которые имели нормальную соленость, существовала трофическая зональность, характерная для современных морей: от берега к открытому морю располагались зоны неподвижных сестонофагов, подвижных сестонофагов и собирающих (сортирующих) детритофагов, в составе которых основную роль играли моллюски — двустворчатые и гастроподы.

Во всех рассмотренных практически замкнутых полуморских и солонатоводных бассейнах хорошо были представлены только сообщества моллюсков, относившихся к зоне подвижных сестонофагов, а в остальных зонах эти сообщества иногда совсем отсутствовали. Так, в позднесарматском и **раннеакчагыльском** водоемах не было сообществ, входивших в зоны неподвижных сестонофагов и собирающих детритофагов, а в солонатоводных плиоценовых бассейнах к биотопам, занятым в морских бассейнах зоной собирающих детритофагов, были приурочены сообщества, состоявшие из неподвижных и подвижных сестонофагов.

Дальневосточные моря

В неогеновых морях района Сахалина (Жидкова и др., 1968, 1974; Волошинова, Леоненко, 1978) в **лагунах**, где соленость была несколько пониженной, а грунты илисто-песчаными, жили двустворчатые моллюски родов *Corbula*, *Ostrea*, *Crenomytilus*, из **гастропод** растительной Cerithiopsis; встречались и другие более редкие двустворки и гастроподы. Среди фораминифер обычными были *Miliammina*, *Trochammina*, *Arenoparella* и представители некоторых других родов. Для илисто-песчаных грунтов прибрежного мелководья были характерны двустворки-сестонофаги *Ostrea*, *Crenomytilus*, *Chlamys*, *Modiolus*, *Mya*, *Macra*, *Spisula*, *Swiftopecten*, *Fortipecten*, *Liocuma*, *Serripes* и многие другие. На илистых грунтах многочисленными были инфаунные детритофаги (*Yoldia*, *Nuculana*) и сестонофаги (*Thyasira*). На песках жили плоские морские ежи **Echinarachnius**. Из гастропод часто встречались хищные **Buccinum**, *Tectonatica*, *Polinices*, *Neptunea*, **Plicifusus**, *Epitonium* и растительной Littorina, *Asmaea* и другие.

В раннем миоцене на **песчано-алевритовых** осадках низов верхней сублиторали Западно-Сахалинского бассейна господствующими формами донных сообществ были инфаунные сестонофаги (*Thyasira*, *Mya*, **Laternula**) и детритофаги (*Acilana*, *Acila*, **Malletia**, *Nuculana*, *Solemya*, *Macoma*), реже эпифаунные сестонофаги (*Mytilus*, *Mizuhopecten*). Второстепенными были другие двустворки - *Yoldia*, **Peronidia**, *Delectopecten*, *Limatula* и **скафоподы** **Dentalium**.

В Восточно-Сахалинском и Северо-Сахалинском бассейнах в раннемиоценовое время на песчано-алевритовых грунтах с примесью вулканогенного материала в низах верхней сублиторали были распространены инфаунные детритофаги (*Macoma*, *Nuculana*, *Acilana*, **Crassoleda**, *Malletia*) и сестонофаги (*Laternula*, *Mya*, **Clinocardium**, *Thyasira*).

На открытом шельфе в районе Курил в это время на верхней сублиторали

жили **эпифаунные** (Chlamys, Mytilus), **семиинфаунные** (Modiolus), **инфаунные** (*Nemocardium*, Mya, Spisula, Pitar, Thracia) двустворки и **хищные гастроподы** *Apicistrolepis*.

В среднем миоцене - начале позднего миоцена в Северо-Сахалинском бассейне в зоне верхней сублиторали на глинисто-песчаных грунтах жили главным образом двустворчатые моллюски, слагавшие сообщества, в которых руководящими формами были инфаунные **детритофаги** *Nuculana*, *Yoldia* (*Cnestrium*), *Ennucula*, *Macoma* и инфаунные **сестонофаги** *Liocuma*, **Сруптомыа**, *Spisula*, **Serripes**; другие двустворки встречались реже.

В Западно- и Восточно-Сахалинском бассейнах в среднемиоценовое время на песчаных осадках верхней сублиторали преобладали двустворки: инфаунные сестонофаги (*Chione*, **Cyclocardia**, *Thyasira*, **Profulvia**, *Serripes*, *Mya*, *Spisula*) и детритофаги (*Ennucula*, **Acila**, *Nuculana*, *Yoldia*, *Macoma*) и гастроподы: хищные (*Tectonatica*), **падаляды** (*Nassarius*) и растительноядные (*Strepidula*). На **песчано-алевритовых** и **песчано-глинистых** грунтах руководящими формами донных сообществ были **инфаунные** (*Thyasira*, *Spisula*, *Serripes*, *Pitar*) и эпифаунные (*Mizuhopecten*, **Arca**, *Ostrea*) сестонофаги и инфаунные детритофаги (*Acila*, *Nuculana*, *Yoldia*, *Macoma*, *Peronidia*), которые сопровождалась другими различными экологически двустворками - *Anadara*, *Mytilus*, **Crenomytilus**, **Swiftopecten**, **Glycymeris**, *Cyclocardia*, *Clinocardium* и другими. Встречались **скафоподы** *Dentalium*, морские ежи **Echinarachnius**.

Сходный состав **среднемиоценовых** донных сообществ верхней сублиторали отмечался в районе Курильской гряды - инфаунные сестонофаги *Serripes*, *Clinocardium*, **Nemocardium**, *Profulvia*, *Spisula*, *Mastra*, *Mya*, *Cyclocardia*, *Liocuma* и другие и эпифаунные сестонофаги *Mizuhopecten*.

В позднем миоцене в Северо-Сахалинском бассейне на песчаных грунтах верхней сублиторали в сообществах господствовали инфаунные сестонофаги (*Liocuma*, *Serripes*, *Spisula*, *Siliqua*) и детритофаги *Yoldia* (*Cnestrium*), а также морские ежи *Echinarachnius*, а на **песчано-алевритово-глинистых** - еще сестонофаги *Thyasira* и *Cyclocardia* и детритофаги *Macoma* и *Ennucula*, встречались и другие двустворки - *Mytilus*, *Musculus*, *Mya*, *Cryptomya*.

На таких же грунтах в Западно- и Восточно-Сахалинском бассейнах в это же время были распространены сходные сообщества с руководящими **инфаунными сестонофагами**: *Cyclocardia*, *Profulvia*, *Serripes*, *Clinocardium*, *Spisula*, *Liocuma* и детритофагами *Acila*, *Nuculana*, *Yoldia*, *Solemya*, *Megayoldia*, *Macoma*; в качестве сопутствующих форм встречались инфаунные (*Thyasira*, *Mya*), эпифаунные (*Mytilus*, *Mizuhopecten* и др.), семиинфаунные (*Modiolus*) сестонофаги и инфаунные детритофаги - *Peronidia* и другие - из **двустворок**, хищные (*Tectonatica*, **Polinices**, *Neptunea*, *Epitonium*, *Buccinum*) и растительноядные гастроподы, скафоподы (*Dentalium*), черви *Spirorbis* и **Serpula**.

В районе Курил на песках открытого мелководного шельфа в позднемиоценовое время располагались сообщества *Chlamys* - *Spisula* и *Chlamys* - *Macoma*, в которых часто встречались семиинфаунные сестонофаги *Glycymeris*, эпифаунные *Mizuhopecten*, *Limatula* и другие более редкие, инфаунные **Astarte**, *Cyclocardia*, *Serripes*, **Clinocardium**, *Liocuma*; детритофаги были редкими. Отмечалось присутствие хищных **гастропод** - *Neptunea*, *Buccinum*, **Plicifusus**, **Trichotropis**.

В плиоцене на песчано-глинистых грунтах верхней сублиторали Восточно-Сахалинского бассейна руководящими формами донных сообществ были эпифаунные сестонофаги **Fortipecten** и *Anadara* и инфаунные сестонофаги (*Pseudomastra*, *Spisula*, *Mya*) и детритофаги *Yoldia* (*Cnestrium*). Характерными были также инфаунные и эпифаунные сестонофаги *Glycymeris*, *Mizuhopecten*, *Swiftopecten*, *Cyclocardia*, *Clinocardium*, *Serripes*, *Pitar*, *Dosinia*, **Liocuma**, *Siliqua*, *Cryptomya*, *Panomya* и другие, более редкими были инфаунные детритофаги - *Acila*, *Nuculana*, *Yoldia*,

Megayoldia, Peronidia, Macoma, **Sanguinolaria**, а также **баланусы**, мшанки, брахиоподы, трубчатые черви. Из **гастропод** встречались хищные (Tectonatica, Polinices, Buccinum, Neptunea и др.), растительоядные (**Littorina**), **сестонофаги** (**Turritella**).

В районе Курил на песчаных грунтах с большим количеством вулканогенного материала плиоценовые сообщества состояли из сестонофагов – **эпифаунных** (Chlamys, Mizuhopecten, **Crenomytilus**) и **инфаунных** (**Serripes**, **Clinocardium**, **Astarte**, **Liocyma**, Mya, Hiattella) и многих других, а также морских ежей Echinarachnius. Реже встречались **инфаунные** детритофаги (**Ennucula**, **Acila**, **Yoldia**, Macoma). Частыми были **гастроподы** - хищные (Buccinum, Neptunea, **Tectonatica**, Plicifusus и др.) и растительоядные (**Terebralia**, Littorina и др.).

Повсюду к верхней сублиторали были приурочены **фораминиферы** (Elphidium, Cassidulina, **Quinqueloculina** и др.).

В сообществах нижней сублиторали в условиях низкой гидродинамики в раннем миоцене в дальневосточных морях на **кремнисто-алевритово-глинистых** грунтах были распространены инфаунные детритофаги (Nuculana, Yoldia, Megayoldia, Saccella, Malletia, Acilana, Solemya) и сестонофаги (Clinocardium, Cyclocardia, **Laternula**, Lucinoma), **эпифаунные** способные плавать Delectopecten и **биссусные** Crenella и Mytilus, из гастропод – **Margarites**.

В среднем миоцене на таких же грунтах нижней сублиторали Северо-Сахалинского бассейна сообщества имели сходный с **раннемиоценовым** состав: руководящими в них были Delectopecten, Cyclocardia, Lucinoma, Solemya, Nuculana, Saccella, Yoldia, Malletia; сопутствующими – Acilana, Limatula и др. Близкими по составу сообщества были развиты в нижней сублиторали моря в районе Курил, в них господствовали инфаунные детритофаги Nuculana, Megayoldia, Yoldia, Acila, Malletia, Ennucula, Macoma, Tellina, Solemya) и сестонофаги (Thyasira), а также эпифаунные, способные плавать Delectopecten и Limatula.

В позднем миоцене в Северо-Сахалинском бассейне на песчано-алевритово-**глинистых** грунтах нижней сублиторали были распространены сообщества Nuculana - Megayoldia - Macoma, Megayoldia, Thyasira - Neptunea, **Ennucula** - Liocyma, Nuculana - Saccella - Yoldia - Malletia, т.е. преобладали также инфаунные детритофаги и сестонофаги и многочисленными были хищные гастроподы Neptunea. На глинистых илах располагалось сообщество Crassoleda - Acilana - Limopsis, в которое входили и другие двустворки - сестонофаги и детритофаги (Thyasira, Delectopecten, Cyclocardia, **Clinocardium**, Limatula, **Crenella**, Panopea, Laternula, Acila, Nuculana, Solemya) и детритофаги Dentalium (**скафоподы**).

В Западно-Сахалинском и Восточно-Сахалинском бассейнах в это же время нижняя сублитораль с **кремнисто-алевритово-глинистыми** илами была занята сообществами, в которых господствовали инфаунные детритофаги (Nuculana, Malletia, Megayoldia, Macoma, Solemya) и сестонофаги (Lucinoma, Thyasira), а также эпифаунные могущие плавать Delectopecten и Lima; из других двустворок встречались детритофаги Ennucula, Acila, Nuculana (Borissia), Acilana, Crassoleda, Yoldia, Solemya, Sanguinolaria, сестонофаги Mya, Limatula, из гастропод были характерны хищники Tectonatica и Buccinum. Встречались скафоподы Dentalium и губки. К нижней сублиторали были приурочены фораминиферы Cyclammina, Bathysiphon, Uvigerina, Epistomella, Plectina, реже некоторые Cassidulina и глубоководные виды **Haplophragmoides** (Жидкова и др., 1968, 1974).

Донные сообщества неогеновых морей, располагавшихся на территории Камчатки, изучены недостаточно, и практически данные о составе сообществ моллюсков имеются только для Западнокамчатского бассейна второй половины среднего миоцена. Здесь в этолонское время на **песчано-гравийных** осадках верхов верхней сублиторали были распространены двустворки - сестонофаги: эпифаунные Mytilus и Chlamys, **семиинфаунные Modiolus** и **Glycymeris**, неглубоко зарывавшиеся Securella, а также баланусы. Несколько глубже на песчаных и

алевритовых грунтах преобладали те же экологические группировки - Chlamys, Anadara, Glycymeris, Macrocyclista, Securella, а также глубоко зарывавшиеся Mya. Из гастропод были обычными **инфаунные** сестонофаги Turritella и хищники Neptunea. Встречались **брахиоподы** и морские ежи. В условиях относительно спокойной гидродинамики на алевритовых грунтах господствовали инфаунные сестонофаги (Mya) и детритофаги (Acila, Nuculana, Macoma). В районе Восточной Камчатки общее распространение этолого-трофических группировок было сходным: на песчаных, гравийных, галечных грунтах мелководья (до глубины 50 м) селились главным образом двустворки: **сестонофаги – эпифаунные** Mytilus, Swiftopecten, Arca, **семиинфаунные** Glycymeris, инфаунные Securella, Protothaca, Macra, Spisula, Clinocardium, Mya, а детритофаги (Tellina, Macoma) играли незначительную роль. Жили здесь также хищные **гастроподы** (Polinices, Neptunea), много было **баланусов**. В нижней сублитерали на глинистых илах, при некотором дефиците кислорода, были распространены инфаунные детритофаги - Acila, Nuculana, Yoldia, Malletia, Tellina, Macoma, тогда как сестонофаги были значительно более редкими (Mya, Thyasira); встречались хищные гастроподы (Sipho, Polinices, Plicifusus) (Гладенков, 1969, 1972; Салин, 1972).

Для неогеновых **дальневосточных** морей было характерно, что систематический состав живших в них моллюсков значительно менялся в зависимости от климатических колебаний: в теплые периоды (конец раннего — начало среднего миоцена) **тепловодные** виды заходили далеко на север, тогда как во время похолодания второй половины неогена основную роль в малакофауне дальневосточных морей играли **бореальные** виды (Голиков, 1985; Талденкова, 1990; Marinovich, 1990).

Моря Японии и Кореи

Моря, прилежавшие к побережьям Японии и захватывавшие часть ее территории, в неогене относились к разным биогеографическим подразделениям, причём их принадлежность могла меняться в течение времени. Бассейны тихоокеанского побережья юго-западной Японии в течение всего неогена принадлежали к тропическо-субтропической области, море в районе о-ва Хоккайдо — к бореальной, тогда как моря, располагавшиеся между этими регионами, в периоды потеплений или господства теплых течений (в частности, в конце раннего - начале среднего миоцена) входили в состав тропическо-субтропической области, а в остальное время — относились к бореальной области.

В зависимости от этих изменений менялся и систематический состав бентоса (Chinzei, Iwasaki, 1967; Chinzei, 1978, 1984; Iwasaki, 1970; Ogasawara, Naito, 1983; Ogasawara, 1986a; Yoshida, 1987; Tomida, 1989; Ueda, 1991; Amano, Kanno, 1991; Kikuchi et al., 1991; Suzuki et al., 1992).

В **тропическо-субтропических** морях в миоцене у берегов были развиты мангровые болота, и на прибрежном мелководье **бентосные** сообщества состояли главным образом из **двустворок - эпифауных** (Crassostrea) и **инфауных** (Vasticardium, Felaniella) **сестонофагов** и гастропод - растительноядных Vicarya, Tateiwaia, Telescopium, Littorinopsis; меньшее значение имели инфаунные сестонофаги - Phacosoma, Solidicorbula, Saxolucina, Geolina и др.), хищные гастроподы Conus, Globulina, растительноядные Turbo (Chinzei, 1984; Ueda, 1991).

В открытых заливах северо-востока Хонсю раннего и начала среднего миоцена последовательность сообществ по направлению от берегов и внутренней зоны к открытой части заливов была близкой в течение всего неогена (Chinzei, 1967, 1978, 1984).

В такого типа заливе (район **Коттой**) в приливно-отливной зоне на песчано-илистых грунтах жили многочисленные растительноядные гастроподы Batillaria и располагались банки устриц Crassostrea. На песках мористее устричных банок господствовали инфаунные (Dosinia, Pitar, Lucinoma и др.) и семиинфаунные (Glycymeris) сестонофаги, а мористее, на илах — инфаунные сестонофаги (Cyclocardia,

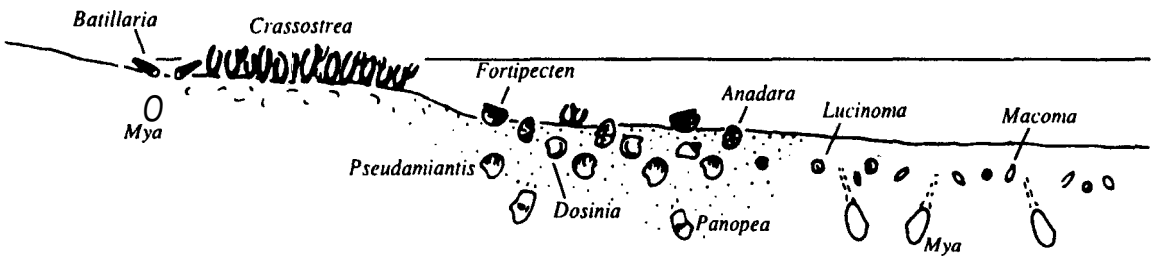
Cultellus) и **детритофаги** (*Angulus*, *Acila*, *Saccella*). Для илистых грунтов открытого шельфа были характерны **инфаунные** детритофаги (*Portlandia*, *Macoma*) и сестонофаги (*Periploma*).

В среднемиоценовом бассейне Кадонозава (рис. I.5.7A), представлявшим тоже такого характера залив в пределах приливно-отливной зоны, по-видимому, развились заросли водной **растительности**, к которым были приурочены растительноядные **гастроподы** *Batillaria* и *Vicarya* и двустворки - инфаунные детритофаги (*Macoma*, *Soletellina*) и **сестонофаги** (*Saxolucina*, *Cyclina*), а также хищные гастроподы (*Ringicula*, *Polinices*). Мористее формировались банки из устриц *Crassostrea*, с которыми были связаны инфаунные сестонофаги **Compsomyax** и **Panopea** и хищные гастроподы *Polinices*. На илисто-песчаных грунтах открытой части залива было развито сообщество *Anadara*, для которого были характерны сестонофаги - **семиинфаунные** *Anadara* и *Glycymeris*, инфаунные неглубоко зарывавшиеся *Dosinia*, *Tapes*, *Compsomyax*, **Clinocardium** и глубоко зарывавшиеся *Panopea* и **Solen** и хищные гастроподы *Polinices*. Вблизи входа в залив на песчаных илах располагалось сообщество *Macoma* — *Lucinoma*, в которое, кроме **инфаунных** детритофагов (*Macoma*) и **сестонофагов** (*Cultellus*, *Lucinoma*), входили **эпифаунные** (*Mizuhopecten*) и **семиинфаунные** (*Anadara*) сестонофаги.

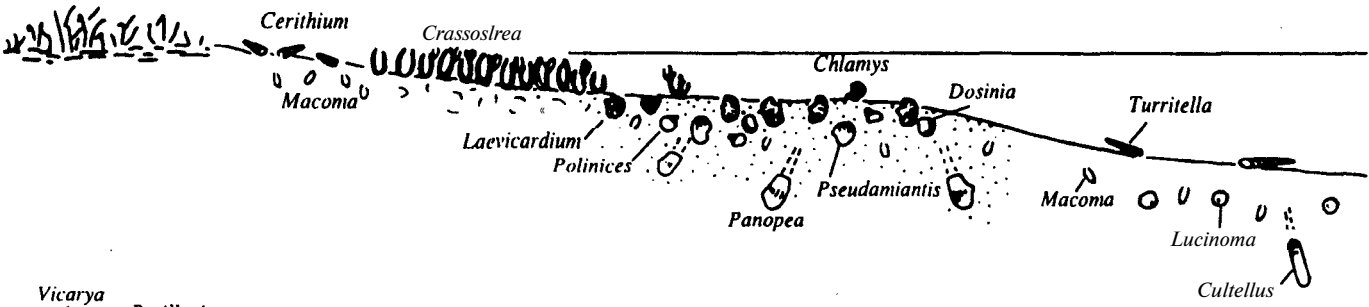
В ранне-среднемиоценовое время моря, прилегавшие к Корейскому п-ову и занимавшие частично его территорию, относились к тропической зоне. Илистые побережья заливов этого моря были заняты зарослями мангровой растительности, с которыми были связаны растительноядные (*Vicarya*, *Cerithideopsilla*, **Batillaria**, **Teinostoma**), реже хищные (*Chicoreus*), гастроподы и двустворки - сестонофаги семиинфаунные, инфаунные и эпифаунные (*Anadara*, *Striarca*, *Trapezium*, *Crassostrea*). В приливно-отливной полосе и на прибрежном мелководье на илистых грунтах жили устрицы *Crassostrea* и другие двустворки - сестонофаги (эпифаунные *Striarca*, инфаунные *Protothaca*, *Dosinia*, *Trapezium*, *Felaniella*, *Solen*, *Megaxinus*), а также многочисленные растительноядные гастроподы (*Cerithideopsilla*, *Batillaria*, *Vicarya*, **Vicaryella**, **Tatewaia**) и сестонофаги (*Calyptraea*). Для илисто-песчаных грунтов прибрежного мелководья было характерно сообщество **Felaniella** — *Dosinia*, в которое входили разнообразные сестонофаги — двустворки: эпифаунные **Chlamys**, *Crassostrea*, *Mytilus*, инфаунные *Felaniella*, *Dosinia*, *Trapezium*, *Ruditapes*, *Microcirce*, *Vasticardium*, **Lutraria**, сверлильщики *Lithophaga*, а также растительноядные гастроподы (*Vicaryella*, *Tatewaia*). На песчаных грунтах этой же зоны жили многочисленные **пектиниды** *Chlamys* и более редкие *Crassostrea*, *Dosinia*, *Felaniella*, *Solen* и др. Песчаные грунты открытого шельфа были заселены также главным образом **инфаунными** сестонофагами - преобладали *Pitar*, *Felaniella*, *Veremolpa*, вместе с которыми встречались *Dosinia*, *Paphia*, *Clementia*, *Cyclina*, *Vasticardium*, *Thracia*, *Solen*, реже эпифаунные сестонофаги (**Anomia**, **Barbatia**, *Crassostrea*) и редкие детритофаги (*Saccella*, *Macoma*), а также гастроподы - сестонофаги *Calyptraea*, *Crepidula*, **Turritella** и хищники *Siphonella*. На глинистых илах открытого шельфа господствовали инфаунные детритофаги (*Yoldia*, *Portlandia*, *Nuculana*, *Macoma*) и сестонофаги (*Cultellus*, *Lucinoma*, **Conchocele**), а также способные плавать пектиниды (*Delectopecten*, **Propeamussium**) (Lee, 1992).

На песчаных грунтах мелководий у открытых берегов северо-востока Японии в среднем миоцене преобладали **двустворки-сестонофаги** (*Anadara*, *Pitar*, *Dosinia*, **Cyclocardia**), реже встречались детритофаги (*Acila*); на илах верхней сублиторали **этолого-трофический** состав двустворок был таким же: инфаунные сестонофаги (*Cyclocardia*, *Cultellus*, *Lucinoma*) и детритофаги (*Saccella*, *Macoma*). Для гравийных и **песчано-гравийных** осадков были характерны эпифаунные **биссусные** пектиниды (*Nanaochlamys*, *Kotorapecten*, *Placopecten*, *Chlamys*, **Aequipeecten**), а для скалистых - кораллы и гастроподы — растительноядные (*Haliotis*, *Turbo*, *Nerita*) и хищные (*Cypraea*).

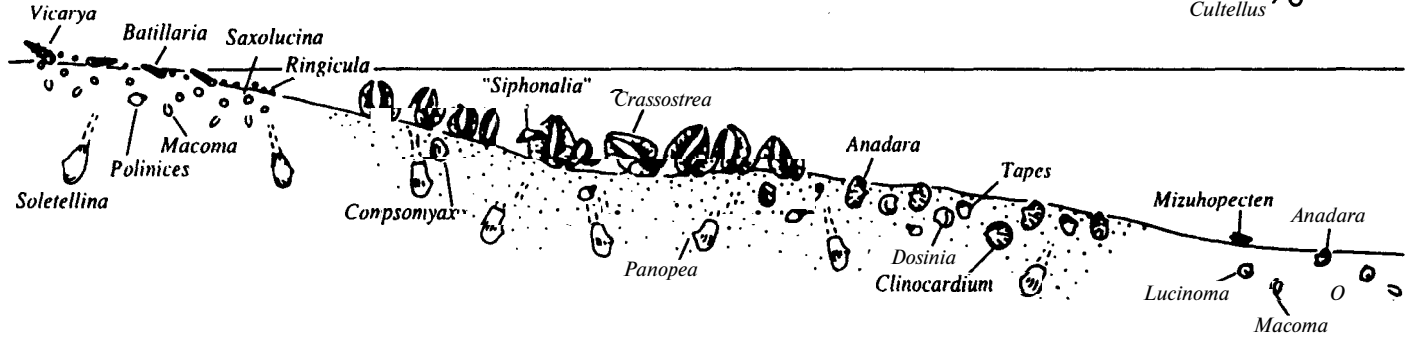
B



B



A



На илах открытого шельфа в этом же районе в нижней (?) сублиторали были распространены **инфаунные** детритофаги (*Portlandia*, *Malletia*, *Yoldia*, *Mascoma*) и сестонофаги (*Periploma*, *Lucinoma* и др.), представлявшие **среднемиоценовую** холодноводную фауну глубин субтропического моря (**Chinzei**, 1978).

В других участках моря, также в районе северо-восточной Японии в начале среднего миоцена (формация Монива), когда тепловодная фауна проникала дальше всего на север и здесь существовали субтропические условия, в приливно-отливной зоне и в верхней сублиторали на **гравелистых** и скалистых грунтах жили якорные **брахиоподы** *Coptothyris*, цементировавшиеся (**Chama**) и **биссусные** двустворки (**Chlamys**, **Nanaochlamys**), кораллы *Dendrophyllia* и **Flabellum**, циррипедии (**Balanus**), крупные **фораминиферы** (*Nephrolepidina*), между гальками селились инфаунные (**Venus**, **Mercenaria**, *Raporea*) и **семиинфаунные** (*Glycymeris*) двустворки. В других **участках** в аналогичных условиях вместе с *Coptothyris* селились **пектиниды** *Struportecten* и *Kotorapecten*, кораллы *Flabellum*, **баланусы**, брахиоподы *Terebratulina*, морские ежи **Echinolampas**. В обоих этих сообществах было много сверлильщиков. Из **гастропод** многочисленными были растительноядные (*Haliotis*, *Chlorostoma* и другие **трохиды**, *Turbo*) и хищные (*Conus*, *Syrraea*, *Ceratostoma* и др. **мурициды**). На песчаных грунтах с гравием и грубозернистых песках верхней сублиторали жили многочисленные пектиниды — *Kotorapecten*, *Nipponipecten*, *Placopecten*, **Cryptopecten**, *Chlamys*, *Nanaochlamys*, вместе с которыми селились двустворки — неглубоко зарывавшиеся сестонофаги (*Venus*, *Callista*, *Oxuperas*, *Clinocardium* и др.) и **семиинфаунные** (*Glycymeris*) и кораллы *Flabellum*; местами было много брахиопод *Coptothyris* и *Terebratulina*, устриц, **баланусов**, мшанок, крупных фораминифер (*Nephrolepidina*). Из гастропод встречались хищные *Neptunea* и *Syrraea*, сестонофаги *Srepidula*, из морских ежей *Echinolampas* и *Astriclypeus* (**Ishihara**, 1991; **Amano**, 1992).

В южных районах Японии в миоцене (серия Бихоку) на песках приливно-отливной зоны отмечалось сообщество **Tatewaia** — *Crassostrea* (**Taguchi**, 1992), а на открытом мелководье - сообщество *Limopsis* - *Fissidentalium*, в которое входили инфаунные сестонофаги *Limopsis* и *Lucinoma*, **эпифаунные** способные плавать сестонофаги *Proreamussium* и *Delectopecten*, инфаунные детритофаги *Fissidentalium*, хищные **гастроподы** *Liracassis* (**Ueda**, 1992).

Во второй половине среднего - позднего миоцена **холодноводные** фауны широко распространились у всех побережий Японии, что произошло около 14 млн лет тому назад (**Chinzei**, 1978).

В позднем миоцене и плиоцене тропическо-субтропические условия сохранились лишь у тихоокеанского побережья Японии (фауна **Какегава**). Здесь в позднемиоценовое время на находившихся под влиянием теплого течения палео-**Курисио** скалистых и гравелистых прибрежных участках селились биссусные сестонофаги *Chlamys* и *Amussiopecten*, **семиинфаунные** *Glycymeris*, растительноядные гастроподы *Turbo* и **Haliotis**, а для песчаных грунтов прибрежной зоны были характерны *Glycymeris*. На песчаных и илисто-песчаных грунтах мелководий преобладали инфаунные сестонофаги (*Paphia*, *Dosinia*, *dementia*, *Crassatellites*, **кардииды** и др.) и эпифаунные (*Amussiopecten*). Мористее на такого же типа грунтах жили двустворки - сестонофаги (*Limopsis*, *Nemocardium*, *Glycymeris*) и детритофаги (**Acila**), а из гастропод — хищные *Ancilla*, **Polinices** и др. К **гравелисто-песчаным** грунтам тяготели биссусные *Chlamys* и *Lima*. В плиоцене в этом районе на прибрежных песчаных участках среди двустворок преобладали эпифаунные и семиинфаунные сестонофаги (*Amussiopecten*, **Anadara**, *Glycymeris*, *Cyclocardia*),

←
Рис. I.5.7. Схема распределения моллюсков в бассейнах:

A - Кадонозава (начало среднего миоцена, фауна Кадонозава), *B* - Танакура (поздний миоцен, фауна **Шибара**), *B* - **Сендай** (поздний плиоцен, фауна **Татсунокуси**) (**Chinzei**, 1978, рис. 7)

а из **гастропод** встречались сестонофаги *Turritella* и растительноядные *Umbonium*. На илесто-песчаных грунтах мористее селились также сестонофаги (*Venus*, *Glycymeris*, **Nemocardium**) и хищные **гастроподы** *Siphonella*, а глубже, в нижней сублиторали на алевритовых фунтах преобладали двустворки - **семиинфаунные** и **инфаунные** сестонофаги (*Limopsis*, **Bathyarca**) и детритофаги (*Malletia*, *Neilonella*) и гастроподы - хищники и **падаляды** (*Nassarius*, **Fulgoraria**, *Lunatia*, *Turricula* и др.) (**Chinzei**, 1978; *Ozawa*, *Tomida*, 1992; **Nobuhara**, 1992; *Baba*, 1992).

За пределами тропическо-субтропической области были развиты холодноводные комплексы бентосной фауны. В раннем миоцене на мелководье (центральная часть Хоккайдо, фауна Асахи) жили двустворки - **эпифаунные** (*Mytilus*) и инфаунные (*Spisula*, *Thracia*) сестонофаги и инфаунные детритофаги (*Peronidia*) и хищные гастроподы (*Tectonatica*). Сходный комплекс моллюсков был характерен и для среднего миоцена (Хоккайдо, фауна Чикубетсу), когда на песчаном мелководье селились инфаунные сестонофаги (*Spisula*, *Mercenaria*, *Mya*) и детритофаги (*Peronidia*) из двустворок и хищные гастроподы *Tectonatica* и *Neptunea* (**Chinzei**, 1978).

В конце **раннего-начале** среднего миоцена в районе п-ова Кии (о-в Хонсю) в зоне влияния поверхностного холодного **течения**, в условиях умеренно-теплых вод нижней сублиторали на глинистых илах донная фауна была представлена двустворчатыми моллюсками (*Nuculana*, **Acila**, **Portlandia**, *Cyclocardia* и др.), гастроподами и скафоподами (*Honda*, 1992).

В пределах позднемиоценового залива Танакура (о-в Хонсю), открывавшегося на северо-запад, под названием "фауны **Шиобара**", существовала серия сообществ (см. рис. **I.5.7, Б**), сменявшихся в пространстве (**Iwasaki**, 1970; **Chinzei**, 1967, 1978, 1984). В приливно-отливной зоне на илесто-песчаных грунтах во внутренней части залива преобладали растительноядные гастроподы (*Cerithium*) и инфаунные детритофаги (*Mасота*), мористее которых располагались банки устричных *Crassostrea* на илестых или илесто-песчаных грунтах. В средней части залива песчаные грунты были заселены разнообразным комплексом двустворок, представлявшим сообщество *Anadara* — *Dosinia*, в котором преобладали инфаунные сестонофаги (*Dosinia*, *Laevicardium*, *Protothaca*, *Mercenaria*, *Panopea*, *Pseudamianthis* и др.) и семиинфаунные (*Anadara*, *Glycymeris*). Из гастропод встречались хищные *Polinices*, *Neverita*, *Phos* и другие более редкие, а также растительноядные (*Cerithium*, *Bittium*), детритофаги (*Nassarius*), сестонофаги (*Turritella*). Меньше было **эпифаунных** сестонофагов (**Chlamys** и др.) и **инфаунных** детритофагов (*Mасота*, *Yoldia*). На глинистых илах и тонкопесчаных грунтах центральной части залива Танакура господствовали инфаунные детритофаги (*Mасота*, **скафоподы** *Dentalium*) и сестонофаги (*Lucinoma*, *Cultellus*, гастроподы *Turritella* и *Phos*); реже встречались другие инфаунные сестонофаги (*Dosinia*, *Mercenaria*, *Panopea*), хищники (*Neverita*) и падаляды (*Nassarius*). На **грубopесчаных** и **песчано-гравийных** грунтах отмелей в центральной части залива и вблизи горла располагалось сообщество пектинид (*Mizuhopecten*, *Chlamys*, *Miyagipecten*), вместе с которыми жили *Glycymeris*, *Crassatellites*, хищные гастроподы *Neptunea* и др.

В области открытого шельфа в этом районе на тонкозернистых песках верхней сублиторали преобладали двустворки - инфаунные сестонофаги (*Lucinoma*, *Panomya*, *Cultellus*, *Serripes*) и детритофаги (*Mасота*); на некоторых участках было много **биссусных** *Miyagipecten*, а мористее на алевритовых грунтах наряду с двустворками - **инфаунными** сестонофагами (*Serripes*, **Conchocele** и др.) и детритофагами (*Portlandia*) жили многочисленные хищные гастроподы из буккиниди и нептунид (*Ancistrolepis*, *Buccinum*, *Neptunea*).

Плиоценовые **холодноводные** сообщества открытого шельфа (фауна Омма - Мангандзи) в мелководной зоне состояли на **песчано-гравелистых** грунтах из двустворок-сестонофагов (*Astarte*, *Glycymeris*, *Chlamys* и др.) и хищных гастропод

(Epitonium, Boreotrophon и др.). На песчаных грунтах также преобладали сестонофаги (Anadara, Mercenaria, Limopsis, Mizuhopecten, Cyclocardia, Dosinia, Glycymeris, Mya и др.); более редкими были детритофаги (**Acila**, Macoma); из гастропод обычными были сестонофаги **Turritella**, растительоядные Calliostoma, **Tugurium** и др. Илистые грунты сублиторали были заселены как сестонофагами (**Serripes**, Conchocele, Lucinoma, Panomya и др.), так и детритофагами (Nucula, Acila, Macoma); из гастропод здесь жили сестонофаги (Turritella) и хищники (Neptunea, Ancistrolepis, Admete, Tectonatica, Boreoscala и др.) (Chinzei, 1978; Ogasawara, Naito, 1983).

Сообщества заливов, образовавшихся в течение небольшой позднеплиоценовой трансгрессии, были сходны с таковыми миоценовых заливов. Так, в заливе Сендай (см. рис. I. 5.7, B) на илисто-песчаных грунтах прибрежной зоны господствовали растительоядные **гастроподы** Batillaria, а из двустворок были распространены **инфаунные** сестонофаги (**Mya**) и детритофаги (Macoma). Несколько дальше от берега на такого же типа грунтах формировались устричные банки из Crassostrea. Мористее банок на грубо- и **среднезернистых** грунтах селились **Fortipecten**, а также инфаунные (Dosinia, Clinocardium), **эпифаунные** (Pseudamianthis, Panopea и др.) и **семиинфаунные** (Anadara, Glycymeris) сестонофаги, а также хищные гастроподы (Neverita и др.). На глинистых и тонкопесчаных грунтах открытой части залива располагалось сообщество Macoma — Lucinoma, в которое входили инфаунные детритофаги (Macoma, Yoldia) и сестонофаги (Lucinoma, Spisula, Mya), реже эпифаунные (Fortipecten) и семиинфаунные (Anadara) сестонофаги, а из гастропод сестонофаги Turritella (Chinzei, 1967, 1978, 1984).

В условиях нижней сублиторали на северо-востоке Японии на илистых грунтах преобладали инфаунные детритофаги - двустворки Acila, Portlania, Nuculana, Ennucula, Robaia и **скафоподы** Laevidentalium, реже встречались инфаунные сестонофаги (Cyclocardia, Tridonta) (Amano, Kanno, 1991).

Моря тихоокеанского побережья севера Северной Америки

В среднемиоценовое время в районе залива Аляска на песчаных и илисто-песчаных грунтах верхней сублиторали на глубинах 10-50 м двустворчатые моллюски были представлены **эпифаунными** (Mutilus) и **инфаунными** (Clinocardium, Serripes, Spisula, Mya) сестонофагами и детритофагами (Acila, Macoma), а гастроподы - хищными (**Vuccinum**, Neptunea, **Priscofusus**, Beringius, **Colus**) и сестонофагами (Crepidula).

Многочисленными были **фораминиферы** - мелководные Cibicides, Cribrostomoides, Elphidium, а также ныне живущие на **больших** глубинах (более 150 м) виды родов Nonionella, Nonionellina, Epistomellina. Распространение последних на мелководье могло быть обусловлено региональным похолоданием, вызвавшим миграцию этих видов на меньшие глубины, или же изменением толерантности по отношению к глубине обитания со среднего миоцена донныне. Климат был умеренно-холодным; лишь иногда происходило кратковременное вторжение теплых вод в залив Аляска, о чем свидетельствуют редкие находки **теплоумеренных** и **тепловодных** моллюсков родов Ficus, Musashia, Turritella, Anadara, Dosinia (Marincovich, Moriya, 1992).

На открытом шельфе тепловодного миоценового моря в районе штата Орегон (Colbath, 1985) существовали два сообщества: Acila - Macoma и Dentalium. Первое было распространено на глубинах 10-100 м на песчаных и **песчано-глинистых** грунтах с ракушей. Кроме руководящих родов, относившихся к **инфаунным** детритофагам, в него входили другие детритофаги (Nuculana, Yoldia, Tellina), сестонофаги (Anadara, Patinopecten, **Solen**) и другие более редкие двустворки, а также хищные

гастроподы *Cryptonatica*, *Priscofusus*, *Cylichna*, *Hinnia*, единичные скафоподы *Dentalium*.

Сообщество *Dentalium* было более глубоководным, в нем преобладали, кроме скафопод, **инфаунные детритофаги** *Nuculana* и *Mascota*, а остальные двустворки (*Acila*, *Anadara* и др.) и хищные гастроподы (*Cryptonatica*, *Cylichna*, *Priscofusus*, *Cancellaria*, *Ficus* и др.) были более редкими.

Тихоокеанское побережье юга Северной Америки

На прибрежном мелководье активной континентальной окраины (северная часть Калифорнийского залива) в плиоцене на **песчано-галечных** грунтах с раковинным детритом обычно формировались **моллюсково-коралловые** постройки различного состава. В сообщество **Pecten - Porites**, кроме *Pecten* и сферических **Porites**, входили цементировавшиеся гастроподы **Vermicularia** и мелкие устрицы, обычно прикреплявшиеся к трубкам *Vermicularia*, а также морские ежи **Encope** и некоторые мобильные гастроподы. Членами сообщества "**Ostrea**" - **Solenastraea**, кроме "**Ostrea**", были **Porites**, колонии которых обычно переворачивались волнами, обраставшие устриц *Solenastraea*, более редкие *Siderastraea*, а также мелкие устрицы, *Dendrastrea* и *Pecten*. Еще более разнообразный состав имели **устрично-коралловые** биогермы, сложенные представителями "**Ostrea**" и кораллами *Solenastraea*, *Siderastraea* и *Porites*. Устрицы были просверлены губками *Clione* и литофагами и обрастали серпулидами и одиночными кораллами **Astrangia**. В промежутках между колониями кораллов селились **двустворки-пектиниды** и гастроподы (**Bulla**). На прилегавших к постройкам песчаных участках селились **эпифаунные** устрицы, **Carditamera**, *Pecten*, кораллы *Solenastraea*, а на грубозернистых мобильных песках - **семиинфаунные** *Glycymeris* и инфаунные гастроподы **Turritella**. На песчаных грунтах вне зоны построек жили многочисленные разнообразные инфаунные (**Miltha**, *Dosinia*, кардииды, *Eucrassatella* и др.), семиинфаунные (*Pinna*) и эпифаунные (*Euvola*) **сестонофаги-двустворки**, гастроподы — хищные (*Conus*, **Malea**), растительоядные (*Strombus*), сестонофаги (*Turritella*), морские ежи (*Encope*, **Clypeaster**), и на галечниках преобладали обраставшие организмы - кораллы *Dendrastrea*, **баланусы**, мшанки, гастроподы *Vermicularia*; жили здесь и правильные морские ежи (*Kidwell*, 1988).

Калифорнийское плиоценовое эпиконтинентальное море (залив)

На территории Калифорнии и Калифорнийского залива в плиоцене располагалось эпиконтинентальное море, связанное с Тихим океаном проливом. Климатические условия были близки к таковым современной северной части Калифорнийской биогеографической провинции со средней зимней температурой поверхностных вод около **13°C**. Соленость была в разных частях моря различной, уменьшаясь к югу и юго-западу (**Stanton, Dodd, 1970, 1976; Dodd, Stanton, 1975**). В центре моря-залива, при солености **19–35‰**, на тонкозернистых песчаных грунтах располагалось разнообразное сообщество *Anadara - Ostrea*, в котором господствовали эпифаунные сестонофаги (*Anadara*, *Ostrea*, *Mytilus*), а другие двустворки, относившиеся к этой же группировке (*Pecten*, **Chlamys**), к **инфаунным** сестонофагам (*Rap-pora*, *Mya*, *Trachycardium*, *Pseudocardium*, **Solen** и др.) и детритофагам (*Mascota*, **Florimetis**), были более редкими. Среди **гастропод** преобладали хищные **Neverita**; немногочисленными были хищники **и/или падалеяды** **Cancellaria**, *Olivella* и **Colicantharus**, часто встречались падалеяды **и/или** детритофаги *Nassarius*, а растительоядные (*Calliostoma*) были редкими. Другие группы бентоса были представлены серпулидами, мшанками, циррипедиями (*Balanus*), крабами, морскими ежами (**Merriamaster**). На мягких грунтах средней части залива господствовали инфаунные детритофаги *Mascota*, менее характерны были эпифаунные (*Anadara*, *Mytilus*,

Ostrea, *Pecten* и др.) и **инфаунные** (*Saxidomus*, *Trachycardium*) **сестонофаги**. Довольно частыми были морские ежи *Merriamaster*, **гастроподы** *Neverita*, *Calliostoma*, *Olivella*, **баланусы**, крабы, инкрустирующие мшанки, редкими - кораллы *Rhyzopsammia*.

В открытой части залива и на прибрежной части открытого шельфа на песчаных грунтах, при высокой гидродинамике и нормальной солености (31–36‰) разнообразие бентоса было наиболее высоким, и выделялись два сообщества: *Pecten* и *Merriamaster*. В первом из **эпифаунных сестонофагов**, кроме руководящей формы, встречались двустворки *Chama*, *Anadara*, *Ostrea*, *Mytilus*, кораллы *Rhyzopsammia* и *Astrangia*, **серпулиды**, гастроподы *Calyptraea*, инкрустирующие мшанки, *Balanus*. Меньше было среди двустворок **инфаунных сестонофагов** (*Chione*, *Pseudocardium*, *Solen*, *Panopea*, *Trachycardium*), **инфаунных детритофагов** (*Macoma*, *Semele*), **семиинфаунных сестонофагов** (*Modiolus*). Обычными были гастроподы, относившиеся к хищникам и/или падалеядам (*Neverita*, *Olivella*, *Jaton*) и падалеядам и/или детритофагам (*Nassarius*), а растительоядные (*Calliostoma*, *Terebralia*) составляли незначительную часть сообщества. Обычны были морские ежи - сестонофаги *Merriamaster* и реже *Dendraster*. Сообщество *Merriamaster* было расположено на хорошо отсортированных мобильных песках и характеризовалось невысоким разнообразием из-за нестабильности грунта: кроме руководящей формы, здесь жили немногочисленные **эпифаунные двустворки** (*Pecten*, *Chama*), **баланусы** и хищные и/или **падалеяды** *Neverita*.

Во внутренней части залива при солености 21–28, реже до 33‰ располагалось сообщество *Aequipecten*, в которое входили двустворки - эпифаунные сестонофаги (*Aequipecten*, *Pecten*, *Anadara*, *Ostrea*, *Mytilus*), **инфаунные сестонофаги** (*Trachycardium*, *Mya*, *Protothaca*) и **детритофаги** (*Macoma*), гастроподы хищные, падалеяды **и/или детритофаги** (*Neverita*, *Nassarius*), редкие морские ежи (*Merriamaster*, *Dendraster*), крабы, **баланусы**, **остракоды**, мшанки. Для прибрежного опресненного мелководья (соленость 14–21‰) были характерны банки устриц (*Ostrea*); встречались здесь также **детритофаги** *Macoma*, растительоядные гастроподы *Calliostoma*, **баланусы**, морские ежи *Dendraster* (Dodd, Stanton, 1975; Stanton, Dodd, 1976).

В последующий этап в связи с опреснением залива (при солености от 10 до 16‰) на всей его акватории, кроме самого горла, были распространены только поселения *Ostrea*, а во внешней части залива господствовало сообщество *Mya*, в которое входили еще *Anadara*, *Mytilus*, *Solen*, *Macoma*, *Ostrea*, гастроподы *Calyptraea*, *Littorina* и **баланусы** (Dodd, Stanton, 1975).

Тропическая область Тихого океана

В районе Гавайских островов в миоцене и плиоцене были развиты коралловые рифы, сформированные в миоценовое время представителями родов *Favites*, *Seriatopora*, *Favia*, *Acropora*, *Porites*, *Plesiastrea*, *Stylophora*, *Pocillopora*, *Galaxea*, а в плиоцене — *Leptoseris*, *Cyphastrea*, *Porites*, *Pocillopora*, *Pavona*, *Platygyra*, *Acropora*, *Leptastrea*, *Fungia* (Grigg, 1988).

Районы Мексиканского залива и Карибского моря

На мелководных карбонатных платформах в этом регионе в неогене обычно формировались небольшие рифовые постройки, каркасостроителями которых были ветвистые и массивные кораллы *Porites*, *Goniopora*, *Stylophora*, *Montastraea* и др.; значительную роль, особенно в зоне передового рифа играли крупные одиночные **герматипные кораллы** (*Antillia*, *Antillophyllia*, *Placosyathus* и др.). К рифам были приурочены крупные **фораминиферы** (*Leptocyclus*, *Miogypsina*, *Operculinoides*), морские ежи, моллюски (Frost, 1977). Для мелководной прибрежной зоны в миоцене на глубинах 5–10 м было характерно развитие коралловых построек типа банок, которые возникали на глубинах 5–10 м и были построены из столбчатых и холмообразных колоний *Siderastraea*, вместе с которыми селились

более редкие **Porites** и **Solenastraea**. Ближе к берегу, на грубозернистых песках, на глубинах 0–5 м преобладали **двустворки** - **эпифаунные** *Ostrea* и **Рестен** и **инфаунные** мелкие зарывавшиеся **Peryglupta**. В **зарифовых лагунах** на глубинах до 10 м изолированные рифы **формировались** кораллами *Porites*, *Siderastraea*, *Goniopora*, **Solenastraea**, **Acropora**, **Dichocoenia**, **Montastraea**; иногда эти **патч-риффы** были построены представителями одного вида. Между коралловыми постройками жили мелкие **двустворки** и **гастроподы**. В центре лагуны на **песчано-глинистых** грунтах многочисленными были **инфаунные** **двустворки** - **люциниды** *Pegophysema*. Мористее рифовой зоны на глубинах 10–20 м на глинисто-песчаных грунтах селились кораллы *Dichocoenia*, **Solenastraea**, *Diploria*, *Eusmilia* и **двустворки** (*Miltha* и др.). (Foster, 1980; Budd et al., 1989).

В плиоценовое время в районе западной Флориды на глубинах несколько больше 10 м на песчаных грунтах были развиты заросли ветвистых кораллов **Septastrea**, сформировавшиеся на основании, сложенном первичными колонистами илистых грунтов - устрицами (*Ostrea*) и крупными баланидами *Concavus*. Раковины устриц обрастали кораллами и мшанками; из **двустворок**, кроме устриц, здесь жили **инфаунные** сестонофаги (*Corbula*, *Mulinia*, **Parvilucina**). С поселениями кораллов были связаны инкрустирующие кораллов **баланусы** (*Balanus*, *Concavus*), мшанки и устрицы. Вместе с *Septastrea* встречались другие кораллы — *Astrangia* и *Oculina*, **брахиоподы** *Discradisca*, мшанки *Celleporaria*, *Dakaria*, *Hippaliosina*, *Hippoporidra*, **Microporella**, *Schizomavella*, *Schizoporella*, **скафоподы** *Dentalium* и *Cadulus*, **гастроподы** - хищники (**Scala**), растительнойядные (*Diodora*), сестонофаги (**Turritella**) и разнообразные **двустворки**: эпифаунные (*Pteria*, *Chesapecten*, *Chlamys*, *Plicatula*, *Anomia*, *Ostrea*, *Arcopsis*, **Carditamera**) и **инфаунные** (*Parvilucina*, *Lucina*, *Lucinoma*, *Diplodonta*, *Cyclocardia*, *Pleuromeris*, **Astarte**, **Eucrassatella**, *Crassinella*, *Mulinia*, **Rangia**, *Mercenaria*, *Clione*, *Dosinia*, *Corbula*, *Panopea*) сестонофаги и **инфаунные** детритофаги (*Tellina*, *Asaphis*, *Semele*, *Nuculana*). Усилившийся принос терригенного материала в этом районе моря привел к погребению колоний кораллов и расселению на более грубозернистых песках **двустворок**, среди которых господствовали *Mulinia*, с которыми вместе встречались другие неглубоко зарывавшиеся формы (*Lucinoma*, *Diplodonta*, *Nuculana* и др.). Температурные условия в это время были более холодными, чем ныне (t° ниже 20°C) (Ketcher, Allmon, 1993).

Атлантическое побережье юга Северной Америки

На мелководье (район Северной Каролины) в плиоцене развивались поселения ветвистых кораллов *Septastrea*, личинки которых селились главным образом на раковинах живых **семиинфаунных** **двустворок** *Modiolus*, а также раковинах других **двустворок**. В течение роста колоний кораллов возникали новые ниши, и население становилось разнообразнее (рис. I.5.8, 1–3). С коралловыми поселениями были связаны сестонофаги - цементировавшиеся (*Ostrea*, *Plicatula*), **биссусные семиинфаунные** (*Modiolus*, *Noetia*), **инфаунные** (*Mercenaria*, *Ensis*, *Caryocorbula*, *Parvilucina*, *Cyclocardia*), морские ежи **Arbacia**, **гастроподы** — хищники и **падаляеды** (*Busycon*, *Fortifusus*, *Volutifusus*, *Polinices*, *Olivella*), сестонофаги (*Turritella*, *Strepidula*), растительнойядные (**Teinostoma**), **декаподы-хищники**, питавшиеся моллюсками (*Panopeus*). Много было **эктопаразитов-гастропод**, живших на моллюсках, **полихетах**, иглокожих, кораллах (*Balcis*, *Clathrus*, *Turbonilla*, *Pyrgiscus*). Жили здесь также растительнойядные **гастроподы**, мшанки, гидрозои, циррипедии, редкие **лингюлиды**. Заиленные грунты между колониями кораллов заселяли **двустворки-детритофаги** (*Nucula*, *Nuculana*, *Abra*, *Cumingia*, *Tellina*).

Вне коралловых поселений на ровном песчаном дне господствовали **двустворчатые моллюски**, в основном **инфаунные** сестонофаги (*Crassatella*, *Crassinella*, *Cyclocardia*, *Spisula*, *Pandora*, *Macrocallista*), более редкие **семиинфаунные** сестонофаги (*Noetia*) и **инфаунные** детритофаги (*Cumingia*, *Donax*), а также

инфаунные сестонофаги - гастроподы Turritella. Хищников, паразитов, детритофагов в этом сообществе было значительно меньше, чем в коралловых поселениях. Рост кораллов прекратился с началом регрессии и обмеления, с которыми были связаны усиление турбулентности, увеличение скорости осадконакопления и уменьшение численности *Modiolus*, служивших субстратом для личинок кораллов (см. рис. I.5.8, 4 и 5). Начали господствовать активные крупные **инфаунные сестонофаги** (*Crassatella*, *Spisula*, **Macrocallista**, *Cyclocardia*) и мелкие сестонофаги (*Cyclocardia*, **Crassinella**, *Pandora*) и **детритофаги** (*Donax*, *Cumingia*) (Bailey, Tedesco, 1986).

В других участках моря (Мэриленд, Вирджиния) на чистых тонких песках с небольшой примесью ракуши преобладали инфаунные сестонофаги: гастроподы *Turritella* и двустворки *Glossus*, характерными были относившиеся к той же этолого-трофической группе *Vicorbula*, "**Cerastoderma**", *Lucinoma*, *Lucina*, *Panorea*, эпифаунные *Anadara*, инфаунные детритофаги *Macoma*, а также хищные гастроподы *Lunatia*. На уплотненных тонких песках обычными из двустворок были инфаунные детритофаги (*Gari*, *Asaphis*, *Macoma*, *Semele*, *Nucula*, **Yoldia**) и сестонофаги (**Caucocorbula**, *Spisula*, *Mercenaria*, *Eucrassatella* и др.), **семиинфаунные** (*Atrina*), обитатели убежищ или семиинфаунные (*Hiatella*, *Carditamera*, **Petricola**, *Isognomon*), сверлящие (*Martesia*, *Zirphaea*) сестонофаги, из гастропод - растительоядные (*Diodora*), сестонофаги (*Crucibulum* и цементировавшиеся **Vermetus**), хищники (*Busucon*), а также кораллы (*Astrhelia*), **баланусы**, мшанки. В песках с большим количеством раковин было много **эпифаунных** двустворок-сестонофагов (*Chesapeecten*, *Placopecten*, *Isognomon*), местами многочисленными были семиинфаунные **Glycymeris** и жившие в убежищах *Anadara*; обычными были кораллы *Astrhelia*, баланусы, хищные гастроподы *Muricidae*, мшанки. **Инфаунных сестонофагов-двустворок** было меньше (*Cerastoderma*, *Dosinia*, *Lucina*, *Glossus* и др.). Отмечались сверлильщики - двустворки *Martesia* и губки - **клиниды**, а также **скафоподы** (Kidwell, Jablonski, 1983)

Моря Нотальной биогеографической области

В районах Новой Зеландии в составе бентоса в течение неогена на шельфе господствовали двустворчатые моллюски, вместе с которыми жили гастроподы, **брахиоподы** и другие группы, состав которых менялся в зависимости от гидродинамических и климатических условий.

Среди основных изменений бентосной фауны выделяются следующие: 1) пик миграции **тепловодных** элементов, наибольшее разнообразие моллюсков и широкое распространение крупных брахиопод — теребрателлид в результате термального максимума конца раннего - начала среднего миоцена; 2) вымирание моллюсков в конце миоцена, вызванное похолоданием: среди двустворок вымерли *Cucullaea*, *Lentipecten*, *Kuia*, *Notocorbula*, среди гастропод **Сургаеа**, *Falsicolus*, крупные *Conus*, из головоногих — *Aturia*; исчезли и крупные **теребрателлиды**; 3) приход холодноводной субантарктической (неоавстралийской) фауны (*Chlamys patagonica delicatula* и др.) в позднем плиоцене (2,4 млн лет назад) и дальнейшее вымирание тепловодных видов, связанное с началом главного оледенения Северного **полушария**; 4) вымирание более 10% родов моллюсков около 1,1 млн лет т.н., что было вызвано дальнейшим похолоданием (Stevens, 1980; Zinsmeister, 1982; MacKinnon, 1987; Beu, 1990; Hart, McKelvey, 1991).

В нижней сублиторали и батииали местами возникали заросли **агерматипных** кораллов, живших при пониженных постоянных температурах (около 6–10 °С). Кораллы были представлены родом *Lophelia* и селились на уплотненном грунте в условиях медленного осадконакопления. С коралловыми банками в плиоценовое время ассоциировались эпифаунные **двустворки-сестонофаги** (*Lima*, *Ostrea*, *Chlamys*, *Stenoides*), инфаунные *Nemocardium* и *Pleuromeris*, хищные гастроподы *Comitas*,

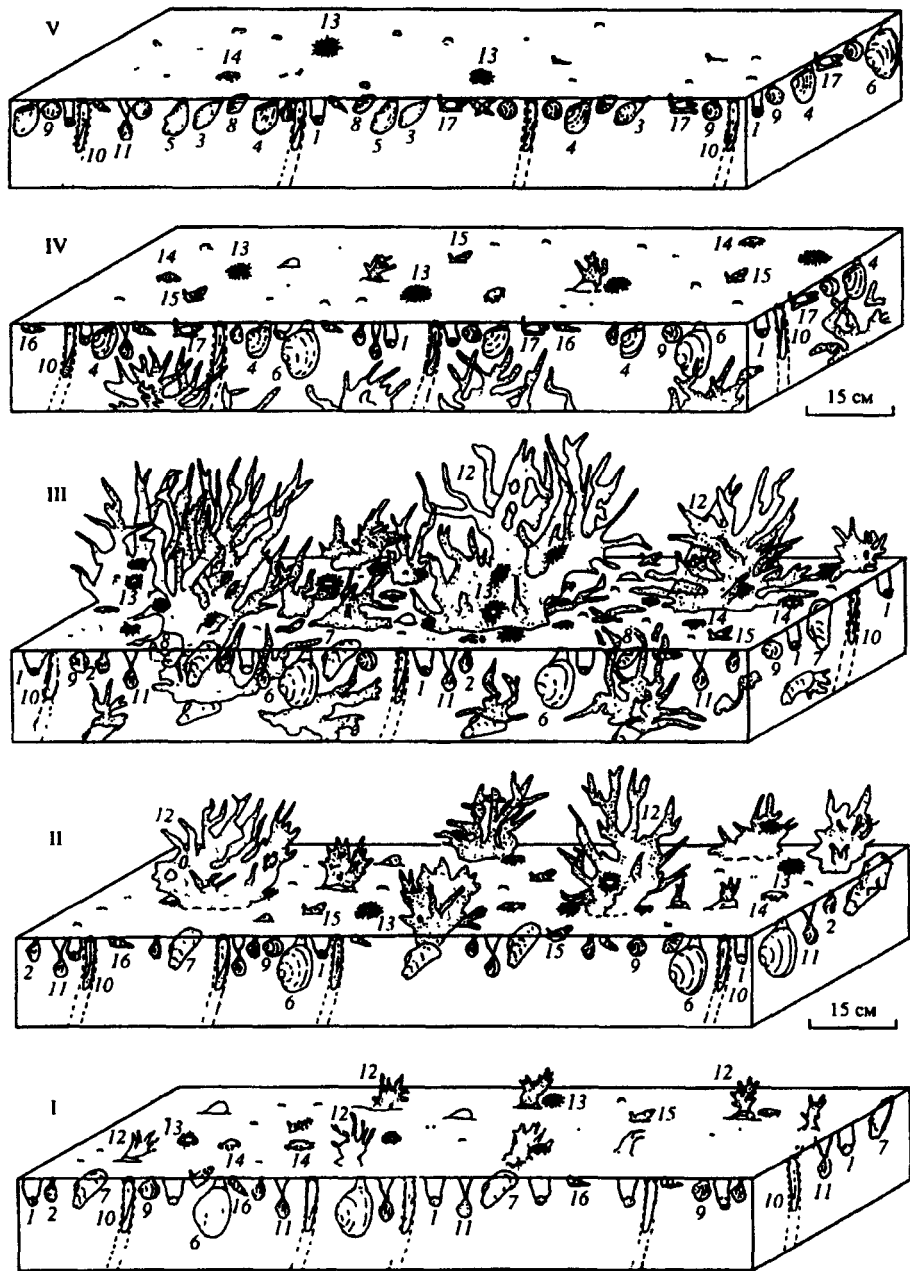


Рис. 1S.8. Изменение состава сообществ при развитии поселений ветвистых кораллов на мелководье у атлантических берегов юга Северной Америки в плиоценовое время (Bailey, Tedesco, 1986, рис. 13)

/ - начальная стадия колонизации места поселения двустворчатых моллюсков кораллами; // - ранняя стадия развития коралловых зарослей, /// - стадия максимального развития коралловых зарослей, IV - стадия сокращения поселения кораллов; V - стадия максимального развития поселений двустворок, / - *Parvilucina*, 2 - *Caryocorbula*, 3 - *Macrocallista*; 4 - *Spisula*, 5 - *Crassatella*, 6 - *Mercenaria*, 7 - *Modiolus*, 8 - *Noetia*; 9 - *Cyclocardia*; 10 - *Ensis*, 11 - *Cumingia*, 12 - *Septastrea*; 13 - *Arbacia*; 14 - *Panopeus*, 15 - *Nassarius*; 16 - *Turritella*; 17 - *Ohvella*

Baryspira, Alcithoe, Murexsul, **брахиоподы** Tegulorhynchia, **скафоподы** Dentalium и **фораминиферы** (Angulogerina, Biloculina, Bolivina, Bulimina, Lenticulina, Gyroidinoides, Anomalinoides, Textularia и др.). На глинистых илах вблизи коралловых банок селились фораминиферы (Chilostomella, Episthominella, Nonionella, Cassidulina, Bulimina, Bolivina и др.), двустворки (Chlamys, **Nemocardium**, **Pleuromeris**, Nucula, Marama), скафоподы и разнообразные **гастроподы**, в основном хищные (Alcithoe, Baryspira, Comitaspira, Austrofusus, **Ellicea**, Iredalina, **Poirieria** и др.) (Vella, 1964; Squires, 1964).

В районе Южной Австралии в миоцене в **холодноводных** условиях на сублиторали открытого шельфа жили **бентосные** фораминиферы (**роталииды** и **милиолиды**), многочисленные и разнообразные мшанки - ветвистые, **фенестратные** и массивные, брахиоподы (**Magdalinella**, **Austrothyris**), двустворчатые моллюски - **эпифаунные** (Chlamys, Lima, Ostrea) и **инфаунные** (**Neotrigonia**, **Venericardia**, **Tawera**) сестонофаги, гастроподы - **Turritellidae**, Conidae, Cassididae, **Cerithiidae**, ракообразные, **серпулиды** **Ditropa**, разнообразные морские ежи (Lovenia, Euphatagus, Duncaniaster, Monostychia, Fibularia, Fossilaster, **Eucidaris**, **Stylocidaris**, **Paradoxechinus**, **Phyllacanthus**). Отмечались следы ракообразных - декапод (Thalassinoides) и **инфаунных** морских ежей (Scolicia), а также сверления губок (Entobia) (James, Bona, 1994).

1.5.6. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕОГЕНОВЫХ ШЕЛЬФОВЫХ СООБЩЕСТВ

Экологический (этолого-трофический) состав **бентосных шельфовых** сообществ в неогене был таким же, как в палеогене (см. табл. 1.4.2); То же относится к типу **ярусирования эпифауны и инфауны**.

В морях бореальной биогеографической области почти во всех зонах моря (табл. 1.5.1) преобладали двустворчатые и брюхоногие моллюски и фораминиферы (последние не относились к господствующим группам только в прибрежной области). В заливах и лагунах, кроме этих трех групп, обычными были скафоподы и **остракоды**. Часто здесь развивались заросли водной растительности. В прибрежной зоне резко преобладали двустворки, среди которых, как и в лагунах и заливах, наиболее характерными были устрицы, строившие банки. Обычными были и заросли водной растительности, с которыми ассоциировались растительноядные гастроподы. Наибольшее значение имели сестонофаги — эпифаунные и инфаунные и инфаунные сортирующие детритофаги, а также растительноядные. Характерными были детритофаги **и/или падалеяды**, а хищники играли небольшую роль.

На мелководном шельфе состав сообществ был более разнообразен: наряду с **двустворками, гастроподами** и фораминиферами было много **остракод**, циррипедий (баланусов), скафопод, морских ежей, серпулид и других червей; встречались мшанки, иногда создававшие **биогермные** постройки, брахиоподы, губки. Местами возникали биогермы из **литотамниевых** водорослей, к которым часто были приурочены цементирувавшиеся серпулиды. Преобладали сестонофаги - инфаунные, **семиинфаунные**, эпифаунные и сверлильщики и инфаунные сортирующие детритофаги; обычными были растительноядные, падалеяды **и/или** хищники.

В области глубоководного шельфа среди **эпифаунных двустворок-сестонофагов** наиболее частыми были эпифаунные способные плавать формы и инфаунные, а свободно лежавшие и **биссусные** имели меньшее значение. Гастроподы были представлены в основном хищными и/или падалеядами. Многочисленными были фораминиферы, а скафоподы и губки имели второстепенное значение.

В бассейнах Бореальной области, имевших пониженную соленость (полузамк-

Таблица 1.5.1. Распределение наиболее распространенных таксонов и этолого-трофических группировок в различных зонах неогеновых морей **Бореальной** биогеографической области¹

Краевая зона (литораль, лагуны)	Прибрежная зона	Мелководный шельф	Зона органогенных построек	Глубоководный шельф
<p>Фораминиферы</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Скафоподы</p> <p>Остракоды</p> <p>Заросли водной растительности</p> <p>Сестонофаги эпифаунные и инфаунные</p> <p>Детритофаги сортирующие и инфаунные, реже эпифаунные</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды инфаунные и эпифаунные</p> <p>Растительноядные</p> <p>Хищники (р)</p>	<p>Фораминиферы</p> <p>Двустворчатые моллюски (часто устричные)</p> <p>Гастроподы</p> <p>Заросли водной растительности</p> <p>Сестонофаги эпифаунные и инфаунные</p> <p>Детритофаги сортирующие инфаунные</p> <p>Растительноядные</p> <p>Хищники</p>	<p>Фораминиферы</p> <p>Губки</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Скафоподы</p> <p>Брахиподы</p> <p>Мшанки</p> <p>Серпулиды и другие черви</p> <p>Остракоды</p> <p>Циррипедии</p> <p>Морские ежи</p> <p>Водная растительность</p> <p>Сестонофаги эпифаунные, семинфаунные, инфаунные сверлильщики</p> <p>Детритофаги сортирующие эпифаунные и инфаунные</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды инфаунные и эпифаунные</p> <p>Растительноядные</p> <p>Хищники и/или падалеяды</p>	<p>Фораминиферы</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Мшанки</p> <p>Серпулиды</p> <p>Красные водоросли+</p> <p>Сестонофаги эпифаунные</p> <p>Растительноядные</p> <p>Хищники</p>	<p>Фораминиферы</p> <p>Губки</p> <p>Двустворчатые моллюски</p> <p>Гастроподы</p> <p>Скафоподы</p> <p>Остракоды</p> <p>Сестонофаги эпифаунные (часто способные всплывать) и инфаунные</p> <p>Детритофаги сортирующие инфаунные и эпифаунные</p> <p>Детритофаги и/или падалеяды</p> <p>Хищники и/или падалеяды</p>

¹ См сноску к табл. I 1.3

Таблица 1.5.2. Распределение наиболее распространенных таксонов этолого-трофических группировок в различных зонах неогеновых морей Тропической биогеографической области¹

Краевая зона (литораль, лагуны)	Прибрежная зона	Мелководный шельф	Зона органогенных построек	Глубоководный шельф
<p>Фораминиферы Губки Двустворчатые моллюски Гастроподы Мшанки Циррипедии Остракоды Морские ежи (р)</p>	<p>Фораминиферы Кораллы Двустворчатые моллюски Гастроподы Брахиоподы Мшанки Циррипедии Декаподы Черви (Дитрупа) Морские ежи</p>	<p>Фораминиферы Губки Кораллы Двустворчатые моллюски Гастроподы Скафоподы Хитоны Брахиоподы Мшанки Серпулиды и другие полихеты Остракоды Декаподы Циррипедии Морские ежи Морские звезды Криноидеи Красные и зеленые водоросли и высшие водные растения (морская трава)</p>	<p>Фораминиферы⁺ Губки Кораллы⁺ Двустворчатые моллюски⁺ Гастроподы⁺ Брахиоподы⁺ Мшанки⁺ Серпулиды⁺ Остракоды Циррипедии Декаподы Морские ежи Офиуроидеи</p> <p>Красные⁺ и зеленые водоросли</p>	<p>Фораминиферы Кораллы оди- ночные Двустворчатые моллюски Гастроподы Скафоподы Брахиоподы Серпулиды Остракоды Морские ежи</p>
<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, сверлильщики, семи-инфаунные Детритофаги сортирующие и инфаунные и эпифаунные Детритофаги и/или падаляды и инфаунные и эпифаунные Растительнойядные Хищники и/или падаляды</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные, инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики Детритофаги сортирующие и несортирующие Детритофаги и/или падаляды Растительнойядные Хищники и/или падаляды</p>	<p>Сестонофаги и миксофаги (кораллы) эпифаунные Сестонофаги инфаунные, семиинфаунные, сверлильщики Детритофаги и/или падаляды эпифаунные Растительнойядные Хищники и эпифаунные</p>	<p>Сестонофаги эпифаунные (в том числе способные всплывать) и инфаунные Детритофаги сортирующие и несортирующие инфаунные, реже эпифаунные Детритофаги и/или падаляды инфаунные и эпифаунные Хищники и/или падаляды эпифаунные и инфаунные</p>	

¹См сноску к табл. 1.1.3

нутых), в лагунах, заливах и в прибрежной зоне господствовали двустворки, относившиеся к **эпифаунным** и **инфаунным сестонофагам** (среди первых - устрицы, формировавшие банки), растительоядные **гастроподы**, **остракоды**, фораминиферы. На скалистых берегах обычными были прикреплявшиеся цементно или биссусом двустворки и растительоядные **гастроподы**.

Сообщества мелководного шельфа состояли из двустворок (главным образом **сестонофагов**), гастропод (в основном растительоядных), фораминифер, **остракод**, мшанок. Мшанки, **серпулиды** и цементирующиеся гастроподы местами создавали вместе с **кораллиновыми** водорослями **рифогенные** постройки, тогда как в других случаях постройки формировались только мшанками. Часто отмечались заросли водной растительности типа **зостеры**.

В зоне глубоководного шельфа среди двустворок также преобладали **сестонофаги**, в **основном инфаунные**, а **эпифаунные сестонофаги** и **инфаунные детритофаги** были более редкими. Гастроподы были представлены детритофагами и хищниками. Наряду с моллюсками господствовали остракоды, а **бентосные фораминиферы** имели подчиненное значение.

На мелководьях **солонатоводных** бассейнов систематический состав донных сообществ был весьма однообразен: здесь многочисленными были представители двустворчатых и брюхоногих моллюсков и остракод и очень немногих наиболее **эвригалинных** родов фораминифер. Преобладали сестонофаги (инфаунные и эпифаунные), растительоядные формы и детритофаги и/или **падаляды** (остракоды, некоторые фораминиферы и редкие роды двустворок). Таков же был систематический и эволюционно-трофический состав сообществ нижней сублиторали: преобладали двустворчатые моллюски — инфаунные сестонофаги, реже - эпифаунные сестонофаги и еще реже инфаунные детритофаги, гастроподы — детритофаги, падалеяды и хищники и остракоды; очень редкими были фораминиферы.

Бентос морей Тропической биогеографической области был более разнообразен в систематическом отношении (табл. 1.5.2). В лагунах и заливах с несколько пониженной соленостью господствовали двустворки, гастроподы, фораминиферы и остракоды; меньшее значение имели мшанки, **баланусы**, губки (сверлящие); редкими были морские ежи. Характерны были заросли мангровых и другой водной растительности. Среди двустворок преобладали сестонофаги - эпифаунные (часто — банки устриц) и инфаунные; второстепенное значение имели детритофаги. Среди гастропод обычными были растительоядные, детритофаги и падалеяды. Прибрежная зона была заселена **двустворками**, **гастроподами**, **фораминиферами**; локально возникали коралловые банки; обычными были морские ежи, **брахиоподы**, баланусы, **декаподы**, черви (**Ditrupe**). Местами развивалась богатая водная растительность. К скалистым субстратам были приурочены цементирующиеся и прикреплявшиеся биссусом двустворки, цементирующиеся брахиоподы и баланусы. В целом преобладали сестонофаги - эпифаунные, инфаунные, **семиинфаунные**, а также растительоядные; на втором месте были детритофаги, детритофаги и/или падалеяды, хищники и падалеяды.

Сообщества мелководного шельфа были более разнообразны. Здесь также господствовали двустворчатые и брюхоногие моллюски и фораминиферы (в том числе крупные), но наряду с ними — мшанки, кораллы, морские ежи, серпулиды и другие **полихеты**, брахиоподы, **скафоподы**, остракоды, циррипедии, крабы; представители других групп (губки, морские звезды, криноидеи, хитоны) имели меньшее значение. Кораллы, мшанки, устрицы часто создавали постройки типа банок и одиночных **рифовидных** структур. Характерны были **биогермные** постройки **кораллиновых** водорослей, заросли зеленых водорослей и морской травы. Из эволюционно-трофических группировок преобладали сестонофаги (эпифаунные, семиинфаунные, инфаунные, сверлильщики), растительоядные формы, детритофаги, хищники и падалеяды; много было паразитов, особенно

среди гастропод. Сверлильщики были представлены губками, мшанками, **двустворками**, водорослями.

Типичные для тропических морей рифовые сообщества состояли из рифо-**строителей** — кораллов (среди которых преобладали **герматипные**) и **кораллиновых** водорослей, а также инкрустирующих мшанок, фораминифер и серпулид, разнообразных двустворок (цементировавшихся и сверлящих), цементировавшихся гастропод и брахиопод. **Рифолюбями** были двустворки - **эпифаунные биссусные, семиинфаунные** и **инфаунные** сестонофаги, реже **детритофаги**, растительоядные и хищные **гастроподы**, сверлящие губки, **сипункулиды**, морские ежи, циррипедии, крабы, якорные **брахиоподы, остракоды**, несверлящие губки, офиуроидеи, одиночные кораллы, нецементировавшиеся **фораминиферы** и мшанки. Преобладали сестонофаги, особенно неподвижно прикрепленные, миксофаги (кораллы); много было хищников, **детритофагов**, растительоядных.

В **области** глубоководного шельфа больше всего было двустворчатых моллюсков - **эпифаунных** (особенно способных плавать) и **инфаунных сестонофагов**, а также инфаунных детритофагов; частыми были гастроподы (хищные, сестонофаги, детритофаги, **падаляды**), **скафоподы**, морские ежи, одиночные кораллы, остракоды, фораминиферы; встречались брахиоподы, **серпулиды** и более редко - представители других систематических групп. Сестонофаги, детритофаги и хищники имели примерно одинаковое значение, а растительоядные практически отсутствовали.

ДИНАМИКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО И ЭТОЛОГО-ТРОФИЧЕСКОГО СОСТАВА БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ В ТЕЧЕНИЕ ФАНЕРОЗОЯ И ЕЕ ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ

В предыдущей монографии (Невесская, 1998), в очерках по палеозою, и в этой работе, в очерках по мезозою и кайнозою (см. гл. I), был приведен конкретный материал по изменению состава бентосных сообществ в морях от кембрия до неогена на прибрежном мелководье, мелководном и глубоководном шельфе и в зоне формирования органогенных построек. В этой, заключительной, главе представляется важным подвести некоторые итоги.

Следует подчеркнуть, что ссылки на литературу, которая использована для раздела II.1 и частично для других разделов этой главы, следует искать в очерках по периодам, причем для палеозоя (кембрий-пермь) — в монографии Л.А. Невесской (1998).

II.1. УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ МОРСКОГО БЕНТОСА В ФАНЕРОЗОЕ

На развитие и распространение морского бентоса оказывали влияние многие внешние факторы: соленость, характер грунта, содержание кислорода и других элементов в придонном слое воды и в грунте, температура, наличие и характер пищевых ресурсов и т.д. (Невесская, 1998).

Все эти факторы, в свою очередь, зависели от ряда других: характера палеогеографии, уровня Мирового океана и связанного с ним соотношения морей и суши и распространения краевых и эпиконтинентальных морей, распределения океанических течений и вертикальной циркуляции водных масс, климата и выраженности температурных градиентов, типа осадконакопления, степени развития вулканической деятельности, принося с суши питательных веществ.

Рассмотрим отдельно каждый из этих факторов и его возможное влияние на развитие органического мира морей и океанов.

II.1.1. ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ

Особенности палеогеографии определялись распределением континентов и разделявших их океанов и морей. В свою очередь расположение континентов и океанов влияло на систему течений, климатические условия (в том числе на возникновение ледниковых покровов в высоких широтах), определяло возможность миграций представителей бентоса и соответственно степень провинциализма или космополитизма биоты.

В начале кембрия основные материи - Гондвана, Лаврентия, Балтика, Китай — были сближены, располагаясь в приэкваториальной области и, возможно, образовывали единый континент - Палеопангею. В это время Земля переживала геократический этап своего развития. Затем Палеопангея распалась, материи

разошлись, хотя их истинное положение остается спорным; они, скорее всего, унаследовали широтное расположение, не удалившись далеко от экватора.

В ордовике существовал обширный континент - Гондвана, объединявший Антарктиду, Австралию, Индию, Переднюю и Малую Азию, Южную Америку и Африку, а также континенты Лаврентия (**бóльшая** часть Северной Америки и Гренландия), Балтика (Северная и Восточная Европа), Сибирь (Сибирская платформа) и ряд микроконтинентов. Южный полюс располагался на территории **Гондваны**, а вся она занимала области как высоких, так и низких широт. Лаврентия и Сибирь находились в приэкваториальной области, а Балтика — в средних широтах. Существовал палео-Тихий океан, а Гондвану от Лаврентии и Балтики отделял океан Тетис, или Палеотетис. В течение всего ордовика царил талассократический режим.

В силуре бóльшая часть Гондваны находилась в высоких широтах, и только Австралия и некоторые другие районы располагались вблизи экватора. Лаврентия, Балтика, Сибирь, Казахстан, Китай занимали низкие и средние широты. Между Гондваной, с одной стороны, и Лаврентией и Балтикой, с другой, существовал океан Палеотетис, а между Сибирью, Лаврентией и Балтикой - Уральский океан. Моря и океаны занимали большую площадь.

В девоне продолжали существовать те же континенты и океаны, что и в силуре. В начале девона Лаврентия и Балтика образовывали единый континент — Лавруссию, или Еврамерику, а позже либо оставались соединенными, либо разделились. Южный полюс сохранил свое положение на территории Гондваны (в южной Африке). Начало девона характеризовалось **геократическим** режимом, а затем площадь, занятая океанами и морями, начала увеличиваться вплоть до второй половины позднего девона, когда произошло сокращение этой площади за счет регрессии.

В раннем карбоне, возможно, палеогеографическая картина была близка к девонской, но позже (или уже в раннем карбоне) произошло слияние континентов Гондвана, Лавруссия (Еврамерика), Сибирь и Казахстан. Палеотетис превратился в узкий пролив, а Уральский океан практически закрылся. Образовавшийся огромный материк — Пангея - был вытянут в долготном направлении от Южного полюса, находившегося в раннем карбоне в южных районах Африки, а в позднем - на территории Антарктиды, почти до Северного полюса, как и в **раннем** и среднем палеозое находившимся в области палео-Тихого океана. Таким образом, в начале позднего палеозоя произошли резкие изменения в расположении континентов и океанов, что должно было отразиться на общем климате, климатической зональности, системе течений в океанах и на других факторах, что и произошло. Площадь морей и океанов в карбоне была значительной, уменьшившись во второй половине этого времени.

В пермское время Пангея занимала то же положение, что и во второй половине карбона, ее омывали воды палео-Тихого океана и его залива - Палеотетиса, глубоко вдававшегося в Пангею. В позднепермское время, возможно, существовали проливы и промежуточные бассейны, через которые осуществлялась связь Палеотетиса с восточными районами палео-Тихого океана. С позднепермского времени начался **геократический** период истории Земли, продолжавшийся в триасе, когда почти вся поверхность современных континентов была свободна от морей. Продолжалось существование Пангеи, располагавшейся от полюса до полюса и окруженной **эпиконтинентальными** морями, открывавшимися в палео-Тихий океан и Палеотетис. Возможно наличие пролива, разделявшего Лавразию и Гондвану и соединявшего восточную часть палео-Тихого океана с Палеотетисом.

В **позднетриасовое** или раннеюрское время начался распад Пангеи, и между Гондваной (Южная Америка - Африка) и **Лавразией** (Северная Америка) возник

прото-Атлантический океан. В позднеюрское время произошло разделение Гондваны на западную (Южная Америка, Африка) и восточную (Антарктида, Австралия, Индия), за счет образования пролива между южной частью Южной Америки и Южной Африкой, с одной стороны, и Антарктидой, - с другой. Западная часть океана Тетис соединялась с палео-Тихим океаном **эпиконтинентальным** или настоящим океаническим проливом. Почти в течение всего юрского времени режим был талассократическим. С конца же юры площадь Тетиса начала уменьшаться. Начало распада Пангеи несомненно вызвало значительное изменение системы течений и климата.

К началу мелового периода существовали три самостоятельных континента - Лавразия (Северная Америка и **большая** часть Евразии), Восточная Гондвана (Антарктида, Австралия, ? Индия) и Западная Гондвана (Южная Америка и Африка). Между Лавразией и Гондваной протягивался **циркумглобальный** океан Тетис; на месте Северной Атлантики продолжало существовать эпиконтинентальное море, а между Южной Америкой и Африкой произошло открытие Южной Атлантики. Западная и Восточная Гондвана отодвигались друг от друга и между ними образовался Южный океан. Индия уже в начале раннемелового времени отчленилась от Восточной **Гондваны** и начала передвигаться к северу, что привело к постепенному сужению океана Тетис. Разделились и Австралия и Антарктида, так что Восточная Гондвана перестала существовать как единый континент. Царил талассократический режим, в частности возникли многочисленные эпиконтинентальные моря, особенно обширные в позднемеловое время в центре Северной Америки, на месте современной Европы, в северной части Африки, в Западной Сибири и пр.

В палеогене в Северном полушарии **располагались**: Европа, представлявшая в западной части архипелаг островов, Азия и Северная Америка, соединявшиеся через Берингов мост, а в южном полушарии - Южная Америка, Антарктида и Австралия. Последние начали разделяться, возможно, еще в конце мелового периода и окончательно разделились в конце эоцена. Африка находилась частично в северном, частично в южном полушарии. В палеоцене Индия была еще, вероятно, южнее экватора, а в эоцене слилась с Азией. Материки разделялись Тихим, Атлантическим, Индийским и Северным Ледовитым океанами и океаном Тетис, причем в течение палеогена Атлантический, Индийский и Северный Ледовитый океаны постепенно расширялись, а размеры океана Тетис уменьшались по мере сближения Африки с Евразией и передвижения Индостана на север. Первая половина палеогена была талассократической, и существовали крупные **внутриконтинентальные** моря на территории Европы и Северной Азии. В конце же палеогена начался **геократический** этап. К этому времени в целом сформировалась современная структура Земли, так что в неогене произошли немногие изменения, в частности замыкание Тетиса на востоке в начале миоцена и на западе - в конце миоцена, возникновение Панамского перешейка между Северной и Южной Америкой и прекращение связи Азии и Северной Америки за счет разрушения Берингова моста.

Таким образом, в течение фанерозоя изменения палеогеографии были огромными. Наиболее впечатляющими из них были: распад палео-Пангеи в течение раннего кембрия, образование Пангеи в карбоне, распад ее, начавшийся в конце триаса и продолжавшийся в юрское, меловое и палеогеновое время, открытие Северной Атлантики в юре и Южной Атлантики - в меловое время, формирование всех современных океанов и континентов в конце палеогена, соединение Южной и Северной Америки и замыкание океана Тетис - в неогене.

Глобальные изменения уровня океана вызывались различными причинами: распадом суперконтинентов, изменениями объема ледниковых покровов континентов, подъемом и опусканием срединных океанических хребтов и изменением в этой связи объема океанических бассейнов, в меньшей степени — осадконакоплением в океанах, что изменяло емкость океанических котловин, изменением объема воды, изменением формы и величины геоида, перемещением полюсов, изменением скорости вращения Земли (Donovan, Jones, 1979; Hallam, 1984a, 1992; Найдин, 1985; Kremp, 1993; Chiese et al., 1995). Так, по данным Н.Е. Невесского (1997), форма Земли не была постоянной, а менялась от менее сплюснутой до более сплюснутой, что могло влиять на трансгрессивно-регрессивный режим. По-видимому, этот процесс имел свою ритмику в течение всей истории Земли, в том числе и в **фанерозое**.

На фоне основных трансгрессий и регрессий отмечались и кратковременные эвстатические изменения уровня, длившиеся около 2 млн лет и меньше (Ross, Ross, 1985b).

Кроме глобальных изменений уровня Океана, вызывавших широкие трансгрессии и регрессии, большую роль играли местные тектонические движения тех или других участков побережья, вызывавшие локальные трансгрессивно-регрессивные явления в отдельных районах.

Воздействие трансгрессивно-регрессивных событий на эволюцию морских организмов несомненно, но по поводу того, при каких условиях эволюция шла быстрее, существуют разногласия. Так, ряд авторов (Kauffman, 1978a, b; Voigt, 1995 и др.) считает, что ускорение эволюции, как правило, было связано с регрессиями, т.е. имело место в стрессовых ситуациях, когда как, по М. Куперу (Cooper, 1977), наоборот, быстрые эволюционные изменения происходили во время трансгрессий.

Подъем уровня океана приводил к обширным трансгрессиям и значительному увеличению площади морей, в том числе мелководных шельфов и возникновению многих **эпиконтинентальных** морей, что создавало новые местообитания для бентоса, а также способствовало широкому распространению и смешению организмов различного биогеографического происхождения, вымиранию провинциальных эндемиков и возникновению **космополитных** фаун. В то же время на начальных этапах крупных трансгрессий могли возникать **аноксические условия** на шельфах вследствие подъема обескислороженных глубинных вод (Hallam, 1977; Legett et al., 1981; Schlanger et al., 1987; Arthur et al., 1987a; Wilde, 1987; Wilde et al., 1990; Wignall, Hallam, 1992, 1996 и др.).

Падение уровня и вызывавшиеся этим регрессии, наоборот, способствовали сокращению мелководных шельфов и площади эпиконтинентальных морей, т.е. исчезновению многих местообитаний и вымиранию занимавших их организмов. В эти периоды затруднялась миграция личинок **бентосных** форм и усиливался эндемизм за счет возникновения новых видов и родов, особенно в эпиконтинентальных морях, которые испытывали значительные колебания солености, температуры, турбидности и пр., что создавало для бентосных организмов стрессовые ситуации (Schopf, 1974; Simberloff, 1974; Hallam 1977, 1984a, 1985; Kauffman, 1978a, b; Wyatt et al., 1987; Voigt, 1995; S. Stanley, 1995).

Было показано также, что влияние на морскую биоту могли оказывать не только сами по себе трансгрессии и регрессии, но и их скорость (Rollins, Donahue, 1975).

В самом начале кембрия уровень Океана был низким, но уже вскоре начал заметно подниматься и стал наиболее высоким в позднеатдабанское и ботомское время, когда отмечалась широкая трансгрессия. С конца раннего кембрия и до конца периода происходили неоднократные колебания уровня, хотя он не опускался очень низко.

В начале ордовика начались подъем уровня и трансгрессия, максимум которых приходился на **ландейло** — карадок. Затем в позднем ордовике уровень моря резко упал.

В раннем силуре отмечалась широкая трансгрессия в связи с подъемом уровня за счет таяния ледников, образовавшихся в конце ордовика. В это время площадь морей занимала более 30% площади континентов и была наибольшей для всего фанерозоя (Сеславинский, 1995). Высокое стояние уровня продолжалось до позднего силура, когда начались падение уровня и регрессия, продолжавшиеся до начала девона. Со второй половины раннего девона вновь началась трансгрессия, максимум которой был в конце среднего - начале позднего девона, когда площадь моря стала такой же, как в раннем силуре. Конец позднего девона характеризовался резким падением уровня и регрессией.

В раннем карбоне, по одним данным (Ронов, 1994), отмечались повыше-ние уровня и **трансгрессия** с максимумом в визейское время, а затем до конца периода происходило падение уровня с некоторыми колебаниями. По другим данным (Сеславинский, 1991, 1995), наоборот, ранний карбон характеризовался регрессией, в первой половине позднего отмечалась трансгрессия, а затем началось падение уровня. Во всяком случае вторая половина позднего карбона была в целом регрессивной, возможно, с кратковременными трансгрессивными эпизодами.

В пермское время падение уровня и регрессия продолжались, кратковременно прерываясь в ранней перми. Максимум падения уровня достигло в конце пермского периода, когда уровень моря был на несколько десятков метров ниже современного.

Такая же обстановка была в начале триаса, а затем начался подъем уровня, хотя последний оставался ниже 100 м. В конце триаса уровень упал вновь до отметки, близкой к современному уровню, или даже несколько более низкой.

Юрское время (кроме самого начала, когда уровень был близок к современному) отмечалось высоким стоянием уровня моря и крупными трансгрессиями, которые чередовались с регрессиями, не сопровождавшимися тем не менее сильным падением уровня.

В меловое время в целом уровень был высоким, особенно в позднем мелу, и только в начале и в конце был около 100 м, причем конец позднего мела (Маастрихт) характеризовался резким падением и глобальной регрессией.

В палеогене, особенно в палеоцене и эоцене уровень моря был высоким (200–250 м), лишь кратковременно падая, но обычно не ниже + 100 м от современного. На границе эоцена и олигоцена уровень упал, и несколько раз в течение олигоцена был ниже современного (до -20 — 30 м), а в конце олигоцена, возможно, и до -100 м.

В первой половине неогена уровень моря был выше современного, но не более, чем на 50 м, в конце миоцена резко понизился до -30 м или даже до -100 м, а в плиоцене колебался около современных отметок (Hallam, 1984; Naq et al., 1987, 1988).

Таким образом, основными талассократическими этапами были ордовик - силур, средний - поздний девон (с кратковременной регрессией в конце девона), почти все юрское и меловое время (кроме самого конца мела), а **геократический** режим был характерен для начала кембрия, начала раннего девона, поздней Перми - среднего триаса и олигоцен - четвертичного времени.

Наиболее глубоко уровень океана падал на границе перми и триаса, в олигоцене, на границе миоцена и плиоцена и в плейстоцене. Значительные регрессии в связи с падением уровня отмечались также на границе ордовика и силура, в позднем девоне и на границе мела и палеогена (рис. II. 1.1. и II. 1.2).

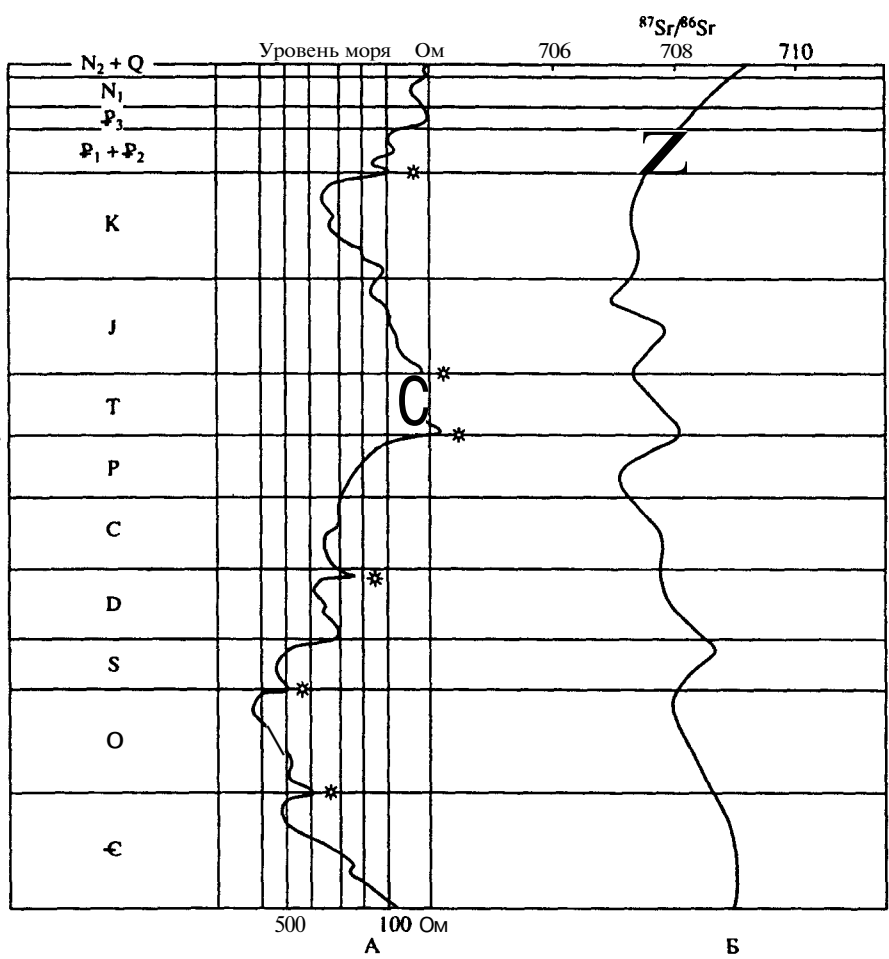


Рис. 11.1.1. А - эвстатическая кривая для фанерозоя; Б - кривая изменения отношения $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ (Hallam, 1984a, рис. 6)

Звездочками указаны события массовых вымираний, по Newell, 1967

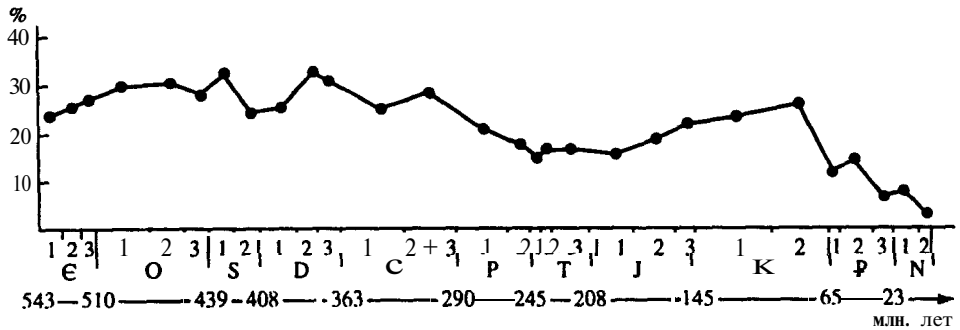


Рис. 11.1.2. Трансгрессии и регрессии на континентах в фанерозое (Сеславинский, 1995, рис. 2)

Площади морей в % к общей площади континентов

Климат, т.е. баланс тепла на поверхности Земли, определяется солнечной **радиацией**, получаемой верхними слоями атмосферы, составом атмосферы, и в частности содержанием парниковых газов, и характером земной поверхности (распределение суши и морей, соотношение их площади, рельеф суши) (Barron et al., 1980; Barron, 1983, 1985; Van der Voo, 1988).

К причинам климатических изменений относятся: колебания уровня океана, изменения палеогеографии, системы океанической циркуляции и структуры водных масс в океанах, степени приноса вулканической пыли, концентрации парниковых газов, а также изменения орбитальных параметров и некоторые астрономические факторы (Frakes, 1986 и др.).

Обычно при высоком уровне и трансгрессии климат был теплым и выровненным, широтные температурные градиенты - низкими; снижение уровня океана и регрессия, как правило, ассоциировались с усилением неравномерности климата и **похолоданием**, особенно в области средних и высоких широт, и соответственно — с увеличением резкости температурных градиентов.

При расположении континентов вблизи полюсов климат, как правило, был холодным, и могли развиваться оледенения, а при низкоширотном положении материков обычно повсеместно господствовал теплый климат. Однако полярное расположение континентов было **обязательным**, но не главным условием возникновения оледенений, а основной причиной последних были климатические минимумы, возникавшие вследствие различных причин.

Установление теплого ровного климата могло быть результатом наличия теплых глубинных вод и их воздействия через циркуляцию на поверхностные воды (Oglesby, Saltzman, 1990).

Потепление климата могло быть также следствием "парникового эффекта", вызванного увеличением содержания парниковых газов в атмосфере за счет усиленной вулканической деятельности (Berner et al., 1983; Будыко и др., 1985).

В свою очередь и климат взаимно влиял на циркуляцию атмосферы и гидросферы, уровень океана, характер **осадконакопления** и пр.

В истории Земли отчетливо происходило неоднократное чередование ледниковых (холодных) и безледниковых (теплых) условий — ледниковой и безледниковой биосфер, по Н.М. Чумакову (1995), причем безледниковый климат резко доминировал в геологической истории (Brooks, 1926; Чумаков, 1978, 1986, 1995 - см. рис. II.1.3; Вагон, 1983 и др.). Предполагается, что на эпохи безледникового климата падает около 80% фанерозоя (Spicer, Corfield, 1992).

Ледниковые условия связаны с появлением многолетней **криосферы**, объединяющей ледники, многолетние снега, льды и мерзлоту равнин и шельфов, низких и средних гор. Таким образом, для холодной биосферы характерны постоянные полярные ледовые шапки, эпизодические ледниковые покровы или многолетняя мерзлота на суше в средних широтах, развитие **психросферы** в океанах, пониженная температура, интенсивная циркуляция в атмосфере и гидросфере (вентиляция глубинных вод и активные круговые течения), низкий уровень океана, высокие темпы эрозии и осадконакопления, низкое содержание углекислоты в атмосфере, контрастная климатическая и ландшафтная зональность (Чумаков, 1995).

В течение периодов с холодным климатом (гляцио периодов) в средних и высоких широтах за пределами аридных зон господствовали соответственно холодно-умеренный и ледниковый климаты. В некоторые **гляцио периоды**, особенно во время максимальных оледенений ледниковый пояс подходил вплотную к аридным зонам в том полушарии, где располагались основные континенты; в противоположном полушарии в высоких широтах климат был холодным, а в средних широтах — холодно-умеренным (Chumakov, 1985).

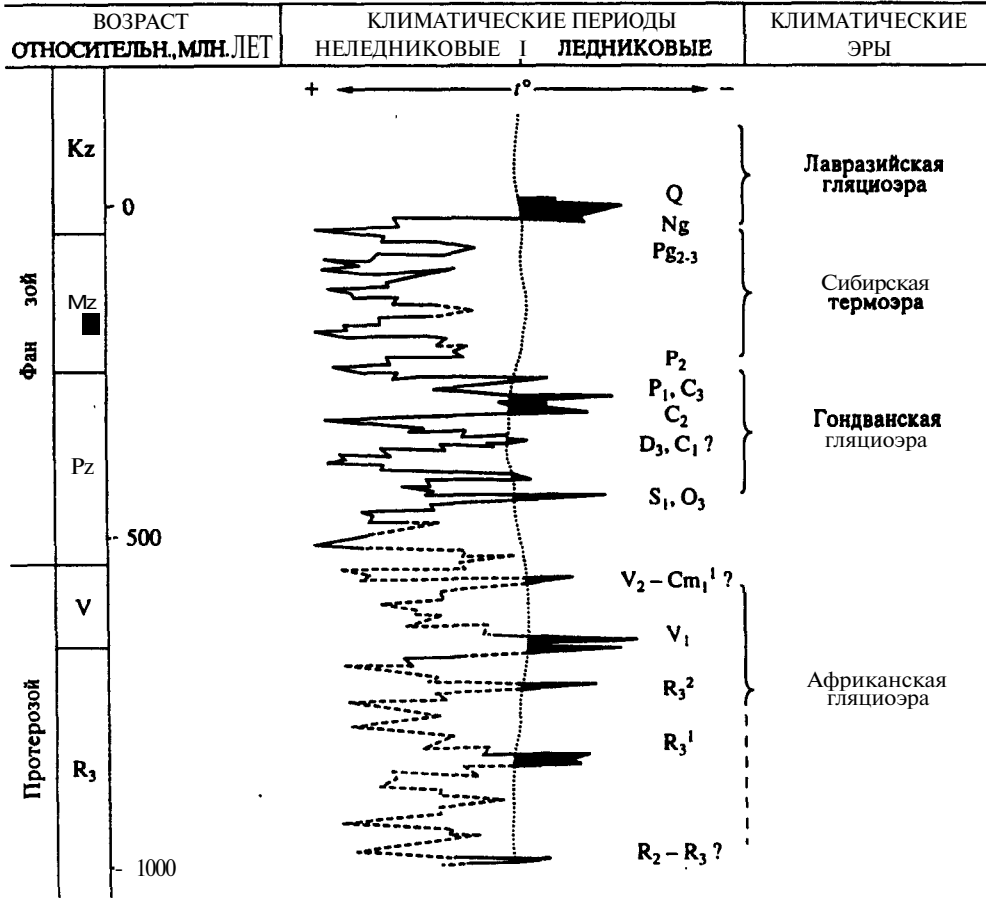


Рис. II. 1.3. Главные климатические события на Земле в протерозое и фанерозое (по Чумакову, 1995, рис. 2)

Для теплой (безледниковой) биосферы были характерны отсутствие многолетних **криосфер**, хотя в приполярных районах временами могло происходить сезонное замерзание бассейнов и имел место ледовый разнос при умеренно-холодном климате.

В целом же в безледниковые эпохи средняя температура была более высокой, а климатическая зональность менее контрастной, чем ныне, уровень океана выше, что вызывало широкое распространение **шельфовых** и **внутриконтинентальных** морей; глубинные океанические воды были теплыми, а циркуляция в гидросфере менее интенсивна, биогеографическая дифференциация была слабо выражена.

Климатическое, а следовательно и биогеографическое районирование Земли значительно отличалось в течение гляциопериодов и термопериодов в средних и высоких широтах (**60–90°**), тогда как в низких широтах аридные зоны, разделенные экваториальной гумидной, были расположены достаточно постоянно, хотя ширина экваториального пояса менялась, сужаясь в течение оледенений за счет расширения аридных зон.

Все эти изменения климата несомненно влияли на морскую фауну и флору: некоторые виды вымирали, их место занимали вновь возникшие, разрушались одни сообщества и развивались другие, и чем более резкими были колебания клима-

тических условий, тем сильнее было их воздействие на морскую биоту (Fossils et climate, 1984 и др.).

Помимо климатических циклов большой длительности (млн лет) имели место изменения климата Земли под воздействием изменения орбиты, длительность которых 20–100 тыс. лет (циклы Миланковича). Эти циклы обуславливали вариации количества солнечной радиации, получаемой Землей, и широтное и сезонное распределение этой радиации и соответственно вызывали изменения **биоты** в частности через географическую изоляцию и перипатрическое видообразование компонентов сообществ (Bennet, 1990).

Как уже было отмечено, в течение фанерозоя климатические условия неоднократно менялись. Так, климат в раннем кембрии — первой половине среднего и во второй половине позднего был жарким: в **эпиконтинентальных** морях приэкваториальной области температура вод поднималась до 30 и более градусов. Климатическая зональность была слабо выражена, и климатические градиенты полюс - экватор были низкими. Во второй половине среднего и первой половине позднего кембрия отмечались некоторое похолодание и повышение температурных градиентов, однако, климат повсюду был не холоднее субтропического.

Относительно климатических условий первой половины раннего ордовика мнения расходятся: или в это время условия были теплыми или умеренно холодными, а температура начала повышаться только во второй половине раннего или в среднем ордовике, и затем теплый климат сохранялся до конца среднего или начала позднего ордовика, когда началось глобальное похолодание, не захватившее только приэкваториальную зону. Похолодание привело к оледенению, максимум которого отмечался в позднем **ашгилле**. Климатическая зональность в это время была наиболее резко выражена.

В начале раннего силура сохранялся умеренно холодный климат с резкими широтными температурными градиентами; местами продолжали существовать ледниковые покровы. Затем началось существенное потепление и произошло снижение климатических градиентов. В конце силура вновь проявилось похолодание; может быть, похолодания отмечались и раньше, но были кратковременными.

В раннем девоне температурные широтные градиенты были высокими, так что в высоких широтах климат был умеренным, а в низких господствовали теплые условия; большие территории были охвачены аридизацией. В среднем и в первой половине позднего девона климат повсеместно стал теплым; в низких широтах господствовали **гумидные** условия, в более высоких располагался аридный пояс. Климатическая зональность была нерезкой. В конце позднего девона в приполярных областях Южного полушария возникли очаги оледенений, но имело ли место глобальное похолодание - остается неясным. Во всяком случае ряд исследователей считает, что конец девона был ледниковым периодом.

Ранний карбон характеризовался влажным тропическим климатом и слабо выраженной климатической зональностью. В конце раннего карбона и в начале среднего произошло похолодание в высоких широтах, а в приэкваториальной зоне, наоборот, отмечено повышение температуры. Климатическая зональность стала более явственной, началось оледенение в Южном полушарии. В позднем карбоне оледенение расширилось, температурные широтные градиенты стали очень высокими (как в четвертичное время).

Такие же условия продолжали иметь место в раннепермское время: в высоких широтах царил ледниковый климат, в средних - умеренно холодный. В позднепермское время началось потепление, и ледники стали таять. На фоне этого потепления наблюдались кратковременные похолодания. Воды океанов и морей оставались холодными, теплые же условия были только в области океана Палеотетис.

В раннем и среднем триасе климат был повсеместно теплым, климатические градиенты низкие. В конце среднего триаса произошло похолодание, а в позд-

нетриасовое время вновь началось потепление, и во второй половине этого времени отмечался климатический оптимум.

В течение всего юрского времени климат в целом был теплым и влажным, близким к тропическому ("парниковое состояние", по Фишеру, 1986, или теплая биосфера, по Чумакову, 1995), хотя имели место некоторые колебания. Так, минимумы отмечались для начала ранней юры и конца средней, а максимумы - для конца **раннеюрского**, середины среднеюрского и конца **позднеюрского** времени. Климатическая зональность была умеренно выражена.

В меловое время почти везде сохранялся теплый климат, широтные градиенты температуры были невысокими, хотя в течение некоторых кратковременных интервалов в высоких широтах существовали умеренно-холодные условия. В самом конце Маастрихта, по-видимому, произошло значительное похолодание, а затем на границе с палеоценом температура, возможно, снова повысилась.

В палеогене вначале (палеоцен) климат был однородно теплым с кратковременными похолоданиями. Первая половина эоцена была временем климатического оптимума: повсеместно климатические условия были теплыми, а температурные градиенты - низкими. В конце среднего эоцена началось похолодание, длившееся до конца палеогена. В конце эоцена возникли ледовые покровы в Антарктике, начала формироваться психосфера, широтные температурные градиенты стали резкими. Вероятно, именно в это время сформировались основные черты современных **шельфовых зон** (Невесский, 1982а, б).

В олигоцене эти процессы **продолжались**, прерываясь кратковременными потеплениями.

В неогене климатические условия менялись неоднократно: в раннем миоцене и начале среднего - теплый и ровный климат, широтные температурные градиенты низкие; во второй половине среднего миоцена сформировалось покровное оледенение в Антарктиде, отмечались общее похолодание и резкие температурные градиенты; в позднем миоцене — сначала **потепление**, а затем похолодание, сопровождавшееся повышением температурных широтных градиентов, так как в низких широтах в течение этого же интервала произошло потепление; в начале плиоцена климат стал теплее современного, а затем началось похолодание с кратковременными потеплениями. Возник ледовый покров в Арктике. В позднем плиоцене временами было холоднее, чем ныне.

Итак, в целом большая часть фанерозоя характеризовалась существованием теплой (безледниковой) биосферы. Наиболее длительными интервалами теплого климата были кембрий (кроме самого начала) и ордовик (кроме конца), силур (кроме начала) - девон (кроме конца) и весь мезозой и начало третичного времени. Основные же похолодания, сопровождавшиеся оледенениями, были в конце ордовика, в позднем карбоне — ранней перми, в конце эоцена - олигоцене и в плиоцене - четвертичном времени. Менее резко выраженные похолодания отмечены для конца девона, второй половины среднего миоцена и конца позднего миоцена.

II.1.4. ЦИРКУЛЯЦИЯ ВОДНЫХ МАСС

Большое значение для морской **биоты**, особенно бентоса имел характер вертикальной циркуляции водных масс, при ослаблении которой в придонном слое могли возникать аноксические (бескислородные) условия. Тип же циркуляции был тесно связан с изменениями уровня моря и климатическими условиями (Legett et al., 1981; Berggren, 1982 и др.).

Аноксические периоды обычно ассоциировались с повышением уровня океана и теплым климатом, когда создавались условия для увеличения содержания *Sorg*. Это вело к уменьшению количества кислорода и подъему зоны с минимальным

содержанием кислорода, а также к захоронению в донных осадках большого количества органического углерода и формированию черных сланцев. Создавшиеся на дне условия были губительны для большей части бентоса (состояние "G", по Legett et al., 1981).

В течение быстрой трансгрессии аноксия распространялась на мелководья шельфов краевых и **эпиконтинентальных** морей (Legett et al., 1981; Schlanger et al., 1987; Arthur et al., 1987; Wilde, 1987).

Интенсивное отложение Сорг и возникновение аноксических условий могли происходить и в связи с активной и обильной вулканической деятельностью, и тогда аноксическое событие имело место глобально во всех бассейнах независимо от их климатического режима и характера океанической циркуляции (Arthur et al., 1987).

Поскольку во время аноксических событий концентрация пищевых ресурсов в поверхностных водах была пониженной, а, следовательно, усиливалась конкуренция за эти **органические** ресурсы, скорость видообразования наннопланктона в эти периоды увеличивалась, хотя общее количество его было низким (Roth, 1987, 1989).

Увеличение интенсивности циркуляции и восстановление хорошей аэрации водных масс происходили при понижении уровня моря и связанных с этим регрессиях. При этом, как уже говорилось, обычно наступало похолодание и усиливалась неравномерность климата, а, следовательно, повышалась резкость температурных градиентов (состояние "O", по Legett et al., 1981).

Аноксические явления в палеозое были характерны для раннего, среднего и начала позднего кембрия (Wilde, 1987; Berry et al., 1989), для середины среднего (лландейло - начала позднего (начало ашгилла) ордовика, для раннего силура (лландовери - начала венлока), позднего девона (граница франа и фамена) (Legett et al., 1981; Berry et al., 1989). Возможно, аноксия имела место на границе перми и триаса (Holser et al., 1991; Wignall, Hallam, 1992, 1996). Многочисленными были такие эпизоды в мезозое, особенно в юрское и меловое время. В юре аноксические условия возникали в раннем синемюре, в плинсбах - тоарское время, в келловее и раннем титоне (Hallam, 1981d, 1984a; Jenkins, 1988; Oschmann, 1990), а в меловое время - в позднем барреме - альбе, на границе сеномана и турона и во второй половине позднего мела (Schlanger, Jenkins, 1980; Hallam, 1984a; Roth, 1989).

В аноксические периоды широко распространялись анаэробные и **дизаэробные** обстановки. Первые были практически непригодными для обитания скелетного бентоса, а во вторых жили наиболее **эвриоксифионтные** формы, причем большую роль для **бентосных** организмов играло здесь наличие пригодного для поселения субстрата (Pashin, Ettensohn, 1992). В **дизаэробных** условиях обычно были распространены **специалисты-хемосимбионты** (Etter, 1995).

II.1.5. ВУЛКАНИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Активизация вулканической деятельности, непосредственно связанная с тектонической активностью, также оказывала большое влияние на биоту Земли, в том числе и морскую, вызывая кислотные дожди, облака вулканической пыли, ослабляющие солнечную радиацию, отравление вод вулканогенными компонентами, обогащение атмосферы CO_2 и парниковый эффект. Особенно сильное воздействие все эти последствия оказывали на **фито-** и зоопланктон.

Сходные результаты могли иметь и **импактные** события (L. Alvarez et al., 1980; W. Alvarez et al., 1984 и др.), хотя, скорее всего, только событие на границе мела и палеогена может быть отнесено за счет импакта, а остальные (ордовик/силур, **фран/фамен**, пермь/триас), определенные по наличию иридиевой аномалии, имели земное происхождение за счет вулканизма (Donovan, 1987; Courtillot, 1994).

П.1.6. ОСАДКОНАКОПЛЕНИЕ¹

В фанерозое, по сравнению с предыдущей протерозойской эпохой, в составе питающих провинций ведущее значение приобрели осадочные породы (Холодов, 1993). Основными типами осадков шельфа были **терригенные** (галечные, песчаные, **песчано-глинистые**, глинистые) и карбонатные, к которым в отдельные периоды присоединялись **эвапоритовые**, фосфоритовые, **кремнистые**, вулканогенные. Карбонатные, **фосфоритоносные** и кремнистые отложения обычно имели биогенный генезис.

Тип осадконакопления на шельфах определялся рядом долговременных факторов как глобальных, так и региональных. К глобальным относятся: 1) горизонтальные движения земной коры, вызывавшие подвижки основных континентальных блоков и соответственно изменения гидродинамической обстановки; 2) вертикальные движения земной коры, обуславливавшие трансгрессивно-регрессивные колебания уровня и преобразования шельфовых зон; 3) климатические изменения. Среди основных региональных факторов могут быть выделены местные движения шельфовых зон, изменения режимов питания отдельных регионов **терригенным** материалом, долговременные изменения морфологии шельфов и берегов и системы течений, географическое положение данного участка шельфа и т.д. (Невесский, 1976, 1982а, б; Ионин и др., 1985 и др.).

Терригенные осадки, как правило, были широко распространены в холодные периоды, обычно совпадавшие с регрессиями, а при теплых климатических условиях такие осадки были характерны для шельфов высокоширотных морей и прибрежных участков всех шельфов, где имел место интенсивный принос терригенного материала.

Глобальные эпохи карбонатакопления (Wilson, 1975; Эволюция карбонатакопления..., 1988; Соррег, 1992 и др.), как правило, соответствовали эпохам теплого ровного климата (ранний кембрий, средний и первая половина позднего девона, средняя и поздняя юра, поздний мел — см. табл. П.1.1). В эти периоды были распространены отложения карбонатных платформ (в том числе тонкозернистые **илы**, давшие затем писчий мел), обширные карбонатные банки открытого шельфа, ракушечники прибрежных банок, **биогермные** постройки в лагунах и заливах, рифовые массивы в прибрежных районах, на отмелях, удаленных от берегов, на краях карбонатных платформ и в зонах перехода от континентов к океану (Кожухов, 1981, 1988). В периоды **рифобразования** осаждение карбонатного вещества на рифах шло, главным образом биогенным и **биохемогенным** путями (В. Кузнецов, 1986).

Эвапоритообразование также было приурочено в основном к термоэрам и интервалам аридизации климата (см. табл. П.1.1). Такие условия были характерны для раннего кембрия, поздней перми (кунгур), среднего девона (эйфель), поздней юры и неогена (**мессин**) (Жарков, 1981). Эвапоритовые осадки образовывались в областях с повышенной соленостью, неблагоприятных для большинства **бентосных** организмов, особенно обладавших раковинной.

Фосфогенез так же, как и другие процессы осадконакопления, происходил периодически (см. табл. П.1.1). Особенно выдающимися эпохами фосфоритонакопления были вендско-раннекембрийская, позднекембрийско-раннеордовикская, позднеордовикская, позднедевонская, позднекаменноугольная, позднепермская, позднеюрская, поздне меловая-раннепалеогеновая и олигоцен-современная (Ильин, 1989; Martin, 1996).

Причины массового накопления содержащих фосфор осадков до сих пор вызывают споры. Кембрийский этап связывается с развитием разнообразных и многочисленных организмов с фосфатной раковиной, хотя были ли причиной

¹ Раздел составлен Е.Н. Невесским

Таблица II.1.1. Распространение отдельных типов осадконакопления и главные изменения абиотических условий в фанерозое

Период	Уровень моря	Аноксические условия	Климат	Карбонатонакопление	Эвапоритообразование	Фосфатонакопление	Кремне-накопле-ние	Черно-сланцевые формации
N ₂	↓ Т		Х				+	
N ₁	↓		Х		М	+		
P	↓ В		х/о Т Т			+	+	
K	↓ В		Х Т	М		М	+	+
	В	+	Т	М				+
J	В	+		М	М	М		
	В	+	Т	М				+
	В	+						+
T	↓		Т					
P	↓		УТ		М	ЛОК		
			х/о х/о			+		
c	В?					+	+	
D	↓ В	+	Х?О	М		М	+	+
			Т	М	М		+	
S	↓ В	+	Т					
	↓ Т	+	Х/О			М		+
O	В	+	Т			+		+
	↓ Т	+	Т			+		+
e	В	+	Т	М	М	М		+

+ - наличие тех или других условий или типов осадконакопления; i - резкое падение уровня моря; Т - резкий подъем уровня моря; В - высокий уровень моря; ЛОК - локальное развитие тех или других осадков; М - массовое распространение тех или других осадков; О - оледенения; Т - теплый климат; У - умеренный климат; Х - холодный климат

появления форм с такого типа раковины повышенное содержание фосфора в воде или же способность организмов извлекать фосфор из воды при его обычном содержании — остается неясным. Что касается мезозойско-кайнозойских этапов **фосфоритообразования**, то они коррелируются с интервалами высокой аккумуляции органического вещества, возникшего вследствие высокой продуктивности фитопланктона в районах апвеллингов (Parsons, 1989) или же с повышенным приносом соединений фосфора из кор выветривания, сформировавшихся при высоких температурах и влажности (Занин, 1981).

Возможно также, что фосфатизация раковин отмерших моллюсков, фораминифер и других групп была результатом замещения карбонатного материала фосфатом (Pietzner, Richter, 1986).

Отложение богатых органическим веществом илов, затем превратившихся в черные сланцы (середина кембрия; граница кембрия и ордовика; начало силура; поздний девон, граница франа и фамена; ранняя юра, ранний **синемюр** и **плинсбах-тоар**; поздняя юра, ранний титон; ранний мел, поздний баррем-альб; поздний мел, граница **сеномана** и турона - см. табл. II.1.1) происходило в аноксических условиях, возникавших в начале крупных трансгрессий при подъеме глубинных обедненных кислородом вод в верхние водные слои.

Образование горизонтов "черных сланцев" в мезозойских и кайнозойских морях могло идти и при быстрых флуктуациях уровня моря, когда усиливалось поступление в море повышенных количеств биогенных элементов, вымываемых из затопленных почвенных **горизонтов**, что вело к резкому увеличению продуктивности фито- и бактериопланктона, некоторые виды которого могли выделять токсины, губившие другие формы планктона, в частности известкового. В осадках возрастало количество органического вещества за счет безраковинных форм и увеличивалось количество CaCO_3 из-за сокращения доли фораминифер и кокколитофорид. Обилие в осадках органического вещества вело к накоплению токсичных тяжелых металлов и сероводорода и миграции последних в придонные слои воды, что вызывало сероводородное заражение и гибель многих **бентосных** организмов (Гаврилов, Копаевич, 1996).

Кремненакопление в палеозойских платформенных морях было ограниченным и наиболее значительным - в позднедевонском (франском) море северо-востока Восточно-Европейской платформы, где в придонные воды относительного глубоководья (глубины около 100 м) поступало большое количество **кремнекислоты**, в результате чего формировались так называемые **доманиковые** отложения (Яцков и др., 1995; Кузьмин и др., 1997). С мезозоя (в основном с мела) за счет расцвета диатомовых водорослей увеличилось количество аморфного кремнезема и абсолютные величины $\text{C}_{\text{орг}}$ в осадках. На платформенных шельфах мезозойских морей кремнистые осадки отлагались в периферической зоне относительно мелководных морей, окаймлявших континенты и острова (Хворова, 1983). В палеогене в океанической области возник экваториальный пояс **кремненакопления**, а затем еще два в областях более высоких широт (Лисицын, Богданов, 1983).

Обычно же кремнистые осадки были характерны для более глубоководных районов шельфа, либо для **холодноводных** морей высоких широт. Образование этих осадков, как правило, было обусловлено накоплением отмерших организмов с кремнистым скелетом как планктонных (радиолярии, диатомовые), так и бентосных (**спикулы** губок) и происходило в местах постоянного подтока вод, поставлявших кремнезем в условиях ослабленного терригенного накопления (Дистанов, 1986). Однако хотя состав осадков влиял в определенной степени на распределение бентоса, распространение тех или других организмов зависело больше от размерности частиц осадка и **его** структурных и текстурных особенностей, чем от минералогического состава. Так, на плотных карбонатных илах формировались совершенно другие сообщества, чем на жидких карбонатных илах; тонкозернистые грунты различного состава заселяли одни и те же формы, а грубозернистые пески и галечники любого состава — другие и т.д.

Большую роль в формировании и транспортировке осадочного вещества играли **бентосные** организмы, обеспечивавшие биофильтрацию и биотурбацию.

Характер осадков определял распределение сообществ по площади шельфов в каждом интервале времени, но в целом изменение типа осадконакопления в течение **фанерозоя**, по-видимому, не относилось к основным факторам, влиявшим на развитие бентоса.

II.1.7. СОЛЕННОСТЬ

Соленость Океана в течение фанерозоя не подвергалась большим изменениям, кроме пермского и, возможно, кембрийского периодов. Во второй половине перми соленость океана могла падать до **30–31,5%**, а в **эпиконтинентальных** морях, площадь которых была сокращена из-за регрессии, падение солености могло быть еще больше. Причинами этого были изоляция концентрированных рассолов в океанических глубинах, сокращение мелководных морей и дополнительное опреснение эпиконтинентальных и **шельфовых** морей водами суши (Fischer, 1964; Жарков 1981).

В раннетриасовое время, особенно в начале, хотя соленость восстановилась, содержание сульфатов и отношение Mg/Ca могли оставаться повышенными (Railsback, Anderson, 1987).

В остальные периоды фанерозоя соленость Мирового океана была нормальной, хотя в эпиконтинентальных морях и в прибрежной части краевых бассейнов могла значительно колебаться.

Что касается изменения химизма вод фанерозойских морей, то они были постепенными и отражали крупномасштабную цикличность, обусловленную изменениями климата, состава атмосферы и других факторов (Holser, 1984), но влияние этих изменений химизма на **бентосную** биоту не выяснено. Более резкие и более кратковременные изменения химизма обычно имели локальное значение и объяснялись локальными изменениями гидродинамического режима, вулканической активности, аноксией в отдельных бассейнах и пр. (Holser, 1984).

II.1.8. ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ И СТЕПЕНЬ ПРОВИНЦИАЛИЗМА

Большинство авторов в работах, посвященных биогеографическому подразделению морей отдельных периодов, выделяет несколько основных палеобиогеографических подразделений (**царств, надобластей**), соответствующих климатическим поясам, наличие которых обусловлено широтной зональностью. Начиная с карбона - это Бореальная, Тропическая и Нотальная **надобласти** (или области).

Степень выраженности границ между этими областями зависела от степени резкости температурных градиентов экватор - полюс и была различной для разных интервалов времени.

Внутри этих крупных подразделений, в зависимости от различных палеогеографических и палеогидрологических факторов возникали биогеографические провинции, более или менее отличавшиеся явственно друг от друга.

Степень выраженности провинциализма, определявшаяся наличием преград для распространения **бентосных** организмов (крупные массивы суши, области больших **глубин**, морские течения, имевшие температуру, отличавшуюся от температуры прилегающих масс воды, участки повышенной или пониженной солености и пр.), оказывала большое влияние на развитие морского бентоса (Flessa, Thomas, 1985 и др.).

Исчезновение барьеров и вызванное этим снижение провинциализма могли привести к вымиранию эндемичных форм и последующему распространению **космополитных** фаун, состоявших из немногих переживших вымирание видов. Обычно развитие **космополитных** фаун было связано с периодами трансгрессий, а усиление провинциализма — с понижением уровня моря и регрессиями.

Наибольшим космополитизмом отличались фауны морей первой половины раннего кембрия, конца ордовика-начала силура, конца девона-раннего карбона, начала раннего триаса, начала ранней юры, конца ранней юры-начала средней, большей части позднего мела, среднего эоцена, а наиболее резко провинциализм

был выражен в начале девона, с середины карбона до конца первой половины перми, во второй половине триаса, в конце мелового периода, в олигоцене, неогене (особенно в плиоцене) и в четвертичном периоде.

II. 19. ПИЩЕВЫЕ РЕСУРСЫ

Для распространения и распределения морского бентоса определяющее значение имело наличие пищевых ресурсов, а именно питательных солей (нитраты, фосфаты), выносимых с суши реками, и органических веществ, которые находятся в виде растворенных в воде (РОВ), во взвеси (фитопланктон и бактериопланктон) и в детрите.

При этом следует иметь в виду, что количество азота, фосфора и углерода, поступавших в моря и служивших пищей для фитопланктона, было зависимо не только от океанографических условий (изменение уровня, степени вертикальной циркуляции и пр.), но и от развития наземной растительности и ее "мертвой биомассы" (растительная подстилка, торф, угли, почвенный гумус), удерживавших питательные вещества на суше. По мнению Г. Таппан (Таррап, 1988, 1992), вызванное последним постепенное сокращение поступающей в моря пищи обусловило эволюцию фитопланктона и появление групп, приспособленных к низкому уровню пищевых ресурсов - динофлагеллат и кокколитофорид в мезозое и кайнозое.

По соотношению влияния наземной растительности на развитие фитопланктона Г. Таппан (Таррап, 1986) в фанерозое были выделены 4 стадии. На I стадии (кембрий-ранний ордовик), до появления сосудистых растений, азот и фосфор выносились реками и выпадали с дождями, снабжая воды океана. В это время развивались планктонные цианобактерии и акритархи. Стадия II (средний ордовик-девон) началась появлением первых мелких сосудистых растений, ограниченных прибрежными болотами и болотистыми низменностями. Биомасса их была небольшой и степень удерживания углерода низкая. Среди фитопланктона господствовали акритархи и **празиофиты**. В позднем девоне расширилось распространение **васкулярных** растений (папоротники, **прогимноспермы**) и начался рост наземной биомассы, удерживавшей **Сорг** и ассоциировавшиеся с ним азот и фосфор, которые таким образом в меньшем количестве сносились в моря, вызывая тем самым сокращение питательных веществ и соответственно фитопланктона (количество акритарх уменьшилось, прازیофиты были обильны только локально).

В течение III стадии (карбон-пермь) происходило увеличение живой (папоротники, **гимноспермы**) и мертвой (торф, угли) биомассы, что вызвало очень сильное уменьшение сносимого в моря и океаны углерода, а также снижение в морских водах содержания азота и фосфора. Это привело к снижению продуктивности океанических вод, упадку пассивно питающихся сестонофагов и повышению роли **детритофагов** и **симбиотрофов**. Появились первые **динофлагеллаты**, приспособленные к низкому уровню пищевых ресурсов.

IV стадия началась с мезозоя. В триасе и юре на суше преобладали **гимноспермы**, а среди фитопланктона наряду с динофлагеллатами в юрское время появились многочисленные **кокколитофориды**. Но основные изменения произошли в позднемеловое время, когда на суше распространились **ангиоспермные** листопадные растения, что увеличило почвенный покров за счет развития мощных **гумусированных** почв и обусловило еще большую задержку питательных веществ (в частности фосфора) на суше, уменьшение питательных веществ в океане, вымирание кокколитофорид и появление диатомовых.

В палеогене и неогене этот процесс продолжался за счет распространения листопадных лесов, травяного покрова и формирования мощных почв. В составе фитопланктона начали преобладать диатомовые (табл. II. 1.2).

Таблица II.1.2. Распространение фитопланктона в фанерозое по данным: Tappan, 1968, 1970; Lipps, 1970; Pitrat, 1970; Tappan, Loeblich, 1973; Leggett et al., 1981; Knoll, 1989; Martin, 1996

Таксоны	V	e	O	S	D	C ₁	C ₂₊₃	p	T	J	K	p.	P ₂	P ₃	N ₁₊₂
Акритархи	+	оч мн	мн	оч мн	мн	+	p	p	+	+	+	p	+	+	p?
Цианобактерии	мн	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Динофлагеллаты	-	-	?	p	p	+	p	p	p	+мн	мн	+	мн	+	+
Кокколитофориды	-	-	-	-	-	-	-	-	-	мн	мн	+	мн	+	+
Силикофлагеллаты	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+мн	+	+	+	N ₁ мн N ₂ p
Диатомовые	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	мн	мн
Зеленые водоросли	-	+	+	+	+	мн	мн	мн	+	+	+	+	+	+	+

оч. мн - очень много; мн - много; + - обычные; p - редкие

Существенно отличающиеся данные по количеству пищевых компонентов в океане и влиянию их содержания на морскую продуктивность получены Р. Мартином (Martin, 1996), согласно которому кембрийско-девонские моря характеризовались чрезвычайно низким содержанием питательных веществ в поверхностных слоях океана ("**суперолиготрофные условия**"). Эти условия кратковременно прерывались эпизодами **эвтрофикации** в начале раннего кембрия, в позднем ордовике и в позднем девоне. Из фитопланктона в раннем-среднем палеозое господствовали акритархи, причем планктон был обилен преимущественно в придонном слое воды (Signor, Vermeij, 1994). Карбонатный же планктон отсутствовал в связи с низким уровнем трюфности и повышенными значениями карбонатной компенсации (Мартин, 1995). **Бентосные** организмы шельфа (**брахиоподы**, и др.) были приспособлены к жизни в условиях низкого снабжения пищей, так что на биомассе бентоса **олиготрофные условия** не отразились.

В это время интенсивно развивались ярусирование и диверсификация инфауных сестонофагов (Bottjer, Ausich, 1986), т.к. планктон был наиболее обилен в придонных обстановках (Berry, Wilde, 1978; Parrish, 1982; Hallock, 1987; Martin, 1996).

В карбоне и перми количество пищи и морская продуктивность, по Мартину (в противоположность данным Таппан), увеличились до "**субмезотрофных**" концентраций в основном из-за похолодания, оледенения, падения уровня, усиления перемешивания глубоких океанических вод и континентального выветривания, а также распространения растительности на суше. Акритархи потеряли свое господствующее значение, и начали преобладать известковые водоросли.

К концу перми пищевые ресурсы океана уменьшились и возникли суперолиготрофные условия. Особенно резко снизилось количество взвешенной в воде пищи, что отразилось на **сестонофагах** (брахиоподы и др.), а преимущество получили питающиеся детритом формы в частности многие двустворчатые моллюски (Bottjer, Ausich, 1986; Sheehan, Hansen, 1986; Rhodes, Thayer, 1991).

После пермского вымирания скорость биотурбации поднялась выше палеозойского уровня, что обеспечивало принос пищевых частиц в поверхностные воды и повышение морской продуктивности (полностью **мезотрофные условия**). В мезозое, несмотря на в целом медленную океаническую циркуляцию, были

периоды ее усиления, что стимулировало подъем морской продуктивности. Распространение на суше ангиоспермной растительности могло увеличивать приток пищи в мелководные моря.

Наиболее высокий уровень снабжения пищей ("эвтрофные" условия), по Мартину, был в неогене при увеличении скорости океанической циркуляции, континентальной эрозии и биотурбации.

Таким образом, как по данным Таппан, так и по представлениям Мартина, летопись морского планктона показывает, что биомасса и разнообразие морских организмов определялись в течение фанерозоя количеством пригодных пищевых ресурсов, изменявшимся ступенчато. Катастрофические флуктуации пищевых компонентов, по-видимому, совпадали с массовыми (или менее значительными) вымираниями и могли их усиливать через укорочение пелагических пищевых цепей. Тем не менее после каждого вымирания разнообразие, как правило, повышалось, а выжившие формы были склонны к более высокой скорости репродукции. Пищевые компоненты после вымирания возвращались в фотическую зону и способствовали увеличению биомассы в целом и популяций отдельных организмов. Возможно, в ответ на повышение пригодности пищи увеличивалась и скорость метаболизма таксонов (Vermeij, 1987; Bambach, 1993).

Во всяком случае для консументов имели значение не только количество, но и качество фитопланктона. В этом плане большие последствия имела смена тонкостенного органотенного палеозойского фитопланктона мезо-кайнозойским жестковатым и кремнистым, обладавшим толстостенной раковиной (диатомовые, кокколитофориды, силикофлагеллаты), что, вероятно, привело к замещению брахиопод двустворчатыми моллюсками (Зезина, 1986а, 1991; Афанасьева, Невеская, 1993).

Изменения количества и распределения пищевых компонентов могли иметь и локальный характер и в этом случае вызывать локальные изменения биофаций на отдельных участках шельфа (Travé et al., 1996).

II. 1.10. ВНЕЗЕМНЫЕ ФАКТОРЫ

Кроме перечисленных земных факторов, на условия жизни в морях могли воздействовать и космические — колебания солнечной радиации, изменения силы тяжести из-за пересечения Солнечной системой фронта галактической гравитационной волны и т.п., а также падение космических тел, последствием которых должны были быть ослабление освещенности из-за пылевых облаков, отравление вод рассеянными элементами, кислотные дожди, парниковый эффект.

Наличие импактов обычно определяется иридиевыми аномалиями, т.е. повышенным содержанием иридия в отложениях того или другого возраста. Такие аномалии отмечены для слоев, пограничных между ордовиком и силуром, в верхнем девоне (между франом и фаменом), на границе перми и триаса, на границе мела и палеогена и в эоцене. Тем не менее не все иридиевые аномалии могли вызываться импактными событиями, а могли быть результатом усиленной вулканической деятельности. Так, ряд исследователей (Donovan, 1987; Courtillot, 1994) считает, что только иридиевая аномалия пограничных между мелом и палеоценом слоев имеет внеземное происхождение, тогда как другие исследователи (Officer, Drake, 1983, 1985; Ekdale, Bromley, 1984; McLean, 1985) утверждают, что и эта аномалия имеет вулканическое происхождение.

II.11. ОСНОВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АБИОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ СУЩЕСТВОВАНИЯ МОРСКОГО БЕНТОСА В ФАНЕРОЗОЕ

Рассмотрение отдельных факторов показало, что они тесно связаны между собой, и, как правило, изменение одного из них влекло за собой изменение ряда других, что обуславливало цикличность развития всей биосферы (Fischer, Arthur, 1977; Legett et al., 1981; Fischer, 1984; Фишер, 1986; Schindler, 1990; Н. Чумаков, 1995; и др.). Так, А. Фишер (1986) выделил два суперцикла: 1) конец докембрия - пермь и 2) **триас-современный** этап, первый из которых начинался ледниковыми условиями, сменившись теплым климатом среднего палеозоя и вновь - ледниковым этапом позднего палеозоя, а второй характеризовался переходом от холодных **пермско-триасовых** условий к теплому мезозойскому этапу и вновь - к холодному ледниковому этапу конца кайнозоя.

Каждый суперцикл осложнялся более мелкими циклами, причем выделение этих циклов даже при учете одних и тех же факторов разными авторами приводило к различным результатам (Legett et al., 1981; Фишер, 1986; Чумаков, 1995), поэтому представляется более продуктивным проследить основные изменения условий, происходившие в течение отдельных периодов фанерозоя вне выделенных суперциклов и циклов (см. табл. II.1.1).

Первая половина кембрия отличалась высоким уровнем моря, широким распространением эпиконтинентальных и краевых мелководных морей и слабо выраженной биогеографической дифференциацией. В середине раннего кембрия разделилась **Палеопангея** (= **Родиния**). В конце кембрия произошло падение уровня моря, обусловившее регрессию и усиление провинциализма.

В начале ордовика имели место трансгрессия и развитие аноксических условий в океанах, а в конце ордовика - падение уровня, регрессия, глобальное похолодание, оледенение и усиление климатической зональности. На границе с силуром отмечена иридиевая аномалия, по-видимому, земного происхождения.

В начале силура начался подъем уровня, развилась трансгрессия, распространились аноксические условия. На границе с девоном отмечались вновь падение уровня, регрессия, усиление провинциализма.

В позднем девоне (на границе франа и фамена) распространились аноксические условия, а в конце этого интервала (фамен) отмечались регрессия, похолодание и, возможно, оледенение. Иридиевая аномалия в отложениях верхнего девона, **вероятно**, имела земное происхождение.

В первой половине карбона образовалась Пангея, начались похолодание и оледенение, усилившиеся в позднем карбоне и в ранней перми; резкой стала климатическая зональность, в связи с чем возросла степень провинциализма.

В позднепермское время началось потепление, резко упал уровень океана, и, вероятно, понизилась соленость. В конце перми на границе с триасом имела место иридиевая аномалия, скорее, земного происхождения.

В первой половине триаса господствовали трансгрессивный режим и теплый климат, в конце среднего триаса имело место некоторое похолодание, а в позднем триасе - падение уровня.

Юрское время отличалось теплым влажным климатом с отдельными колебаниями **температур**, на фоне преобладания высокого уровня океана - сменой трансгрессий и регрессий, существованием нескольких аноксических событий; в это время началось распадение Пангеи.

В меловое время несколько раз возникали аноксические условия в океанах, особенно резко выраженные на границе сеномана и турона. В конце мела произошли резкое падение уровня моря, глобальная регрессия и похолодание, возможно сменившееся потеплением на самой границе с палеоценом, когда,

вероятно, имел место **импакт**, отмеченный иридиевой аномалией. В течение всего периода имели место активная глобальная тектоника и усиление вулканической деятельности.

Палеоген характеризовался колебаниями климата в начале периода, климатическим оптимумом в первой половине эоцена, а затем - похолоданием, возникновением ледовых покровов в Антарктике и **психросферы** в океане на границе эоцена и олигоцена. Уровень моря в течение палеоэоцена и эоцена подвергался колебаниям, а в первой половине олигоцена он упал до 0 м, затем несколько поднявшись. Во второй половине эоцена особенно активной стала вулканическая деятельность, что вероятно, определило наличие иридиевых аномалий в породах этого времени.

Значительные колебания уровня моря и климата имели место в неогене. Этот период был также периодом усиленной тектонической деятельности и активизации вулканизма.

В подавляющем большинстве случаев изменения среды обитания **шельфовых бентосных** сообществ были постепенными. Наиболее отчетливыми из них, когда изменялось несколько факторов, были события:

1) конца ордовика и границы ордовика и силура при смене падения уровня на его быстрый подъем, возникновении аноксических условий и смене холодных условий с оледенениями на теплые;

2) поздней перми при резком падении уровня моря, опреснении и смене холодных климатических условий с развитием ледниковых покровов на более теплый климат и

3) конца мелового периода с резким падением уровня моря, возникновением аноксических условий и вероятными последствиями импакта. Довольно значительными изменениями условий характеризовались поздний девон (падение уровня моря, похолодание и развитие аноксических условий на границе франа и фамена), вторая половина карбона (образование Пангеи и похолодание вплоть до образования ледовых покровов), а также олигоцен (падение уровня моря, похолодание, оледенение, возникновение психросферы).

Итак, подводя **итоги**, можно сделать вывод о том, что в течение фанерозоя, неоднократно менялось распределение морей и суши, талассократические периоды сменялись **геократическими**, менялись гидрологические и климатические условия, в основе чего лежали закономерности развития Земли как планеты, обуславливавшие тектонику плит, вертикальные движения коры, слияние и дезинтеграцию континентов, эпейрогенические колебания уровня Мирового океана и характер климата. Особенно сильно влияние всех этих факторов проявлялось в шельфовых зонах - наиболее **мобильных**, структурно сложных, находившихся в различных гидродинамических условиях, изменявшихся как в пространстве (активные и пассивные окраинные зоны), так и во времени (в зависимости от степени выраженности тектогенеза, на отдельных участках, а также из-за обвальных, оползневых и других местных явлений).

Степень влияния изменений условий существования на развитие бентоса шельфа может быть выявлена при рассмотрении изменений таксономического и экологического разнообразия морского бентоса в течение фанерозоя и сопоставлении изменений абиотических условий и **биоты**.

II.2. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ФАНЕРОЗОЕ

II.2.1. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В состав донной растительности с начала палеозоя входили цианобактерии, **кальцибионты**, зеленые и красные водоросли, таксономический состав и роль которых менялись в течение фанерозоя (табл. II.2.1), но рассмотрение этого не входит в нашу задачу. Можно только указать, что роль кальцибионтов с конца мезозоя начали играть **кораллиновые** красные водоросли, а маты цианобактерии с **позднемелового** времени формировались только в пресноводных или прибрежных морских обстановках (Wright, Wright, 1981). Высшие же водные растения, появившись уже в среднем палеозое, большое распространение получили лишь в кайнозое.

Однако для существования большей части бентоса (кроме растительных) донная растительность не имела такого **значения**, как фитопланктон, служивший основным источником пищи особенно для сестонофагов. Распределение отдельных групп фитопланктона в течение фанерозоя показано в табл. II.1.2.

Таблица II.2.1. Распространение цианобактерии и отдельных групп водной растительности в фанерозое¹

Таксоны	V	e	O	S	D	C	P	T	J	K	P	N	Q и совр.
Цианобактерии													
Кальцибионты									?				
Зеленые водоросли													
Красные водоросли													
Высшие водные растения													

¹ Утолщенной линией показаны интервалы, в которых данная группа имела руководящее значение.

В раннем палеозое в составе фитопланктона господствовали акритархи, в дальнейшем потерявшие свое доминирующее положение; умеренно многочисленны были зеленые водоросли и цианобактерии. Начиная с позднего девона и до начала триаса наблюдался упадок численности фитопланктона, в составе которого были все указанные группы, но наиболее многочисленны зеленые водоросли, а акритархи постепенно уменьшали свою численность. В юре и мелу фитопланктон стал массовым и представлен динофлагеллатами и кокколитофоридами, многочисленными только с юрского времени, силикофлагеллатами (со второй половины мела), в меньшей степени - акритархами, зелеными водорослями, **цианобактериями** и диатомовыми, появившимися со второй половины мела. В палеогене и неогене существовали те же группы, что и в меловое время; наибольшее распространение имели **силикофлагеллаты**, **динофлагеллаты**, диатомовые, **кокколитофориды**, причем пик их развития падал на эоцен и миоцен, а уменьшение численности - на ранний палеоцен, олигоцен и плиоцен (Таррап, 1968; Lipps, 1970; Tappan, Loeblich, 1973; Knoll, 1989).

Относительно условий, в которых происходило массовое появление новых таксонов фитопланктона, обусловленное развитием морфологических и физиологических новаций, существуют разные точки зрения. По одним представлениям радиация обычно следовала за периодами низкого разнообразия. Так, кокколитофориды и динофлагеллаты распространились в юрских морях после интервала низкого разнообразия фитопланктона в триасе, **эбридииды** и **дискоастеры** - в

позднем палеоцене после датского кризиса разнообразия и т.д. (Lipps, 1970). При этом причинами вымирания планктонных организмов Дж. Липпс (Lipps, 1986) считает разрушение обстановок обитания за счет снижения гетерогенности океанических вод, уменьшения термических градиентов и пр. и редукцию пищевых ресурсов, в частности из-за сокращения апвеллингов, либо из-за удержания органических веществ наземной растительностью (Таррап, 1982). Другие исследователи (Knoll, 1989) придерживаются мнения, что морфологические и физиологические новации фитопланктона, как правило, не были связаны с массовыми вымираниями, так что ускорение диверсификации могло предшествовать вымиранию или следовать за ним и, вероятно, было обусловлено изменениями палеогеографии. Пики диверсификации часто совпадали с бескислородными (аноксическими) событиями, когда происходила максимальная аккумуляция Сорг в океанах во время высокого стояния уровня моря, а концентрация лимитирующих питательных веществ в поверхностных водах была низкой, что усиливало конкуренцию за ограниченные пищевые ресурсы (Roth, 1987, 1989).

II.2.2. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ БЕНТОСНЫХ, НЕКТОБЕНТОСНЫХ И ПЛАНКТОБЕНТОСНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

На границе докембрия и кембрия произошел биологический "взрыв", когда появились почти все ныне живущие типы беспозвоночных, представители которых обладали скелетом (Шевырев, 1962; Розанов и др., 1969; Levinton, 1992 и др.) (табл. II.2.2). Эта кембрийская радиация скелетных организмов объясняется разными причинами - значительным увеличением содержания кислорода (Cloud, 1968; Runnegar, 1982; Hsu et al., 1985; Будыко и др., 1985; Valentine, 1994), уменьшением концентрации атмосферного углекислого газа (Walker, 1977), изменением химизма вод океана (Conway Morris, 1990), увеличением числа новых ниш на мелководье в связи с глобальной трансгрессией и поднятием континентов (Valentine, Moores, 1972; Knoll, 1978; Brasier, 1979; Cocks, Shergold, 1984) или же распадом суперконтинента Палеопангеи и усилением провинциализма (Valentine, Moores, 1972; Kirschvink, Rozanov, 1984; Rozanov, Zhuravlev, 1992), увеличением количества пищи за счет фитопланктона в связи с развитием океанических апвеллингов (Rhodes, Bloxam, 1968; Яншин, 1982), увеличением общего разнообразия эвкариотных микропротистов (Knoll, 1994), усилением круговорота в океане и повышением содержания фосфора в фотической зоне моря, что привело к увеличению биомассы фитопланктона, а также повышению содержания кислорода в атмосфере за счет интенсификации фотосинтеза (Cooks, Shergold, 1984; Brasier, 1992). Тем не менее все эти явления представляются недостаточными для кембрийской радиации Metazoa, которая, скорее всего, была естественным результатом эволюции, обязанной внутренним свойствам эволюирующих линий (Valentine et al., 1982; Signor, Lipps, 1992; Valentine, 1994).

Кроме представителей почти всех существующих ныне типов животных, в кембрии возникли и многие специфичные только для этого периода таксоны неясного систематического положения (Розанов, Миссаржевский, 1966; Розанов и др., 1969; Brasier, 1979; Журавлева и др., 1979; Conway Morris, 1986, 1989; Rozanov, Zhuravlev, 1992; Репина и др., 1994 и др.). Многие из них существовали лишь краткий промежуток времени (на протяжении отдела или даже века), но тем не менее их можно рассматривать как зачаточные линии ранних стволов беспозвоночных, которые оказались менее адаптированными, чем продолжавшие существовать таксоны (Conway Morris, 1985; de Ricqlès, 1992).

Таким образом, многочисленные и разнообразные экологические ниши, свободные от конкурентов, в начале кембрия начали заполнять возникшие в результате интенсивной радиации таксоны, между которыми началась конкуренция. **Выс-**

Отряд **Cuspidariida**
 Класс **Rostroconchia**
 Класс **Scaphopoda**
 Класс Cricoconarida (**Tetaculitida**, Coniconchia)

Отряд **Tentaculitida**
 Отряд **Homocenerida**
 Отряд **Nowakiida**
 Отряд Styliolinida

Класс **Hyalitha**
 Класс Cephalopoda

Отряд **Yanhecerida**
 Отряд **Ellesmerocerida**
 Отряд **Ascocerida**
 Отряд **Orthocerida**
 Отряд **Plectronocerida**
 Отряд **Discocerida**
 Отряд **Oncocerida**
 Отряд **Tarphicerida**
 Отряд Nautilida
 Отряд **Endocerida**
 Отряд **Intejocerida**
 Отряд **Dissidocerida**
 Отряд **Actinocerida**
 Отряд **Bactritida**
 Отряд Clymeniida
 Отряд **Goniatitida**
 Отряд **Agoniatitida**
 Отряд **Ceratitida**
 Отряд **Ammonitida**
 Отряд **Phylloceratida**
 Отряд **Lytoceratida**

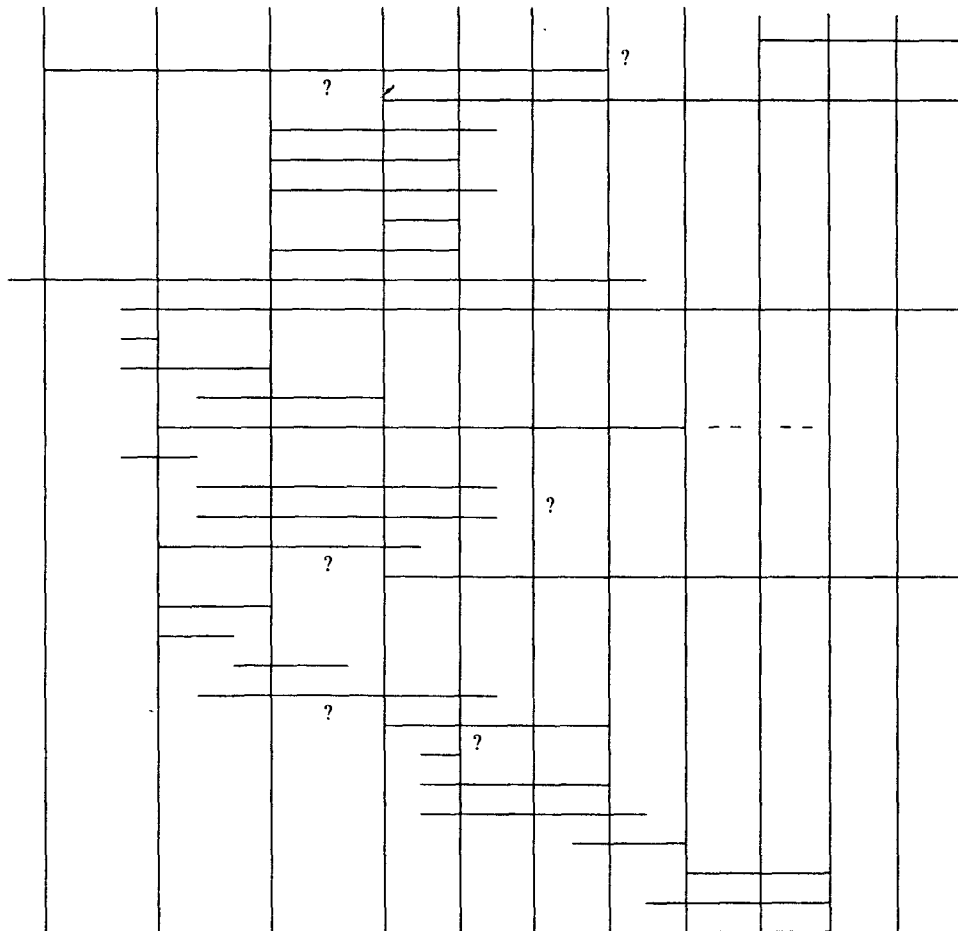


Таблица II.2.2. (продолжение)

Таксоны	V	G	O	S	D	C	P	T	J	K	¥	N
Отряд Burgessiida		—										
Отряд Emeraldellida		—										
Отряд Helmetiida		—										
Отряд Leanchollida		—										
Отряд Marrellida		—										
Отряд Limulida												
Incertae sedis												
<i>Yohoia</i>		—										
<i>Sanctacaris</i>		—										
Hymenostroaca												
Phosphatocopida												
Scaracarida		—										
Orstenocarida		—										
<i>Dala</i>		—										
<i>Branchiocaris</i>												
<i>Molaria</i>		—										
Odariida		—										
<i>Plenocaris</i>		—										
<i>Sarotrocerus</i>		—										
<i>Alalcomenaeus</i>		—										
Класс Onychophora												
<i>Aysheaia</i>		—										
Класс Crustacea												
П/класс Gnathostraca												
Отряд Lipostraca					—							
Отряд Anostraca												—
Отряд Phyllopoda												
П/класс Maxillopoda												
Отряд Copepoda								—	—	—	—	—
Отряд Cirripedia								—	—	—	—	—
П/класс Cephalocarida								—	—	—	—	—

Таблица П.2.2. (продолжение)

Таксоны	V	e	o	s	D	c	p	t	J	K	Y	N
Класс Coronoidea			—	—								
Класс Paracrinoidea			—	—	?							
Класс Hemistreptocrinoidea			—									
Класс Crinoidea			—									
Отряд Echmatocrinea	—											
Отряд Camerata												
Отряд Inadunata		?	—	—	—	—						
Отряд Flexibilia			—									
Отряд Articulata								—				
П/тип Asterozoa												
Класс Stelleroidea												
П/класс Somasteroidea												
П/класс Asteroidea												
П/класс Orphiuroidea												
П/тип Echinozoa												
Класс Helicoplacoidea	—											
Класс Camptostomatoidea	—											
Класс Edrioasteroidea												
Класс Edrioblastoidea			—									
Класс Cyclocystoidea		—	—	—	—							
Класс Ophiocystoidea			—	—	—	—						
Класс Echinoidea												
Отряд Bothriocidaroida			—									
Отряд Palaechinoida												
Отряд Echinocystitoida												
Отряд Cidaroida												
Отряд Orthopsida					—	—	—	—				
Отряд Echinothurioida									—	—	—	—
Отряд Diadematoidea							?	—	—	—	—	—
Отряд Pedinoida									—	—	—	—
Отряд Pygasteroida									—	—	—	—

Отряд **Plesiocidaroida**

Отряд **Arbacioida**

Отряд **Salenioida**

Отряд **Temnopleuroida**

Отряд **Hemicidaroida**

Отряд **Phymosomatoida**

Отряд **Echinoida**

Отряд **Holectypoida**

Отряд **Clypeasteroida**

Отряд **Cassiduloidea**

Отряд **Neolampadoida**

Отряд **Holasteroida**

Отряд **Spatangoida**

Класс **Holothurioida**

Тип **Hemichordata**

П/тип **Graptolithina**

Отряд **Graptolitoidea**

Отряд **Dendroidea**

Отряд **Inocauldia**

Отряд **Tuboidea**

Отряд **Dithecoidea**

Отряд **Camaroidea**

Отряд **Archaeodendroidea**

Отряд **Stolonoidea**

П/тип **Stomochordata**

Отряд **Rhabdopleurida (Pterobranchia)**

?Тип **Chaetognatha**

?

?

?

Таблица II.2.2. (окончание)

Таксоны	V	G	O	S	D	C	P	T	J	K	Р	N
Класс <i>Conodontophorida</i>												
Тип <i>Chordata</i>												
<i>Incertae sedis</i>												
<i>Pickaia</i>												

¹ Таблица II.2.2 составлена по материалам *Treatise on invertebrate paleontology*, Основ палеонтологии, Справочника по систематике... (1984) и некоторых статей, посвященных составу кембрийских беспозвоночных. Учтены также новые данные по распространению отдельных таксонов, в частности по губкам (Журавлева, Мягкова, 1992).

² Классификация таксонов, относящихся к *Porifera*, не может в настоящее время считаться достаточно разработанной. Новую классификацию губкообразных организмов предложили И.Т. Журавлева и Е.И. Мягкова (1992), подразделив их на два подцарства - *Archaeata* и *Porifera*. К первому отнесены типы *Archaeocyatha* (с классами *Monocyatha*, *Regularia*, *Irregularia*, *Aphrosalpingoidea*) и *Receptaculita* (с классами *Radiocyatha*, *Soanitida* и *Receptaculitida*). К подцарству *Porifera* отнесены типы *Symplasma* (класс *Hexactinellida*), *Cellularia* (классы *Demospongiae*, *Sclerospongiae*, *Calcarea*) и *Pharetronita* (классы *Sphinctozoa* и *Inozoa*); *Stromatoporata* и *Chaetetida* в ранге подклассов пока не определены в отношении типа и класса, к которым они могут быть отнесены. По другим представлениям *Stromatoporoidea*, *Archaeocyatha*, *Sphinctozoa*, скорее всего, принадлежат к различным отрядам класса *Porifera*, существующим в современных морях (Большакова, 1993).

³ По Журавлевой и Мягковой (1992), - только современные.

⁴ Среди мезокайнозойских мшанок Л.А. Вискова (1992) в пределах таксона *Gymnolaemata*, который она принимает в ранге надкласса, выделила два класса: класс *Stenolaemata* с отрядами *Tubuliporida* (= *Cyclostomata*, part), *Meliceritida* и *Ceriporida* (= *Cyclostomata*, part) и класс *Eurystomata* с надотрядами *Alcyonidiidea* (= *Ctenostomata*), *Membraniporoidea* (= *Cheilostomata*, part) и *Eurystomellidea* (= *Cheilostomata*, part), включающими 13 отрядов.

казано предположение, что вымирание менее адаптированных таксонов было обусловлено превышением числа разных планов строения над числом имевшихся ниш (Valentine et al., 1991), хотя этому в какой-то степени противоречит дальнейшая интенсивная радиация, имевшая место в ордовике.

Итак, все ныне существующие типы беспозвоночных (кроме мшанок) появились уже в кембрии, хотя **представители** некоторых типов могли существовать еще в венде.

Что касается таксонов более низкого уровня, то в кембрии возникли по крайней мере 40 классов, но, возможно, больше, так как часть многочисленных (около 60) таксонов неясного систематического положения также могла иметь статус класса. В целом число таксонов высокого уровня (отряд и выше - до подтипа) в кембрии составляло более 170 (включая и таксоны неясного систематического уровня), причем **большая** их часть появилась в раннем (89) и среднем (55) кембрии (см. табл. II.3.1 и II.3.2).

В раннем кембрии, в томмотское время появились разнообразные неизвестного систематического положения организмы - **томмотиды, хиолительминты, криворотициды, суннагиния, тумульдурия, мобергелла, колеолиды, ханцеллорииды** и многие другие, а также губки (**гексактинеллиды**), археоциаты, **радиоциаты**, скелетные кишечнополостные, **хиолиты, моноплакофоры, гастроподы**, двустворчатые моллюски, беззамковые **брахиоподы, иглокожие-геликоплакоидеи, полихеты**. В атдабанское время возникли **фораминиферы, губки-демоспонгии** и ?калькареи, гидроконозои, **криворотициаты**, вольбортелла, хадимопанелла и ряд других проблематичных форм, **моллюски-стенотекоиды**, замковые брахиоподы, **остракоды**, трилобиты и другие членистоногие, иглокожие-эокриноидеи. С ботомского времени известны иглокожие-эдриостероидеи и камптостоматоидеи и очень немногие проблематики. Кроме того, в раннем кембрии возникли гидрозои, **меростоматы**, ракообразные (Розанов и др., 1969, 1984, 1989; Журавлева и др., 1979, 1982; Brasier, 1979; Valentine et al., 1991; Rozanov, Zhuravlev, 1992).

В среднем и позднем кембрии появились радиолярии, **конулярииды**, кораллы (**гексакораллы**), **полиплакофоры, соленогастры**, головоногие моллюски, ряд классов иглокожих (ктеноцистоидеи, **стилофоры**, криноидеи и др.), **грантолитины** (см. табл. II.2.2).

Наряду с перечисленными группами, представители которых обладали скелетом, в состав кембрийского бентоса входили и многочисленные и разнообразные мягкотелые животные. Кроме бесскелетных, принадлежавших к ныне живущим типам - губкам, кишечнополостным, членистоногим (в том числе мягкотелым трилобитам), в кембрии отмечены представители более 20 групп неясного систематического положения (**Amiskwia, Anomalocaris, Opalinia, Wiwaxia** и др. - см. табл. II.2.2), которые в кембрии же и вымерли (Whittington, 1980; Collins et al., 1983; Conway Morris, 1985, 1986, 1989a, b; Conway Morris et al., 1987; Valentine et al., 1991; de Rieqles, 1992).

Изменение таксономического состава морских беспозвоночных в течение кембрия шло не только за счет появления новых таксонов высокого ранга, но, как уже указывалось выше, и за счет их вымирания, которое особенно интенсивным было в среднем кембрии (см. табл. II.3.2), а всего в течение кембрия вымерла почти половина всех существовавших таксонов. Основное вымирание шло за счет таксонов неясного систематического положения, кроме которых в конце раннего кембрия почти полностью вымерли археоциаты, в течение раннего кембрия - геликоплакоидеи и камптостоматоидеи, в среднем кембрии - **стенотекоиды**, ктеноцистоидеи, гомостелеи и ряд отрядов меростомат и некоторых других классов, а в позднем кембрии вымирание затронуло лишь немногие отряды членистоногих и головоногих моллюсков, а также таксоны неясного положения (**ханцелорииды** и Archeotrupa) (см. табл. II.2.2). В целом в кембрии скорость

формообразования за счет возникновения таксонов высокого уровня была выше скорости вымирания, и общее изменение таксономического разнообразия было наибольшим во всем фанерозое, особенно в раннем и среднем кембрии (см. табл. П.3.1 и П.3.2 и рис. П.3.1 и П.3.2).

В ордовике общее число таксонов высокого уровня (165), в том числе классов (52) было наиболее высоким (после **кембрийского**) в фанерозое, что было обусловлено очень интенсивным появлением новых таксонов высокого ранга, причем основное их образование (55 из 83) произошло в раннем ордовике (см. табл. П.2.2 и П.3.2). В отложениях этого времени впервые обнаружен ряд классов и подклассов: **рецептакулитиды, строматопороидеи, соанитиды, сифонофоры, табуляты**, мшанки, **остракоды, цистоидеи**, парабластоидеи, стеллероидеи, эхиноидеи, **голотуриоидеи** и некоторые другие, а также многие отряды среди моллюсков, брахиопод, граптолитин. В среднем ордовике появились классы и подклассы - **хететиды**, гелиолитоидеи, ругозы, короноидеи, тогда как в позднеордовикское время возникли таксоны только отрядного уровня и в значительно меньшем числе (см. табл. П.3.2).

Значение ордовикской радиации подчеркивалось и ранее (Sepkoski, Sheehan, 1983; Erwin et al., 1987), так что приведенные данные лишь подтверждают, что интенсивность возникновения новых таксонов высокого уровня, а, следовательно новых планов строения в ордовике была близкой к раннекембрийской (см. табл. П.3.2). Вымирание в раннем и среднем ордовике было крайне незначительным и в основном касалось существовавших кратковременно отрядов. В раннем ордовике формообразование преобладало над вымиранием даже в большей степени, чем в раннем кембрии. В среднем ордовике сохранилось то же соотношение, но менее резко выраженное, тогда как в конце ордовика вымирание было одним из наиболее интенсивных в фанерозое (Raup, Sepkoski, 1982; Sepkoski, 1982; Hubbard, Glinsky, 1982; Корень, Попов, 1994). Оно коснулось очень многих групп бентоса, особенно мелководных их представителей - кораллов, губок, брахиопод, мшанок, криноидей, цистоидеи, эдриастероидей, двустворчатых моллюсков, трилобитов, остракод, а также **бентосных** и **планктобентосных** граптолитов и **нектобентосных** головоногих моллюсков и конодонтфорид (Sheehan, 1973, 1975; Berry, Boucot, 1973; Brenchley, 1984, 1990a; Berry et al., 1985, 1990; Кальо и др., 1991; Нестор и др., 1991; В. Захаров и др., 1993, 1994; Корень, Попов, 1994; Корень, 1995 и др.). Что же касается таксонов высокого ранга, то вымер ряд отрядов трилобитов, **меростомат**, брахиопод, головоногих моллюсков и морских ежей и, может быть, также классы Eocrinoidea и Paracrinoidea, лишь сомнительные находки которых отмечены в нижнем силуре.

В силуре общее число таксонов высокого уровня было несколько ниже, чем в ордовике (158), а изменения состава таксонов как за счет появления новых, так и за счет вымирания, были достаточно небольшими. Появились лишь классы Aphrosalpingoidea, **Cricocorarida (=Tentaculitida)** и, возможно, также класс Blastoidea (сомнительные находки известны из верхнего ордовика), остальные немногие вновь появившиеся таксоны имели статус не выше отрядного. В течение силура вымерли немногие классы: **афросальпингоиды**, соанитиды, **рибейроиды** и короноидеи и отдельные отряды среди кораллов, головоногих моллюсков и граптолитин (см. табл. П.2.2).

Близкая картина наблюдалась и для девона, хотя по сравнению с силуром вымирания в это время, в том числе на границе франа и фамена были более значительными. Общее число таксонов высокого ранга было почти таким же, как в силуре (156). Большинство вновь возникших таксонов, число которых было невелико, имело отрядный уровень. Возможно, в это время появился класс скафопод, хотя сомнительные находки его представителей указываются уже для верхнего силура. Основное вымирание, затронувшее главным образом таксоны ниже

отрядного ранга, имело место в позднем девоне на границе франа и фамена. На этом этапе вымерли более 80% родов и видов (Boucot, 1983), относившихся ко многим группам бентоса — кораллам, **строматопороидеям**, **тентакулигидам**, трилобитам, **остракодам**, **хиолитам**, брахиоподам, фораминиферам, а также **бентосным** и **нектобентосным** конодонтотрилобитам и головоногим моллюскам. Из отрядов исчезли **атрипиды** и **пентамериды** среди брахиопод и **тарфицириды** среди головоногих (McLaren, 1970, 1983, 1985; Copper, 1977, 1988; Boucot, 1983, 1990; В. Захаров и др., 1993 и др.).

Что касается более высоких **таксонов**, то несколько классов исчезло в течение раннего и среднего девона (**гомоиостелеи**, **стилофоры**, **диплопориты** и циклоцистоидеи среди иглокожих и гелиолитоидеи - среди кораллов), а на границе с карбоном вымерли представители класса Rhombifera и подкласса Somasteroidea из класса стеллероидей, возможно, также группа неизвестного происхождения **Orthothecida**.

В карбоне разнообразие уменьшилось до 140 таксонов высокого уровня, главным образом за счет вымирания в предыдущий период и появления незначительного числа новых таксонов в течение карбона. В первой половине этого периода появились классы Sphinctozoa и Xenosconchia, подкласс **Cephalocarida** среди ракообразных и, возможно, подкласс Opisthobranchia среди гастропод, сомнительные остатки представителей которого известны с девона, а также нескольких отрядов среди фораминифер, тетракораллов, двустворчатых и головоногих моллюсков. В течение периода вымерли классы Criscoconarida и Ophiocystoidea и ряд отрядов головоногих, а в конце карбона — проблематичные Coleolida, класс **Edrioasteroidea**, подтип Graptolitina и два отряда среди двустворок и ракообразных (см. табл. II.2.2).

Если, начиная с позднего ордовика и до карбона включительно, вымирание лишь несколько превышало появление новых таксонов, то в пермское время это превышение вымирания над возникновением стало очень значительным (на 31 вымерший таксон только 5 новых - см. табл. II.3.1), причем появились таксоны только отрядного уровня, а вымирание затронуло многие более высокие таксоны: к концу перми вымерли **рецептакулигиды**, **радиоциаты**, **табуляты** и ругозы среди кораллов, класс ксеноконхия, трилобиты, **бластоидеи** и многие отряды, особенно среди мшанок, брахиопод, головоногих моллюсков, криноидей и морских ежей (см. табл. II.2.2), а также более 50% семейств, 65% родов и 90% видов (Raup, 1978, 1979; Sepkoski, 1978, 1979, 1986b; Valentine, 1986; Jablonski, 1986a; **Erwin**, 1990b; Афанасьева, Морозова, 1995) и более 20% таксонов отрядного и более высокого ранга (Невесская, 1994в).

Как следствие этого вымирания, число таксонов высокого ранга резко упало и в триасе достигло лишь **116** (см. табл. II.3.1), так как вымирание конца перми не компенсировалось появлением в триасе новых таксонов, хотя число последних было значительно больше, чем в позднем палеозое. В это время появились один новый подкласс кораллов **Alcionaria**, среди губок - Sclerospongia, а также ряд новых отрядов среди **гидроидных**, гексакораллов, двустворчатых и головоногих моллюсков, ракообразных, криноидей и морских ежей (см. табл. II.2.2).

Вымирание конца триаса относится к числу массовых (Добрусина, 1976b; Boucot, 1983; Sepkoski, 1986a, b и др.), но затронуло оно в основном таксоны ниже отрядного уровня. Из более высоких таксонов в раннем **триасе** исчезли конулярииды и **хиолиты**, а на границе триаса и юры — класс Conodontophorida и ряд отрядов среди моллюсков, брахиопод, криноидей (см. табл. II.2.2). На семейственном и родовом уровнях значительно вымиранию на границе триаса и юры подверглись двустворчатые и головоногие моллюски, **брахиоподы** и основные триасовые рифостроители — губки, гидроидные, кораллы, **строматопороидеи** (Hallam, 1981a; G. Stanley, 1988; House, 1989 и др.). Другие же группы (криноидей, **фораминиферы** и

др.), наоборот, увеличили свое разнообразие, а для головоногих вымирание компенсировалось увеличением новых таксонов (Шиманский, Журавлева, 1961; **Руженцев**, 1962).

В юрское время разнообразие высоких таксонов лишь немного возросло (до **120**), и появление новых таксонов было выше вымирания (см. табл. **П.3.1**), хотя все появившиеся таксоны имели ранг не выше отрядного. Больше всего новых отрядов возникло среди головоногих моллюсков и морских ежей. Вымерли только 2 отряда. В то же время разнообразие многих групп бентоса на уровне таксонов ниже отрядного, бывшее низким в начале раннеюрского времени (после поздне-триасового вымирания), со второй половины этого времени начало возрастать. Это особенно относится к двустворчатым моллюскам и **гастроподам**, но отмечено и для кораллов, губок, гидроидных и других характерных для юрского периода групп.

В меловое время разнообразие таксонов высокого ранга несколько повысилось, и их число достигло высшего для мезокайнозой уровня (124), хотя этот уровень был значительно ниже, чем для всех периодов палеозоя. Число появившихся и вымерших таксонов было почти равно (см. табл. П.3.1), и все они имели отрядный уровень. Среди ряда групп (**фораминиферы**, двустворчатые моллюски, **гастроподы**, морские ежи) произошло значительное формообразование на уровне ниже отрядного: возникли многие семейства, роды и виды (Развитие и смена **беспозвоночных...**, 1980; Развитие и смена моллюсков, 1981; Развитие и смена **простейших...**, 1981).

Вымирание конца мела относится к одному из самых интенсивных в фанерозое. Хотя, как уже было сказано, на уровне высоких таксонов оно было незначительным (см. табл. П.3.1), число вымерших семейств, родов и видов было очень большим (**Bramlette**, Martini, 1964; Tappan, 1968, 1982; Москвин и др., 1972; **Newell**, 1972; Найдин, 1976; Cretaceous-Tertiary boundary events Symposium, 1979; Москвин, 1979, 1989; Развитие и смена **беспозвоночных...**, 1980; Развитие и смена моллюсков..., 1981; Развитие и смена **простейших...**, 1981; Шиманский, Соловьев, 1982; Cretaceous-Tertiary **extinctions...**, 1982; Алексеев, 1984, 1986; **Sepkoski**, Raup, 1985; Соловьев и др., 1994; Невеская, 1995 и др.). Массовому вымиранию подверглись представители известкового наннопланктона, силикофлагеллат, динофлагеллат, планктонных фораминифер, радиолярий, т.е. планктонных организмов, а из бентоса наиболее пострадали двустворчатые моллюски, губки, **строматопороидеи**, морские ежи. Вымирание не было одновременным и катастрофическим и захватило не все группы планктона и бентоса, да и разные группы, подвергшиеся наибольшему вымиранию, испытывали упадок в разное время (Шиманский, Соловьев, 1982; **Thierstein**, 1982; Kauffman, 1984; Hoffman, 1989a, b; Keller, 1989; Keller et al., 1994; Соловьев и др., 1994, 1995; **McLeod**, 1994; **Jablonski**, Raup, 1995 и др.).

В палеогене и неогене число таксонов высокого ранга незначительно понизилось по сравнению с меловым временем (122 и 121 соответственно). В палеогене возникли лишь немногие отряды среди **двустворок** (1), ракообразных (2) и морских ежей (2) и один отряд вымер, а в неогене никаких изменений среди состава таксонов высокого ранга не произошло.

Что же касается таксонов ниже отрядного уровня, то после кризиса на границе мела и палеогена их число значительно упало, особенно для ряда групп. Лишь со второй половины палеоцена началось восстановление разнообразия, и только в середине эоцена для **многих** из них (фораминиферы, двустворчатые моллюски, **остракоды**, морские ежи) разнообразие достигло мелового уровня или превзошло его (Развитие и смена..., 1980, 1981; Шиманский, Соловьев, 1982; Benson et al., 1984; **Hansen**, 1987; Keller, 1988a, b; Невеская, **Амитров**, 1995). Начиная со второй половины эоцена и в олигоцене происходило падение разнообразия родов и видов за счет их вымирания среди большинства групп **бентосных** организмов, особенно теплолюбивых (фораминифер, в том числе крупных, кораллов, двустворчатых и

брюхоногих моллюсков, морских ежей) (Cavelier et al., 1981; Corliss et al., 1984; Miller, Katz, 1987; Hansen, 1987; Berggren, Miller, 1989; Невесская, **Амитров**, 1995). Вымирание отмечено и для планктонных организмов — **динофлагеллат**, силикофлагеллат, **кокколитофорид**, фораминифер (Pomerol, 1985; **Sepkoski**, Raup, 1986 и др.). Это вымирание конца эоцена и олигоцена охватывало длительный интервал и состояло из серии малых эпизодов, выраженных более во **внетропических** областях (Benson et al., 1984; Kennet et al., 1985; Keller, 1986).

На границе палеогена и неогена каких-либо заметных изменений таксономического состава не произошло. В течение же неогена изменения в составе морского бентоса происходили главным образом на видовом, реже на родовом уровне, состав же таксонов высокого ранга не изменился по сравнению с палеогеновым. В течение раннего миоцена постепенно вымирали характерные для палеогена виды и появлялись многие современные виды, так что уже **среднемиоценовые бентосные** комплексы низких и средних широт приобрели состав, сходный с современным. Изменение **бентосных** сообществ вызывалось и тем, что во время потеплений виды низких широт проникали в более высокие широты, а во время похолоданий **тепловодные** элементы либо **вымирали**, либо мигрировали в более низкие широты (Гладенков, 1978, 1987; Stevens, 1980; Stanley, Campbell, 1981; Miller, Katz, 1987; Попов и др., 1993; и др.). Похолодание второй половины неогена привело в северных районах Тихого океана и Атлантики к гибели многих субтропических видов и возникновению бореальной, а затем арктической фаун (Гладенков, 1978, 1987, 1995 и др.).

II.2.3. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА

Состав зоопланктона, который, как и фитопланктон, служил источником пищи для многих донных организмов, значительно менялся в течение фанерозоя.

В кембрийских морях представители зоопланктона были весьма немногочисленными и принадлежали к некоторым неясным в систематическом отношении формам (*Amiskwia*, *Nectocaris*), а также к **конодонтоторидам**, **конодонторморфидам**, **урохордовым** и некоторым другим группам (табл. II.2.3). Следует **подчеркнуть**, что высказывается предположение, что многие планктонные группы животных произошли от бентосных форм (Rigby, Milsom, 1996), чем и объясняется малое разнообразие зоопланктона в начале палеозоя. В ордовике в состав зоопланктона вошли инфузории (**тинтинниды**), гидрозои, сцифозои, головоногие моллюски, **граптолитины**, **конодонтоториды**; в силуре к ним прибавились радиолярии, **тентакулитиды**, **остракоды** и, возможно, криноидеи. В девоне состав зоопланктона оставался таким же, как в силуре, а в карбоне исчезли тентакулитиды и **граптолитины**, но появились пока еще очень редкие планктонные **фораминиферы**. Такой же комплекс зоопланктона сохранялся в перми и триасе, хотя **численность** планктонных фораминифер увеличивалась, а к концу триаса вымерли конодонтоториды.

Начиная со второй половины мелового периода, среди зоопланктона господствующее положение наряду с радиоляриями и другими группами заняли фораминиферы, и такой же состав сохраняется доныне (табл. II.2.3).

II.2.4. СМЕНА ГОСПОДСТВОВАВШИХ В СОСТАВЕ БЕНТОСА ТАКСОНОВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Общее изменение таксономического состава морских беспозвоночных в фанерозое, рассмотренное в предыдущем разделе, показывает смену отдельных таксономических групп другими, но не дает представления о преобладании в фаунах различных периодов тех или других таксонов.

Таблица II.2.3 Распространение в **фанерозое** групп, представители которых принадлежали к **зоопланктону**¹

Таксоны	V	C	O	S	D	C	P	T	J	K	?	N	Q и со вр.
Фораминиферы													
Радиолярии													
Инфузории													
Гидрозои (сифонофоры)													
Сцифозои		?											
<i>Amiskwia</i>		—											
<i>Nectocaris</i>		—											
Гастроподы—птероподы										7			
Крикоконариды (гентакулитиды)													
Головоногие моллюски			?										
Криноидеи													
Трилобиты (агностициды)													
Остракоды			?	?									
Меростоматы													
Малакостраки								?					
Граптолитины													
Урохордовые													
Конодонтофориды и конодонтоморфы													

¹ По данным: Таррап, 1968; Lipps, 1970; **Tappan**, Loeblich, 1973, 1988; Legett et al., 1981 с небольшими изменениями. Утолщенной линией показаны интервалы, в которых данная группа имела руководящее значение.

Анализ господствовавших групп привел некоторых исследователей к выводу о существовании в течение фанерозоя **трех** "эволюционных фаун" (**Sepkoski, Sheehan**, 1983; **Jablonski et al.**, 1983; **Bambach**, 1983; **Sepkoski, Miller**, 1985; **Sepkoski**, 1990a; **Valentine**, 1990): "кембрийской", "палеозойской" и "современной". В состав первой, по их мнению, входили **хиолиты, моноплакофоры, беззамковые брахиоподы, трилобиты и эокриноидеи**. Эта фауна в кембрии, по данным этих исследователей, была **распространена** на всем шельфе. Разнообразие ее испытало быстрый подъем в начале раннего кембрия, в среднем и позднем кембрии наблюдалась медленная ее диверсификация, а с ордовика по девон шли спад и оттеснение этого комплекса с мелководья на **большие** глубины. Какие-то элементы этой фауны продолжали существовать и в мезокайнозое, но в угнетенном состоянии. "Палеозойская фауна" была более разнообразной и состояла из губок, кораллов, крикоконарид (гентакулитид), гастропод, цефалопод, полихет, замковых брахиопод, мшанок, **меростомат**, остракод, разнообразных иглокожих (криноидеи, стеллероидеи, **бластоидеи, цистоидеи, эдриастероидеи, стилофоры**, паракриноидеи, **парабластоидеи, эдриобластоидеи, гомеостелеи, офиоцистоидеи, циклоцистоидеи**), **графтолитин** и конодонтофорид. Эта фауна достигла высокого разнообразия в раннем - среднем ордовике и заняла **большую** часть шельфа, потеснив "кембрийскую фауну" и отчасти смешавшись с ней. В силуре - перми наблюдалась стабилизация "палеозойской фауны", а в конце перми она испытала резкий спад в течение массового вымирания и, хотя в триасе и юре разнообразие ее увеличилось, с мелового периода шло угасание этой фауны, но она существует и доныне.

"Современная фауна", представленная фораминиферами, губками (демоспонгии, **гексактинеллиды**), двустворчатыми и брюхоногими моллюсками, скафо-

Таблица II.2.4. Группы морских беспозвоночных, преобладавшие в течение различных периодов фанерозоя¹

Таксоны	Є	O	S	D	C	P	T	J	K	?	N	Q и со вр.
Фораминиферы бентосные	—————											
Радиолярии бентосные	—————											
Проблематичные мелкие раковинчатые и мягкотелые неизвестного происхождения	—————											
Губки	—————											
Хетегиды										/	?	?
Строматопороидеи	?	?	—————							?	?	?
Археоциаты	—————											
Рецептакулитиды	?	—————										
Гидроидные	—————											
?Палеоаплизины	—————											
Табуляты	—————											
Ругозы	—————											
Гексакораллы – склерактинии	—————											
Мо оплакоф р роподы	—————											
Двустворчатые моллюски	—————											
Крикоконариды (тентакулитиды)	—————											
Хиолиты	—————											
Головоногие моллюски	—————											
Приапиды	—————											
Аннелиды	—————											
Серпулиды	—————											
Корнулитиды	—————											
Брахиподы	—————											
беззамковые	—————											
замковые	—————											
Мшанки	—————											
Мягкотелые членистоногие	—————											
Трилобиты	—————											
Ракообразные (кроме остракод)	—————											
Остракоды	—————											
Криноидеи	—————											
Эдриоастероидеи	—————											
Эокриноидеи	—————											
Морские ежи	—————											
Граптолитины	—————											
Конодонтофориды и конодонтоморфы	—————											

¹ Утолщенной линией показаны интервалы, в которых данная группа имела руководящее значение в бентосных комплексах (включая нектобентосные и планктобентосные формы).

подами, мшанками, морскими ежами, малакостраками и рядом морских позвоночных, тоже начала свое существование с кембрия и ордовика, но основное ее развитие началось с позднемелового времени.

В целом такое подразделение морской фанерозойской морской биоты можно принять лишь с определенными уточнениями. Прежде всего следует подчеркнуть, что кембрийская фауна очень своеобразна и резко отличается от последующей ордовикской. Кроме указанных выше характерных для нее групп, нужно отметить

многочисленные и разнообразные **раковинчатые формы**, систематическое **положение** которых неясно, а также археоциаты, губки, замковые **брахиоподы**, **иглокожие**, кроме отмеченных эокриноидей (Розанов, **Миссаржевский**, 1966; Розанов и др., 1969; Журавлева и др., 1979), мягкотелые **членостоногие**, черви-**приапулиды**, **граптолитины** и бесскелетные неясного систематического положения, найденные в фаунах типа Берджесс (Whittington, 1980; **Conway Morris**, 1986, 1989a; Collins, 1987).

В ордовике практически исчезли все формы неясного происхождения как мелкие раковинчатые, так и мягкотелые, и наряду с господствовавшими уже в кембрии моноплакофорами **и/или гастроподами**, **хиолитами**, беззамковыми брахиоподами, трилобитами, граптолитами руководящую роль в донных сообществах начали играть губки, **строматопороидеи** (со среднего ордовика), **табуляты**, ругозы (со среднего ордовика), двустворчатые моллюски, замковые брахиоподы, мшанки, **остракоды**, криноидеи, а также **нектобентосные** головоногие моллюски и **конодонтофориды** (последние с позднего кембрия).

В силуре ббльшая часть господствовавших в ордовике систематических групп сохранила свое значение. К ним прибавились еще несомненные **гастроподы** и **крикоконариды (тектакулитиды)**, а губки, беззамковые брахиоподы, моноплакофоры, **хиолиты** стали не столь многочисленными, как ранее. Тот же состав основных групп бентоса был и в девоне. В карбоне к преобладавшим в сообществах группах прибавились **бентосные фораминиферы**, губки, **хететиды**, неизвестного положения **палеоаплизины**, а строматопороидеи, крикоконариды, трилобиты, граптолитины, **конодонтофориды** снизили свою численность. В перми в состав преобладавших в карбоне в донной биоте групп вошли гидроидные, тогда как хететиды и табуляты потеряли свое значение.

В триасе сохранили свою руководящую роль фораминиферы, губки, гидроидные, **моллюски**, брахиоподы, мшанки, остракоды, менее распространенными стали криноидеи. Во второй половине триаса массовое развитие получили **кораллы-склерактинии**. В юре вновь значительную роль стали играть криноидеи, еще большее значение приобрели **гексакораллы-склерактинии**; в остальном же состав господствовавших групп остался прежним. В меловое время меньшую роль стали играть строматопороидеи, замковые брахиоподы и криноидеи, а морские ежи стали господствующей группой.

В палеогене неизвестны хететиды и строматопороидеи, менее распространенными стали гидроидные, головоногие моллюски, брахиоподы, тогда как значительное место среди морского бентоса заняли различные ракообразные (другие, чем остракоды). В течение неогенового и четвертичного времени и ныне фактически не произошло никаких изменений по сравнению с палеогеном, кроме некоторого снижения роли губок, что может быть и артефактом. К господствовавшим **бентосным** группам относятся фораминиферы, склерактинии, гастроподы, **двустворки**, **аннелиды**, мшанки, ракообразные (**малакостраки**, остракоды и др.) и морские ежи (табл. П.2.4).

П.3. ДИНАМИКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В разделах предыдущей главы основное внимание было уделено качественным изменениям, т.е. изменениям таксономического состава беспозвоночных, слагавших морские фауны в различные периоды фанерозоя.

В этой главе будет рассмотрена динамика таксономического разнообразия таксонов отрядного уровня и выше в течение фанерозоя, т.е. соотношения образования новых таксонов и их вымирания. Динамика разнообразия **биоты** может

быть выражена через изменение числа таксонов разного ранга. Так, для фанерозойских морских беспозвоночных были проанализированы такие данные, как для отдельных систематических групп, в ОСНОВНQM на родовом и семейственном уровнях для всего фанерозоя (Pitrat, 1970; Леонов, 1973; Raup, **Voyajian**, 1988) или только для палеозоя (**Барсков** и др., 1994а, б, 1995) или мезокайнозоя (Вискова, 1995), так и для всех морских беспозвоночных на видовом (Raup, 1976; Sepkoski et al., 1981; Sepkoski, 1989), родовом и семейственном (Sepkoski, 1978, 1982, 1984, 1986а, б, 1988, 1989; Sepkoski, Raup, 1982; Дмитриев, 1989; Benton, 1995), отрядном (Simpson, 1969; Valentine, 1969; Леонов, 1973; **Sepkoski**, 1978; Дмитриев, 1989) уровнях и для классов (**Леонов**, 1973).

В результате были выявлены критические для морской **биоты** интервалы, огражденные массовым вымиранием на родовом и семейственном уровнях на границе перми и триаса, в конце триаса, в конце мелового периода и на границе франа и фамена в позднем девоне (Newell, 1963; 1967; Sepkoski, 1978, 1982, 1984, 1986, 1994; Буко, 1979; Raup, Sepkoski, 1982; Raup, 1986; Фишер, 1986; Jablonski, **1986b**; Raup, Voyajian, 1988; Алексеев, 1988, 1989а, б; Дмитриев, 1989; Соколов, 1991; **Hubbard**, Glinsky, 1992; **Erwin**, 1993), а также - кризис конца ордовика (Boucot, 1975; Буко, 1979; Соколов, 1991 и др.) и эпизоды значительных вымираний в среднем - позднем кембрии (Sepkoski, **1986а, б**).

Сравнение этих кризисов биоты в большинстве случаев проводилось по интенсивности вымирания родов и семейств, как наиболее информационному показателю с точки зрения Дж. Сепкоски и его соавторов; изменения на более высоком таксономическом уровне обычно не рассматривались.

Однако не только степень уменьшения числа таксонов определяет глубину того или другого кризиса, но и уровень этих таксонов, на что впервые обратил внимание А. Буко (Boucot, 1990). Буко расположил основные события в развитии морской биоты согласно таксономическому рангу затронутых вымиранием таксонов, учтя также сопутствовавшие вымираниям события адаптивной радиации. Наиболее выдающимися, согласно этому **подходу**, оказались события, происшедшие в раннем кембрии и позднем палеозое, менее выраженными - в конце ордовика и середине позднего девона (по вымиранию) и в начале среднего ордовика, карбона, среднего триаса и юры (по уровню адаптивной радиации).

В своем исследовании Буко использовал только качественные оценки событий, поэтому представляется важным наложить на них количественные данные по изменению числа таксонов высокого ранга от отрядов (реже подотрядов) до подтипов в течение фанерозоя. Для этого была составлена таблица геологического распространения таксонов этого ранга всех морских беспозвоночных (Невесская, 1995а, см. табл. **II.2.2**) на основании данных изданий "Основы палеонтологии" "Treatise on invertebrate paleontology", а также более поздних работ, особенно по кембрию (Розанов, Миссаржевский, 1966; Розанов и др., 1969; Журавлева и др., 1979; Brasier, 1979; Collins et al., 1983; **Conway Morris**, 1986, 1989а; Розанов, 1989; Valentine et al., 1991; Rozanov, Zhuravlev, 1992; Rozanov, 1992; Dzik, 1994). Уточнение систематики ряда групп проведено по "Справочнику по **систематике...**," 1984.

Была поставлена задача проследить изменения разнообразия таксонов высокого ранга и выявить наиболее выраженные события как вымирания, так и появления новых таксонов, и соотношение этих событий с целью выделения основных интервалов изменения морской биоты и сравнения полученных результатов с ранее опубликованными.

Анализ абсолютного числа таксонов высокого ранга показал, что все ныне существующие типы (кроме мшанок) возникли в кембрии, а немногие, возможно, в венде, а что касается классов, то в кембрии появилось более 40 классов, в ордовике их число было максимальным (52) для фанерозоя, затем снижаясь в течение остальной части палеозоя и в мезозое (до 29 в юре), и далее не изменялось до

Таблица П.3.1. Показатели изменения числа таксонов высокого ранга в течение фанерозоя

Число таксонов	€	O	S	D	C	P	T	J	K	¥	N
Общее	174	165	158	156	140	133	116	120	124	122	121
Перешедших из предыдущего периода	16	82	144	142	134	128	102	102	118	117	121
Появившихся в начале периода	158	83	14	14	6	5	14	18	6	5	0
в течение периода	86	51	9	9	5	3	7	13	4	1	0
Вымерших в течение периода	72	32	5	5	1	2	7	5	2	4	0
в конце периода	92	21	16	22	12	31	14	2	7	1	0
Перешедших в следующий период	84	8	10	11	7	2	5	0	5	0	0
	8	13	6	11	5	29	9	2	2	1	0
	82	144	142	134	128	102	102	118	117	121	121
Скорость											
формообразования	1,10	0,83	0,29	0,19	0,06	0,08	0,31	0,21	0,09	0,14	0
вымирания	0,62	0,19	0,34	0,32	0,12	0,61	0,31	0,03	0,09	0,02	0
диверсификации	+0,48	+0,64	-0,05	-0,13	-0,06	-0,53	0	+0,18	0	+0,12	0
общего изменения таксономического состава	1,72	1,02	0,63	0,51	0,18	0,69	0,62	0,24	0,18	0,16	0

настоящего времени, что хорошо согласуется с данными Г.П. Леонова (1973). Таким образом, на уровне самых высоких таксонов разнообразие морской **биоты** либо не менялось (типы), либо показывало равномерный спад от раннего палеозоя до мезокайнозоя (классы).

Более сложную картину дает рассмотрение общего числа всех таксонов, начиная с отрядного уровня (табл. П.3.1).

Предваряя анализ полученных далее результатов, следует сказать о специфике подхода к кембрийской фауне, в составе которой, кроме представителей таксонов, имевших статус отрядный и выше и отнесенных хотя бы условно к одному из известных типов, учтены таксоны неясного систематического положения. Каждый из этих таксонов, возможно, был представителем самостоятельного таксона высокого ранга, но кратковременность существования (в основном только какая-то часть кембрия) и ограниченность видового состава создают трудности по установлению их действительного статуса. К таким таксонам неясного систематического положения относятся мелкие **раковинчатые** формы, а также ряд мягкотелых форм (см. табл. П.2.2). Общее число их около 60 из 174 таксонов высокого ранга, известных в кембрии. В ордовикское время из них продолжали существовать только 6, один до силура и один до карбона.

Общее число таксонов несомненно высокого ранга было наибольшим в ордовике (165), затем плавно снижалось до девона включительно (от 158 в силуре до 156 в девоне); в карбоне **разнообразие** упало до 140 таксонов, оставаясь близким в перми (133), а в триасе стало наиболее низким (116). Начиная с юры число таксонов начало увеличиваться, достигнув наивысшего значения в меловое время (124), но тем не менее разнообразие таксонов высокого ранга в мезозое и кайнозое было значительно ниже, чем в палеозое (табл. П.3.1, рис. П.3.1).

Таблица П.3.2. Показатели **изменения** числа таксонов высокого **ранга** в течение кембрия и ордовика

Число таксонов	Є ₁	Є ₂	Є ₃	O ₁	O ₂	O ₃
Общее	103	123	86	133	152	155
Вновь появившихся	89	55	14	55	25	5
Вымерших	35	51	6	6	2	13
Скорость формообразования	1,73	2,6	0,85	1,53	0,55	0,32
вымирания	0,68	2,2	0,38	0,11	0,02	0,72
диверсификации	+1,05	+0,40	+0,47	+1,42	+0,53	-0,40
общего изменения таксономического состава	2,41	4,8	1,23	1,64	0,57	1,00

При проводившемся анализе, кроме абсолютных величин (общее число таксонов, число **вымерших** и число появившихся на протяжении отдельных периодов), были подсчитаны их отношения к продолжительности периодов и к общему числу существовавших в это время таксонов, которые являются более информативными, чем абсолютные числа. Таким образом подсчитывались скорость формообразования, равная $\frac{S}{D \times t} \times 100$, и скорость вымирания, равная $\frac{F}{D \times t} \times 100$, где E - число вымерших таксонов, S - число появившихся таксонов, D - общее число таксонов, известных в данный интервал времени, t - **продолжительность** интервала в млн лет. Затем вычислялись скорость диверсификации, равная разности скоростей формообразования и вымирания, и скорость общего изменения таксономического состава, равная сумме скоростей формообразования и вымирания. Скорость диверсификации будет положительной при преобладании формообразования над вымиранием и отрицательной, если вымирание больше формообразования, а скорость общего изменения состава будет максимальной при высоких скоростях и формообразования и вымирания.

Полученные данные показали, что скорость формообразования в фанерозое была наивысшей в кембрии, и, если рассматривать отдельные его подразделения, то в среднем кембрии: скорость формообразования для всего кембрия 1,10, для раннего - 1,73, для среднего - 2,6 и для позднего 0,85 (табл. П.3.2 и рис. П.3.2). В ордовике эта скорость продолжала оставаться высокой, особенно для раннего ордовика (в целом 0,83, а для раннего - 1,53), а начиная с силура и до конца палеозоя значительно понижалась, будучи в позднем палеозое ниже 0,10 (см. табл. П.3.1). В триасе наблюдалось повышение скорости формообразования, однако, не достигшей значений начала палеозоя. Начиная с юры, **значения** этого показателя снижаются, а в неогене новых таксонов высокого ранга уже не образуется. Таким образом, для скорости формообразования отмечались три пика: в раннем-среднем кембрии, в ордовике и значительно меньший - в триасе (рис. П.3.1 и П.3.2).

Наибольшей скоростью вымирания характеризовался кембрийский период, вернее его середина (общая величина 0,62, для раннего кембрия - 0,68, для среднего - 2,2, для позднего - 0,38). В ордовике скорость вымирания упала до 0,19, в силуре и девоне была близкой (несколько более 0,30), в карбоне - значительно меньше (0,12), а в пермское время резко возросла до 0,61. В триасе вымирание замедлилось, будучи на уровне силура и девона, а в течение остальной части мезозоя и в кайнозое скорость вымирания стала очень низкой, особенно в юре и палеогене; в неогене же вымирания таксонов высокого ранга не происходило. Следовательно, по скорости вымирания выделяются два пика: в кембрии (см. рис. П.3.2) и в перми (см. рис. П.3.1). При этом надо заметить, что по мнению А.Ю. Розанова (**устн. сообщ.**), среднекембрийский пик, скорее всего представлял собой артефакт из-за недостаточной изученности **биоты** второй половины кембрия.

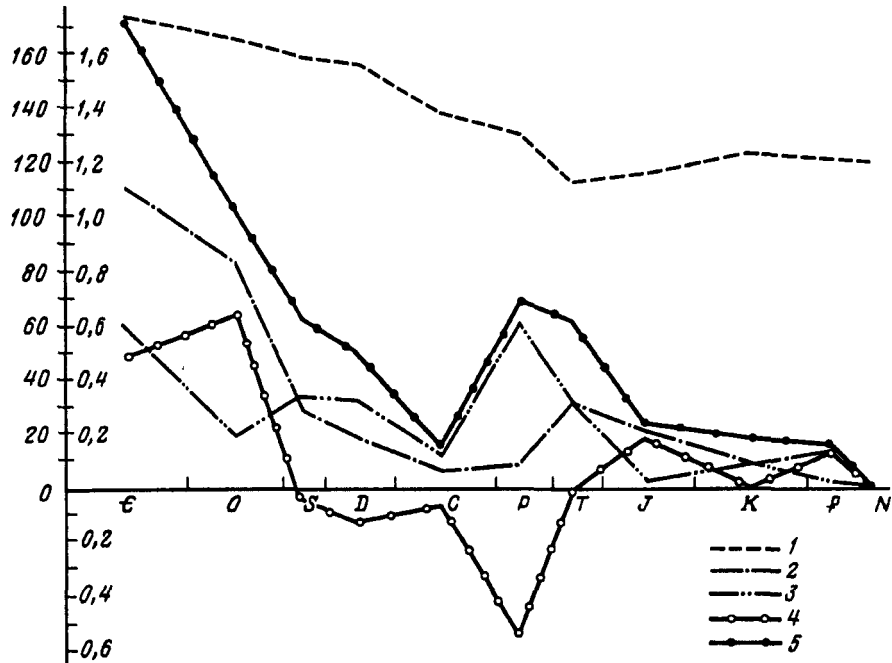


Рис. П.3.1. Изменение общего числа (1), скорости формообразования (2), скорости вымирания (3), скорости диверсификации (4) и общего изменения состава (5) таксонов высокого ранга в течение фанерозоя (Невесская, 1995а, рис. 1)

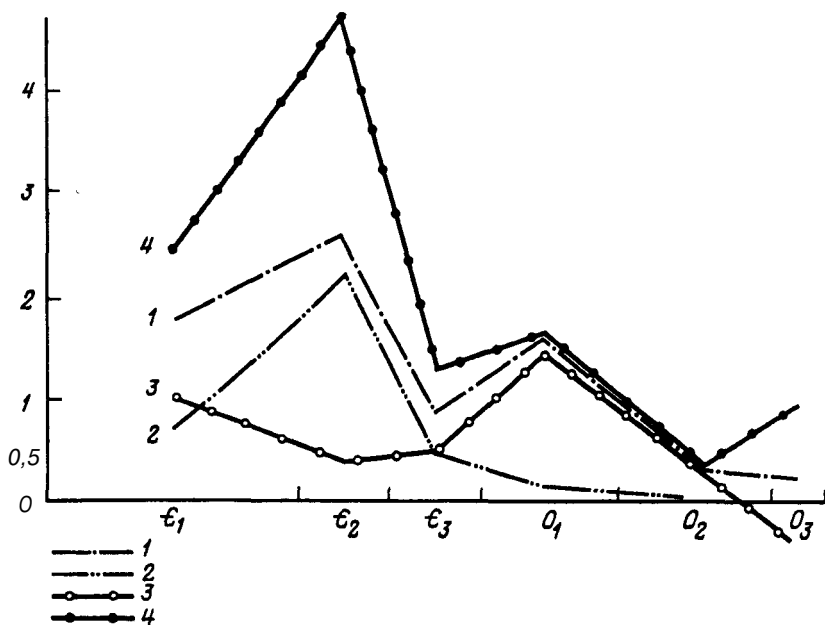


Рис. П.3.2. Изменение скоростей формообразования (1), вымирания (2), диверсификации (3) и общего изменения состава (4) таксонов высокого ранга в течение кембрия и ордовика (Невесская, 1995а, рис. 2)

Таблица П.3.3 Показатели **изменения** числа таксонов высокого ранга на границах отделов и систем **фанерозоя**

Показатели							$\frac{S}{D}$	$\frac{D}{C}$	$\frac{C}{P}$	$\frac{P}{T}$	$\frac{T}{J}$	$\frac{J}{K}$	$\frac{K}{O}$	$\frac{P}{N}$
Число таксонов, вымерших на границе	35	51	6	6	13	13	6	11	5	28	9	2	2	1
Число таксонов, появившихся на границе	55	14	55	25	5	9	9	5	3	7	13	4	1	0
Отношение числа вымерших на границе таксонов к общему числу таксонов более древнего хронострати графического подразделения ¹ в процентах	34	42	7	4	9	8	4	7	4	22	8	2	2	1
Отношение числа появившихся на границе таксонов к общему числу таксонов более молодого хронострати графического подразделения в процентах	45	16	41	16	3	6	6	4	2	6	11	3	1	0
Общее изменение таксономического состава на границе отделов и периодов	79	58	48	20	12	14	10	11	6	28	19	5	3	1

¹ Общее число таксонов в **хронострати** графических подразделениях см. в табл. П.3.1 и П.3.2.

По скорости диверсификации, т.е. разности скоростей формообразования и вымирания, периоды подразделяются на: 1) те, в течение которых формообразование резко преобладало над вымиранием - это кембрий (для всего кембрия +0,48, для раннего - +1,05, для среднего - +0,40 и для позднего - +0,47) и ордовик, особенно ранний (для всего ордовика +0,64, для раннего - +1,42, среднего - +0,53, тогда как для позднего - -0,40), а также юра (+0,18) и палеоген (+0,12); 2) те, в течение которых, наоборот, преобладало вымирание - особенно резко в перми (-0,53) и менее в девоне (-0,13), карбоне (-0,06) и силуре (-0,05) и 3) те, в течение которых формообразование компенсировало вымирание — триас и мел (см. табл. П.3.1 и рис. П.3.1).

Степень общего изменения состава таксонов высокого уровня, определяемая суммой скоростей вымирания и формообразования, была наиболее резко выражена для кембрия, особенно среднего (в целом для кембрия 1,72, для раннего - 2,41, для среднего - 4,8, для позднего - 1,23) и для ордовика, особенно раннего (общая величина 1,02, для раннего - 1,64); значительным было изменение состава в перми (0,69), силуре (0,63), триасе (0,62), девоне (0,51); в карбоне, юре, мелу и палеогене — умеренным, а в неогене никакого изменения не произошло (см. табл. П.3.1 и рис. П.3.1). Таким образом, наиболее резкие изменения состава таксонов высокого ранга были в начале палеозоя (кембрий и ранний ордовик), затем степень **изменений** начала уменьшаться и достигла минимума в карбоне; в перми и триасе был новый пик изменения систематического состава; в юре, мелу и палеогене изменения замедлились, а в неогене свелись к нулю.

Особенно впечатляющим было изменение **биоты** (на уровне высоких таксонов) в пермский период, отвечающее позднепермскому кризису, когда массовое вымирание значительно преобладало над формообразованием, а процент вымерших на границе перми и триаса высоких таксонов был более 20. Остальные четыре пика массовых вымираний (конец ордовика, граница франа и фамена, конец триаса и конец мела) столь явственно не выделяются. Процент вымерших во время этих интервалов таксонов высокого ранга был около 9 в конце триаса, 8 - в

конец ордовика, 6,5 - в конце мела и всего менее 3 на фран-фаменской границе. Кроме указанных, пик вымирания отмечается на границе девона и карбона (около 8% вымерших таксонов высокого ранга).

Наиболее же крупные вымирания таксонов высокого ранга были на границах раннего и среднего и среднего и позднего кембрия: 34 и 41% соответственно.

Так что по степени выраженности массовых вымираний высоких таксонов можно выстроить такую последовательность: граница среднего и позднего кембрия, граница раннего и среднего кембрия, граница перми и триаса, конец триаса, конец ордовика, граница девона и карбона, конец мела и фран-фаменская граница.

Если рассматривать не только вымирание, но и появление новых таксонов, т.е. общее изменение таксономического состава на границах, то наиболее резкими будут границы раннего и среднего и среднего и позднего кембрия, кембрия и ордовика, перми и триаса, раннего и среднего ордовика, триаса и юры, ордовика и силура, тогда как границы девона и карбона и силура и девона отмечаются значительно меньшими изменениями, а на границах карбона и перми, юры и мела, мела и палеогена, палеогена и неогена происходили крайне небольшие перемены в составе таксонов высокого ранга (табл. П.3.3).

Так как кризис экосистемы в глобальном масштабе мог быть обусловлен не только и не столько увеличением скорости вымирания, сколько уменьшением скорости формообразования (McGhee, 1988, 1990a, b; **Teichert**, 1990; Каландадзе, Раутиан, 1993), максимальное падение разнообразия **биоты** было бы при комбинации высокой скорости вымирания и низкой — формообразования (McGhee, 1990b). Такие условия создались только в пермское время, когда скорость вымирания была 0,61, т.е. уступала лишь таковой для раннего и среднего кембрия, а скорость формообразования (0,08) была одной из самых низких в фанерозое (см. табл. П.3.1 и П.3.2).

Сравним теперь полученные данные с данными по более низким таксонам (семействам, родам и видам). Помимо раннепалеозойских, наиболее выдающихся событий в развитии морской биоты, особенно значительными были события конца перми, которые отмечались на всех таксономических уровнях, начиная с видового (Allison, Briggs, 1993). Кризисы конца триаса и конца ордовика совпадали для видового, родового, семейственного и более высоких уровней, тогда как массовые вымирания позднего девона (фран-фаменское) и конца мела, выделяющиеся на родовом и семейственном уровнях, не совпадали с крупными вымираниями высших таксонов.

Подводя итоги, можно сказать, что анализ геохронологического распределения таксонов высокого ранга показывает, что главные события в развитии морской биоты происходили в начале палеозоя за счет массового появления новых таксонов в кембрии и начале ордовика и массовых вымираний в кембрии и позднем ордовике, а также в позднем палеозое, т.е. в конце перми, - за счет массового вымирания и при очень низком уровне возникновения новых таксонов. Зависимость ускорения появления новых таксонов и предшествовавших этому вымираний отмечается для силура после позднеордовикского вымирания, для триаса - после позднепермского вымирания и для юры - после позднетриасового вымирания, тогда как позднемеловое вымирание не повлекло за собой заметного увеличения образования новых таксонов высокого ранга.

Более детальное изучение динамики таксономического разнообразия на уровне семейств и родов, проведенное в рамках программы "Экосистемные перестройки и эволюция биосферы" для отдельных классов беспозвоночных, хотя и не изменило общей картины, полученной при рассмотрении высоких таксонов, но явственно показало различия в развитии разных групп организмов и способствовало установлению в ряде случаев причин этих различий.

Так, анализ изменения таксономического разнообразия на границе франа и фамена (поздний девон), считавшегося одним из основных кризисных событий, на материалах по головоногим моллюскам (Барсков и др., 1994а,б), брахиоподам и мшанкам (Афанасьева, Морозова, 1995а) показал, что эти группы вели себя на этом рубеже совершенно различно. Для брахиопод это позднедевонское вымирание было одним из крупнейших в их истории существования, что явствует из падения численности родов и видов, а также резких изменений в составе отрядов. В то же время головоногие моллюски и мшанки не показали существенных изменений: на родовом и более высоких уровнях не отмечалось ни падения разнообразия, ни значительного вымирания.

Такие же различия в развитии разных групп беспозвоночных на "критических" рубежах: пермско-триасовом и мел-палеогеновом выявлены при исследовании таксономического разнообразия: в первом случае — брахиопод, мшанок, кораллов и двустворчатых моллюсков (Афанасьева, Невеская, 1994; Афанасьева, Морозова, 1995б; Афанасьева и др., 1998), а во втором - головоногих моллюсков, мшанок и морских ежей (Соловьев и др., 1994, 1995).

Все эти исследования показали, что среди таксонов всех рангов имелись существовавшие длительно и не подверженные значительным изменениям, жившие кратковременно, появлявшиеся и быстро исчезающие, либо не оставляя потомков, либо давая начало новым группам, и длительно существовавшие, испытывавшие периоды расцвета и дифференциации и периоды упадка и снижения разнообразия. Разная судьба таксонов в определенной степени была связана с их этолого-трофической характеристикой и ролью, которую они играли в сообществах, что является предметом рассмотрения следующих разделов.

П.4. ИЗМЕНЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТАВА МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

П.4.1. ОСНОВНЫЕ ЭТОЛОГО-ТРОФИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ БЕНТОСА

При относительном постоянстве состава пищевых ресурсов океана в течение фанерозоя (сестон; осевший на дно органический детрит с развившимися на нем бактериями, микрофито- и микрозообентосом; макрофиты в мелководных районах моря; живые и отмершие организмы) и связанной с этим консервативностью стратегии и механизмов питания среди представителей морской биоты и в частности бентоса существовали: сестонофаги, собирающие и безвыборочно заглатывающие грунт детритофаги, хищники, растительоядные, эврифаги и симбиотрофы. Этологически морские организмы подразделялись на бентосных, нектонных и планктонных, а бентосные, в свою очередь на эпифаунных (подвижно и неподвижно прикрепленных, свободно лежащих и мобильных), инфаунных (глубоко и неглубоко зарывавшихся) и семиинфаунных. Некоторые таксоны были ограничены только одной этолого-трофической группировкой, другие входили в различные группировки.

В течение фанерозоя в пределах отдельных группировок одни таксоны сменялись другими, и, кроме того, представители одного таксона могли менять свои этолого-трофические характеристики, хотя последнее происходило не часто.

Несомненно в морях различного возраста, разного типа и разного географического положения распределение организмов, относящихся к разным этолого-трофическим типам, отличалось, но какие-то общие закономерности подметить можно.

П.4.2. ЯРУСИРОВАНИЕ ЭПИФАУНЫ И ИНФАУНЫ

Пищевые ресурсы для морских организмов содержались как в водной колонке в виде растворенного и коллоидального органического вещества, взвешенных частиц и плавающих живых организмов, так и в осадке. Наиболее высокая концентрация органических веществ отмечалась непосредственно выше границы осадок/вода, где сконцентрирована основная часть бентосной **эпифауны** и вся флора. Здесь же отлагались отмершие организмы и органический детрит. Ниже границы осадок/вода в пределах 5 см наблюдается высокое содержание органических веществ, глубже их количество уменьшается за счет разрушения бактериями, и еще глубже пищевые ресурсы в грунте полностью отсутствуют.

Наиболее полному использованию ресурсов **бентосными** организмами служило их распределение по ярусам по отношению к поверхности дна, т.е. вертикальное подразделение пространства организмами в пределах сообществ. Это относится как к сестонофагам и **эпифаунным** и **инфаунным**, так и к детритофагам и хищникам. При большем развитии ярусирования увеличивалось число ниш, что вело к увеличению и экологического и таксономического разнообразия сообществ (Ausich, 1980; Ausich, Bottjer, 1985, 1990; Bottjer, Ausich, 1986; Droser, Bottjer, 1988, 1989; **Vambach**, 1993).

Среди **эпифаунных** сестонофагов выделены группы, занимающие различные ярусы: низкий (0–5 см над субстратом), промежуточные (5–10, 10–20, 20–50 см) и высокий (50–100 см над субстратом) (Ausich, Bottjer, 1990).

Достижение высоких уровней сестонофагами имело целью улучшение условий питания и происходило за счет увеличения размеров, удлинения структур, служивших для прикрепления к субстрату, или же путем приобретения способности подниматься на возвышающиеся над дном прикрепленные формы.

Эпифаунные детритофаги, **падаляды**, хищники, как правило, были ограничены только самым нижним ярусом, который и отличался наибольшим разнообразием в течение всех периодов фанерозоя. В кембрии этот ярус (0–5 см) занимали археоциаты, губки, **моноплакофоры**, **хиолиты**, **брахиоподы**, трилобиты и другие членистоногие, черви, иглокожие, **граптолитины**, представители ряда групп неясного систематического положения и некоторые другие менее многочисленные формы - как сестонофаги, так и детритофаги и хищники. В ордовике состав жителей этого яруса стал разнообразнее: здесь появились строматопороидеи, **табуляты**, ругозы, двустворчатые моллюски, **гастроподы**, замковые брахиоподы, мшанки и ряд других менее значимых таксонов. В силуре и девоне господствовали примерно те же группы, что и в ордовике. В позднем палеозое основными таксонами были **фораминиферы**, губки, **хететиды**, табуляты, ругозы, двустворки, гастроподы, брахиоподы, мшанки, **остракоды**, криноидеи. Со среднего триаса появились склерактинии, заняв место вымерших в перми ругоз и табулят. С мелового времени брахиоподы и криноидеи стали играть меньшую роль, а среди ракообразных, кроме **остракод**, стали многочисленными **малакостраки** (табл. П.4.1, П.4.7, П.4.10, П.4.11).

В пределах яруса 5–10 см в кембрии жили археоциаты, иглокожие и губки, в ордовике - раннем карбоне - губки, табуляты, ругозы, мшанки, иглокожие и граптолитины (до карбона). С середины карбона в этом ярусе появились двустворчатые моллюски. В конце перми исчезли табуляты и ругозы, а со среднего триаса их место заняли альционарии и склерактинии. Начиная с мела, иглокожие уже не занимали ниши этого яруса, и **бентосные** сестонофаги состояли из губок, кораллов, двустворчатых моллюсков и мшанок. Все эти группы принадлежали к сестонофагам, а представители остальных группировок здесь, как и в более высоких ярусах, практически отсутствовали.

Таблица II.4.1. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к эпифаунным прикрепленным сестонофагам низкого уровня (от 10 см)¹

Таксоны	Є	O	S	D	C	P	T	J	K	Р	N	Q и совр.
Фораминиферы	—											
Радиолярии	—											
Ханцелорииды	—											
Анабаритиды	—											
<i>Volbortella</i>	—											
Хиолительминты	—											
Колеолиды	—											
Криброицаты	—											
Губки	—											
Хететиды	—											
Сфинктозоя	—											
Строматопороидея	—											
Археоциаты	—											
Радиоциаты	—											
Рецептакулитиды	—											
Афросальпингоиды	—											
Соанитиды	—											
Гидрозои (гидроидея)	—											
Палеоаплизины	—											
Сцифозоя	—											
Табуляты	—											
Ругозы	—											
Гелиоолитоидея	—											
Коралломорфы	—											
Альционарии	—											
Гексакораллы (склерактиния)	—											
Гидроконозои	—											
Конулярииды	—											
Гастроподы	7											
Двустворчатые моллюски	—											
Крикоконарииды (тентакулитиды)	—											
Корнулитиды	—											
Серпулиды	—											
Брахиподы	—											
Сабеллидиты	—											

Таблица II.4.1. (продолжение)

Таксоны	Є	O	S	D	C	P	T	J	K	Ƴ	N	Q и совр.
Мшанки	—————											
Щупальцевые (форониды)	—————											
Циррипедии	—————											
Эокриноидеи	—————											
Эдриоастероидеи	—————											
Циклоцистоидеи	—————											
Геликоплакоидеи	—————											
Криноидеи	—————											
Цистоидеи	—————											
Паракриноидеи	—————											
Короноидеи	—————											
Бластоидеи	—————											
Граптолитины	?	—————										
Крыложаберные	—————											
Урохордовые	—————											

¹ Утолщенная линия соответствует руководящему положению данного таксона в сообществах соответственного периода времени.

Более высокий ярус (10–20 см) в кембрии (кроме раннего, когда его занимали археоциаты) и первой половины ордовика не использовался, а со второй половины ордовика здесь появились некоторые **табуляты** и **ругозы**, с середины силура - **цистоидеи** и криноидеи, с середины девона - бластоидеи. Цистоидеи вымерли к концу девона, а бластоидеи - в карбоне. Со второй половины карбона этот ярус освоили некоторые двустворчатые моллюски, которые продолжали здесь жить и в перми. В позднем палеозое данный ярус занимали табуляты, ругозы, двустворчатые моллюски и криноидеи, в триасе и юре - склерактинии, альционарии, двустворчатые моллюски и криноидеи, а с мелового времени - губки, кораллы и двустворки.

Ярус 20–50 см был свободен до середины силура, а с этого времени до конца юры его занимали криноидеи, которые в меловое время были замещены губками и альционариями. Самый же верхний ярус (50–100 см) могли эксплуатировать только криноидеи, и он был занят со второй половины силура до конца юры, а после этого времени оказался свободным (Ausich, Bottjer, 1990).

Таким образом, степень ярусирования увеличивалась в течение раннего палеозоя и стала максимальной со второй половины силура; с этого времени и до начала мелового периода имело место наиболее полное использование ресурсов **эпифаунными** сестонофагами, а начиная с мела самый верхний ярус больше не эксплуатировался (табл. II.4.2).

Зонирование **инфаунных** сестонофагов, детритофагов и хищников, согласно одним исследователям было наименее выражено в кембрии - среднем ордовике, когда организмы занимали только ярус от 0 до -6 см (Vambach, 1983; Droser, Bottjer, 1988, 1989; Ausich, Bottjer, 1990), тогда как по другим представлениям уже в кембрии были освоены и более глубокие слои осадка (Miller, Byers, 1984; Cornish,

Таблица II.4.2. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к **эпифаунным** прикрепленным **сестонофагам** среднего (10–20 см) и высокого (20–100 см) уровней¹

Таксоны	Є	О	S	D	С	Р	Т	J	К	У	N	Q и совр.
Археоциаты	—											
Губки ⁺	—								—	—	—	—
Кораллы ⁺		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Двустворчатые моллюски					—	—	—	—	—	—	—	—
Цистоидеи				—	—							
Бластоидеи					—	—						
Криноидеи ⁺		—	—	—	—	—	—	—	—			
Эокриноидеи ⁺	—	—										
Паракриноидеи												

¹ Крестиком отмечены группы, отдельные представители которых занимали высокий уровень. См. также сноску к табл. II.4.1.

1986; Pickerill, 1994). Эти обстановки были колонизированы мягкотелыми организмами (черви, членистоногие и др.), оставившими следы и относившимися как к сестонофагам (*Arenicolites*, *Diplocraterion*, *Skolithos* и др.), так и к детритофагам и/или падалеядам (*Zoophicos*, *Teichichnus*, **Planolites** и др.), двустворчатыми моллюсками — сестонофагами и **детритофагами**, **моноплакофорами** и/или гастроподами, беззачатковыми брахиоподами, трилобитами.

В позднем ордовике глубина, на которую зарывались некоторые формы, возросла до **30 см** и более (или даже до **100 см** - Sheehan, Schiefelbein, 1981), а начиная с карбона - до 100 см (Droser, Bottjer, 1988, 1989; Ausich, Bottjer, 1990). К наиболее глубоко зарывавшимся относились **двустворчатые** моллюски (с конца силура), **аннелиды** (с ордовика), а в мезозое и кайнозое - еще морские ежи и **малакостраки**.

При этом глубоко зарывавшиеся сестонофаги (в основном двустворки и аннелиды) питались и дышали только в пределах водного слоя на границе с осадком, так что их глубокое зарывание было скорее адаптацией для избегания хищников, тогда как для **инфаунных** детритофагов как сортирующих, так и несортирующих, распределение в осадке на разных уровнях ослабляло конкуренцию за пищу.

II.4.3. БИОТУРБАЦИЯ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭТОЛОГО-ТРОФИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК

Инфаунные организмы, существуя в осадке, вызывали его нарушение за счет формирования убежищ, передвижения, а также в процессе питания осадком. Особенно сильно биотурбация была обусловлена действиями детритофагов и хищников (Thayer, 1979, 1983; Jablonski et al., 1983), причем интенсивность нарушения осадка увеличивалась во времени. Тем не менее биотурбация отмечалась уже в докембрии (Федонкин, 1988; Crimes, Fedonkin, 1994), а степень ее интенсивности в кембрии разными авторами оценивается по-разному, и есть указания, что она была не меньше, чем в послекембрийское время (Pickerill, 1994).

В кембрии биотурбаторами ("бульдозерами") были в основном детритофаги - сортирующие и несортирующие - бесскелетные **полихеты** и **приапулиды**, трилобиты, может быть **гастроподы**; в ордовике к ним прибавились двустворчки-прото-**бранхии**, ?офиуроидеи, ?голотуроидеи, в девоне и карбоне - некоторые малакостраки и **скафоподы**, а трилобиты потеряли свое значение в качестве биотурбаторов с конца карбона. В перми состав биотурбаторов оставался таким же, как в позднем карбоне. В триасе и юре прибавились разнообразные малакостраки, в том числе и хищники, **инфаунные** двустворчатые моллюски детритофаги Tellinoidea, хищные морские звезды и гастроподы Naticoidea, а с мела большую роль начали играть, кроме разнообразных малакостраков и всех ранее упоминавшихся форм, неправильные морские ежи - **спатангоиды** и **клипеастероиды**, а среди хищников - разнообразные гастроподы.

Биотурбация мягких осадков стала интенсивной только с девона (Larson, Rhoads, 1983), создавая препятствие для существования на нестабильных грунтах неподвижных и малоподвижных форм, в том числе двустворчатых моллюсков - **эпифаунных** и **семиинфаунных биссусных сестонофагов** и **инфаунных сестонофагов**, брахиопод, криноидей и представителей других групп, также относившихся к сестонофагам (Thayer, 1979, 1981, 1983; Jablonski et al., 1983; Macleod, 1994). Это явление рассматривается как трофический групповой аменсализм (Rhoads, Young, 1970). В связи с усилением **биотурбации** и хищничества неподвижные сестонофаги были вытеснены с мягких грунтов мелководного шельфа в приливно-отливную зону, на твердые субстраты мелководных районов, в криптические местообитания, в глубоководные обстановки или стали вести мобильный образ жизни или же избегали "**бульдозирования**", приобретая способность к быстрому росту (Thayer, 1983).

II.4.4. ИЗМЕНЕНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА ЭТОЛОГО-ТРОФИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК

Изменение таксономического состава в течение фанерозоя вело и к изменению состава основных этолого-трофических группировок, которые почти все уже отмечались с раннего палеозоя (см. Журавлев, 1995 и др.). В кембрии, ордовике и раннем силуре отсутствовали лишь **эпифаунные** прикрепленные сестонофаги высокого уровня и, возможно, глубоко зарывавшиеся детритофаги.

Рассмотрим те перемены, которые происходили в составе отдельных этолого-трофических группировок в течение времени.

Эпифаунные прикрепленные сестонофаги (см. табл. II.4.1 и II.4.2) в кембрии были представлены археоциатами и беззакловыми брахиоподами, а также значительно более редкими губками, радиоциатами, коралломорфами, гидроидными, иглокожими (эокриноидеи, геликоплакоидеи, **эдриостероидеи** и пр.) и некоторыми другими. К этой группировке мог принадлежать и ряд мелких **раковинчатых**, в частности **ханцеллорииды**, **анабаритиды**, **криброциаты**, **хиолительминты**, **вольбортеллы** и другие. В ордовике эта группировка пополнилась за счет многочисленных **строматопороидей** (со среднего ордовика), табулят, ругоз (со среднего ордовика), двустворчатых моллюсков, замковых брахиопод, мшанок, криноидей. Сохранили свое значение беззакловые **брахиоподы** и **граттолитины**, а остальные прикрепленные сестонофаги играли меньшую роль. В силуре и девоне в основном сохранился тот же состав этой этолого-трофической группировки, лишь более значительную роль стали играть **тентакулитиды**, в силуре - также **корнулитиды** и **серпулиды**, а в девоне - **фораминиферы**, **хететиды** и губки. С середины силура прикрепленные сестонофаги освоили более высокие ярусы водной колонки: **цистоидеи** (до 20 см) и криноидей (до 100 см) - с позднего силура и бластоидеи (до 20 см) - с середины девона. В карбоне и перми основными таксонами были

фораминиферы, губки, **хететиды** (только в карбоне), гидроидные (только в перми), неясного систематического положения **палеоаплизины**, **табуляты** (только в карбоне), ругозы, двустворчатые моллюски, **серпулиды**, **брахиоподы**, мшанки, криноидеи. Высокие ярусы занимали бластоидеи (до конца карбона) и криноидеи. В триасе состав основных компонентов группировки почти не изменился, только криноидеи стали менее распространенными, хотя продолжали занимать все **наддонные** ярусы. С середины триаса к криноидеям присоединились **гексакораллы** (склерактинии) и **октокораллы** (альционарии), заняв место вымерших в перми табулят и ругоз. В юрское время основу группировки прикрепленных **сестонофагов** составляли фораминиферы, губки, склерактинии, двустворчатые моллюски, серпулиды, брахиоподы, мшанки, криноидеи. В меловое время вновь приобрели значение хететиды и гидроидные, менее значительными стали брахиоподы и криноидеи, а циррипедии перешли в основную часть группировки. В кайнозое изменения в составе этой группировки по сравнению с мезозоем были незначительными. Менее важную роль в палеогене и неогене играли губки и гидроидные, а также хететиды, сомнительные находки которых отмечены лишь для некоторых современных сообществ. Основная роль среди прикрепленных сестонофагов в кайнозое принадлежала фораминиферам, склерактиниям, двустворчатым моллюскам, серпулидам, мшанкам и циррипедиям; остальные группы имели меньшее значение (см. табл. II.4.1).

Следует отметить, что данные, приведенные в таблицах II.4.1–II.4.14, несомненно в ряде случаев остаются предположительными, что относится как к вымершим формам, так и к тем, которые представлены лишь остатками скелета (голотуриоидеи, **офиуроидеи**, морские звезды и др.).

Среди **эпифауных** сестонофагов, кроме прикреплявшихся неподвижно и подвижно форм, были свободно лежавшие и ползавшие мобильные организмы. В кембрии к **эпифауным** свободно жившим **сестонофагам** относились некоторые радиолярии, археоциаты, **конулярииды**, **?гастроподы**, двустворчатые моллюски, стенотекоидеи, **хиолиты**, **аннелиды**, брахиоподы, трилобиты, ракообразные, **эдриастероидеи**. В ордовике к ним прибавились некоторые одиночные ругозы, мшанки, криноидеи, стеллероидеи, **?офиуроидеи**, цистоидеи, в силуре - еще тектакулитиды и бластоидеи. В девоне состав оставался почти таким же, только в конце периода исчезли цистоидеи. В позднем палеозое изменения в составе этой группировки свелись к исчезновению в начале карбона тентакулитид, в конце карбона — эдриастероидеи, во второй половине перми — бластоидеи и увеличению роли фораминифер. В мезозое к свободным сестонофагам относились фораминиферы, склерактинии, **гастроподы**, двустворчатые моллюски, аннелиды, брахиоподы, мшанки, ракообразные, криноидеи, стеллероидеи, офиуроидеи, голотуриоидеи. То же было и в кайнозое и ныне, только из состава этой группировки исчезли брахиоподы, а вошли некоторые морские ежи. Бросается в глаза, что эта эволюционно-трофическая группировка не имеет ясно выраженного лица: нет ни одного высокого таксона, ограниченного именно этой группировкой; в основном в нее входили и входят представители тех таксонов, которые главным образом вели прикрепленный образ жизни (археоциаты, конулярииды, кораллы, **тентакулитиды**, мшанки, многие двустворки и иглокожие) или же имели и другой тип питания (хиолиты, стеллероидеи, офиуроидеи, морские ежи). В целом наиболее распространенными среди свободно живущих сестонофагов были фораминиферы (с девона), двустворчатые моллюски (с карбона), тентакулитиды (в девоне), хиолиты (в кембрии), аннелиды (с кембрия), брахиоподы (**силур–пермь**). (табл. II.4.3).

К **инфауным** сестонофагам в палеозое относились мелкие ракообразные или другие мягкотелые, оставившие следы *Thalassinoides* (с кембрия) (Мугow, 1995), двустворчатые моллюски (с ордовика или, возможно, с кембрия), **черви–аннелиды**,

Таблица II.4.3. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к эпифаунным сестонофагам свободно лежавшим и ползавшим¹

Таксоны	С	О	S	D	С	Р	Т	J	К	Ф	N	Q и совр.
Фораминиферы	—————											
Радиолярии	—————											
Археоциаты	—————											
Конуляриды	—————											
Ругозы (одиночные)		—————										
Склерактинии							?					
Гастроподы	?	—————										
Двустворчатые моллюски	—————											
Стенотекоидеи	—————											
Крикоконариды (тентакулитиды)			—————									
Хиолиты	—————											
Аннелиды	—————											
Брахиоподы		—————										
Мшанки		—————										
Трилобиты		—————										
Ракообразные		—————										
Гнатостраки		—————										
Малакостраки		—————										
Эдриоастероидеи	—————											
Криноидеи		—————										
Стеллероидеи		—————										
Офиуроидеи		7	7	7	?	7	7	7	?			
Бластоидеи		—————										
Цистоидеи		—————										
Морские ежи		—————										

¹ См. сноску к табл. II.4.1.

беззамковые брахиоподы (лингулиды), форониды, ?трилобиты. Из них двустворки, начиная с девона, а аннелиды - с ордовика, заняли и более глубокие ярусы осадка (глубже 6 см). В мезозое в эту группировку вошли еще гастроподы, морские ежи и ракообразные (малакостраки), причем последние две группы включали и глубоко зарывавшихся. Наибольшую роль в этой этолого-трофической группировке играли аннелиды (с кембрия), беззамковые брахиоподы (в кембрии и ордовике), двустворчатые моллюски (с ордовика), гастроподы (с палеогена) (табл. II.4.4).

К инфантным сестонофагам можно отнести и сверлильщиков, к которым в палеозое принадлежали губки, черви, неясного происхождения *Trypanites* и редкие двустворки. Те же таксоны относились к этой группировке и в мезокайнозое, кроме *Trypanites*, исчезнувшего в конце мела, появления циррипедий и значительно большего распространения двустворчатых моллюсков. К этой же группировке

Таблица II.4.4. Изменение таксонов морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к **инфаунным сестонофагам**¹

Таксоны	Є	O	S	D	C	P	T	J	K	Р	N	Q и совр.
Гастроподы												
Двустворчатые моллюски												
Аннелиды												
Брахиоподы беззамковые												
Форониды												
?Трилобиты												
Ракообразные (следы)												
Морские ежи												

¹ См. сноску к табл. II.4.1.

Таблица II.4.5. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к **сверлильщикам**¹

Таксоны	C	O	S	D	C	P	T	J	K	Р	N	Q и совр.
Губки												
Двустворчатые моллюски			!	?	7	7	?					
Черви												
Трипанитес												
Циррипедии												
Мишанки		7	!	?								

¹ См. сноску к табл. II.4.1.

Таблица II.4.6. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в фанерозоя к **эпипланктонным**, или псевдопланктонным, (эп), **нектобентосным** (нб) или **планктобентосным** (пб) **сестонофагам**¹

Таксоны	C	O	S	D	C	P	T	J	K	Р	N	Q и совр.
Фораминиферы (эп)												
?Конулярииды (нб или пб)							?					
Двустворчатые моллюски (эп)												
Другие моллюски ²												
Тентакулидиды (нб)												
Брахиоподы (эп)				?								
<i>Eldonia</i> (пб)												
Граптолитины (эп или пб)												

¹ См. сноску к табл. II.4.1.

² По мнению А.Ю. Розанова (устн. сообщ.), некоторые мелкие кембрийские моллюски неясного систематического положения могли быть **планктобентосными и/или** планктонными.

Таблица II.4.7. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к эпифаунным сортирующим детритофагам (и/или падалядам)¹

Таксоны	Є	О	S	D	С	Р	Т	Ј	К	У	N	Q и совр.
?Хиолительминты	—											
?Томмотиды	—											
Моноплакофоры	—											
Полиплакофоры		—										
Гастроподы		—										
Двустворчатые моллюски												
Хиолиты	—											
Трилобиты	—											
Меростоматы												
Мягкотелые членистоногие	—											
Остракоды												
Офиуроидеи		?										
Криноидеи бесстебельчатые												
Конодонтофориды												

¹ См. сноску к табл. II.4.1.

относились некоторые мшанки, появившиеся, вероятно, с карбона, но большую роль игравшие только в кайнозойе (табл. II.4.5). Наиболее древние древоточцы известны с поздней юры (Kelly, 1988).

Немногие сестонофаги были эпипланктонными, или псевдопланктонными (фораминиферы, двустворчатые моллюски, брахиоподы, граптолитины), нектобентосными (тентакулитиды, конулярииды) и планктобентосными (?конулярииды, кембрийские ?иглокожие *Eldonia*, граптолитины) (табл. II.4.6).

Детритофаги, как уже указывалось в начале раздела, подразделяются на сортирующих, или собирающих, и несортирующих, или илоедов. Первые относились к эпифаунным и **инфаунным** формам, а несортирующие были в основном **инфаунными**.

Группировка **эпифаунных** сортирующих детритофагов включала в кембрии в качестве основных групп моноплакофор и/или **гастропод (хельционеллоиды, парагастроподы)**, хиолитов и трилобитов, в ордовике к ним прибавились двустворчатые моллюски, **гастроподы** и **остракоды**. В девоне–перми в ядро этой группировки входили гастроподы, трилобиты (только в девоне) и остракоды, а с триаса и доныне - гастроподы и остракоды. Кроме указанных форм, к этой группировке относились двустворчатые моллюски, **меростоматы**, Офиуроидеи, морские ежи, морские звезды, **конодонтофориды**, имевшие меньшее распространение (табл. II.4.7).

К **инфаунным** сортирующим детритофагам в кембрии принадлежали трилобиты, двустворчатые моллюски, черви, конодонтофориды (в позднем кембрии); в ордовике–девоне - двустворчатые моллюски, гастроподы, остракоды, конодонтофориды и некоторые другие таксоны. С карбона упала роль трилобитов и конодонтофорид и **большую** роль начали играть гастроподы. **Гастроподы, двустворки** и остракоды составляли основную часть этой группировки с карбона по

Таблица II.4.8. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к инфаунным сортирующим детритофагам¹

Таксоны	е	о	s	D	С	Р	Т	J	K	?	N	Q и совр.
Гастроподы	7											
Двустворчатые моллюски	7											
Скафоподы												
Полихеты												
Трилобиты												
Остракоды												
Малакостраки												
Офиуридеи												
Голотуриоидеи		?	7	7	7	7	?					
Морские ежи		7	?	7	7	7	?					
Конодонтфориды												

¹ См. сноску к табл. II.4.1

Таблица II.4.9. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к инфаунным несортирующим детритофагам (илоедам)¹

Таксоны	е	о	s	D	С	Р	Т	J	K	P	N	Q и совр.
Полихеты												
Сипункулиды												
Приапулиды												
Морские ежи												
Офиуридеи		7	7	?	7	9	?					
Голотуриовдеи		7	?	?	7	7	7					

¹ См. сноску к табл. II.4.1

Таблица II.4.10. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к эпифаунным растительноядным формам¹

Таксоны	е	о	s	D	С	Р	Т	J	K	р	N	Q
Гастроподы	7											
Моноплакофоры												
Полиплакофоры												
Хиолиты	7											
Полихеты												
Трилобиты												
Меростоматы												
Малакостраки												
Остракоды												
Морские ежи												
Урохордовые												

¹ См. сноску к табл. II.4.1

меловое время, а в мелу к ним прибавились **ракообразные-малакостраки** (табл. II.4.8).

Группировка **инфаунных** несортирующих детритофагов в кембрии состояла из червей - полихет, сипункулид и приапулид, которые сохраняли свое распространение в течение всего фанерозоя. С ордовика в этой группе появились **офиуроидеи** и **голотуриоидеи**, а с юры и особенно с мела большое значение приобрели **неправильные морские ежи** (табл. II.4.9).

Растительнойядные беспозвоночные, относившиеся к эпифауне, были представлены в основном разнообразными гастроподами. К этой группировке также относились **моноплакофоры**, **полиплакофоры**, **хиолиты**, **полихеты**, **трилобиты**, **меростоматы**, **ракообразные**, **морские ежи** и **урохордовые**, другие представители которых (так же, как и гастропод) имели другой тип питания. Почти все они (кроме морских ежей) существовали уже в кембрии и за исключением хиолитов и трилобитов жили в течение всего фанерозоя (табл. II.4.10).

К **эпифаунным** хищникам в кембрии, по-видимому, относились **халькиерииды**, мягкотелые кишечнополостные (*Mckenzia*), неясного происхождения **Protohertzina**, **?хиолиты**, черви (**приапулиды** и полихеты), трилобиты, мягкотелые членистоногие, меростоматы, ракообразные, **конодонтофориды**, а в позднем кембрии еще головоногие моллюски и **соленогастры**. Во всяком случае следы сверлений хищников, систематическое положение которых не выяснено, известны на скелетах и раковинах раннекембрийских брахиопод, иглокожих, томмотид, мобергелл (*Conway Morris, Bengtson, 1994*). С ордовика известны морские звезды, некоторые из которых могли быть хищниками, и, возможно, хищные **гастроподы** (сверления в раковинах). Такой состав хищников сохранился до конца палеозоя. В конце перми исчезли трилобиты, в середине триаса - хиолиты, в конце триаса - конодонтофориды. В мезозое и кайнозое хищничество усилилось за счет гастропод, ракообразных и морских ежей (табл. II.4.11).

Среди инфаунных хищников в палеозое отмечены представители червей-приапулид и полихет и членистоногих - меростомат и малакострак (с ордовика). Первые хищные **инфаунные** гастроподы, возможно, возникли еще в девоне (*Linsley, 1980*), но широкое распространение получили только с юры. В мезозое и кайнозое в эту группировку входили и морские звезды (табл. II.4.12). С позднего девона усилилась деятельность дробящих раковины хищников (дурофагов), что привело к удлинению пищевых цепей (*Rhodes, Thayer, 1991; Bambach, 1993; Rhodes, Thompson, 1993*).

Бентосные организмы страдали и от **нектобентосных** хищников, которые появились уже в кембрии - неясного систематического положения *Anomalocaris*, а с позднего кембрия - головоногие моллюски и конодонтофориды (до конца триаса) (табл. II.4.13), а также рыбообразные и рыбы (с девона), пресмыкающиеся (в мезозое) и морские млекопитающие (в кайнозое).

Представители ряда систематических групп имели смешанный тип питания или были эврифагами. К ним относятся **бентосные фораминиферы**, радиолярии и **инфузории**, гастроподы, моноплакофоры, двустворчатые моллюски - **теллиноидеи**, трилобиты, **остракоды**, морские ежи, офиуроидеи, голотуриоидеи, морские звезды, урехордовые (табл. II.4.14).

Следует также упомянуть об **эпифаунных** симбиотрофах, имевших симбиоз с микроскопическими водорослями - зооксантеллами. Это - **фораминиферы-фузулиниды** (карбон-пермь), строматопороидеи (средний ордовик-пермь), **табуляты** (ордовик-девон), склерактинии (средний триас-ныне), двустворчатые моллюски (?силлур, поздняя юра-ныне), **брахиоподы** (пермь).

Среди планктонных организмов господствовали **сестонофаги** и хищники. К ним относились в кембрии гидрозои, сцифозои, неясного происхождения *Amiskwia* и

Таблица II.4.11. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к эпифаунным хищникам¹

Таксоны	e	O	S	D	C	P	T	J	K	P	N	Q и совр.
Халькерииды	—											
<i>McKenzia</i>	—											
Онихофоры	—											
Ракообразные	—											
<i>Protohertzina</i>	—											
Гастроподы		7	7		?	7	7					
Головоногие моллюски	—											
? Хиолиты	—											
Соленогастры	—											
Приапулиды	—											
Полихеты	—											
Трилобиты	—											
Меростоматы	—											
Мягкотелые членистоногие	—											
Морские звезды	—											
Морские ежи	—											
Конодонтофориды	—											

¹ См. сноску к табл. II.4.1.

Таблица II.4.12. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к инфаунным хищникам¹

Таксоны	e	O	S	D	C	P	T	J	K	P	N	Q и совр.
Гастроподы							?					
Приапулиды	—											
Полихеты	—											
Малакостраки	—											
Меростоматы	—											

¹ См. сноску к табл. II.4.1

Nectocaris, меростоматы, трилобиты-агностициды, урохордовые и конодонтофориды, в ордовике - инфузории, гидрозои, сцифозои, головоногие моллюски, меростоматы, **граптолитины**, урохордовые и конодонтофориды. В силуре продолжали существовать те же группы, что в ордовике, и к ним прибавились **тентакулитиды**, радиолярии, **остракоды**, редкие криноидеи. В девоне состав планктонных организмов не изменился. В карбоне уже не было тентакулитид, а в середине карбона исчезли граптолитины. В перми зоопланктон был аналогичен каменноугольному, кроме появления редких планктонных фораминифер. В конце триаса вымерли конодонтофориды. В юре и мелу состав планктонных форм был почти одинаков, преобладали радиолярии, в юре — еще инфузории (**тинтинниды**), а в мелу - **фораминиферы**. В палеогене и неогене господствовали **фораминиферы** и радиолярии, в палеогене было еще много **тинтиннид**; остальные группы (гидрозои, сцифозои, **птероподы**, головоногие моллюски, криноидеи, остракоды, меростоматы, урохордовые) имели меньшее распространение (см. табл. II.2.3).

Таблица II.4.13. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к **нектобентосным хищникам**¹

Таксоны	e	O	S	D	C	P	T	J	K	P	N	Q и совр.
<i>Anomalocaris</i>	—											
Головоногие моллюски	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Конодонтофориды				—			—					

¹ См. сноску к табл. II.4.1

Таблица II.4.14. Изменение состава морских беспозвоночных, относившихся в течение фанерозоя к формам смешанного питания или эврифагам¹

Таксоны	e	O	S	D	C	P	T	J	K	P	N	Q и совр.
Фораминиферы					—	—	—	—	—	—	—	—
Радиолярии	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Инфузории		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Гастроподы				—	—	—	—	—	—	—	—	—
Двустворчатые моллюски				—	—	—	—	—	—	—	—	—
Хиолиты				—	—	—	—	—	—	—	—	—
Остракоды		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Трилобиты	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Морские ежи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Офиуроидеи		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Голотуриоидеи		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Морские звезды		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Урохордовые		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

¹ См. сноску к табл. II.4.1

Из приведенного обзора изменения таксономического состава всех выделяющихся обычно этолого-трофических группировок (см. табл. II.4.1–4.14) выявляется, что подавляющее большинство группировок уже было представлено в кембрии. Отсутствовали в это время только **эпифаунные** прикреплявшиеся сестонофаги высокого уровня (выше +20 см) и глубоко зарывавшиеся сестонофаги (глубже -30 см). Эти группировки появились соответственно в позднем силуре и позднем ордовике.

Таким образом говорить о значительном увеличении использования экопространства в мезозое и кайнозое по сравнению с палеозоем (Vambach, 1983, 1985) вряд ли правомерно, хотя в пределах выделенных основных этолого-трофических группировок было возможно появление новых способов использования ресурсов или других адаптации. Так, усилившаяся, начиная с мелового времени, активность сверлящих хищных **гастропод** повлияла на эволюцию **бентосных** беспозвоночных, вызвав, кроме вытеснения **эпифаунных** форм в приливно-отливную зону, на глубины и в криптические местообитания, появление новых адаптации защиты - морфологических (камуфляж окраски, развитие скульптурных элементов скелета, укрупнение размеров, массивность скелета), химических, поведенческих (реакция избегания благодаря способности всплывать, прыгать или быстро зарываться, ассоциация с выделявшими яд беспозвоночными и пр.). Все это приводило к развитию новых гильдий (Vermeij, 1977, 1983; G. Stanley, 1977; Taylor, 1981; Kitchell,

1981; Taylor et al., 1983; Kelley, Hansen, 1993 и др.). Кроме того, в течение времени происходило некоторое перераспределение распространения отдельных группировок. В частности, из-за широкого развития в мезозое и кайнозое **инфаунных** форм, особенно детритофагов, действовавших как **биотурбаторы**, а также хищников большинство неподвижных **сестонофагов**, представленных замковыми брахиоподами, мшанками, двустворчатými моллюсками, криноидеями и другими группами, были вытеснены с мягких грунтов мелководного шельфа на твердые субстраты (**брахиоподы**, двустворчки, склерактинии), в глубоководные участки (брахиоподы, криноидеи) и в криптические местообитания (мшанки, **криноидеи**). Это отразилось не только на систематическом, но и на этолого-трофическом составе сообществ (Thayer, 1979, 1981, 1983; Jablonski et al., 1983. Jablonski, Thayer, 1983), что явственно видно по увеличению роли в мезозое и кайнозое в **шельфовых** сообществах инфаунных детритофагов как сортирующих, так и несортирующих и хищников, а также инфаунных сестонофагов при некотором уменьшении роли **эпифаунных** форм (Woodin, 1983; Larson, Rhoads, 1983).

В пределах типа мшанок представители класса стенолемат были замещены в поздне меловое - кайнозойское время представителями эвристомат, имевшими более разнообразные формы проявления **колониальности**, а следовательно, обладавшими бльшими потенциальными возможностями жить в различных обстановках (Вискова, 1995). **Мшанки-рифостроители** в раннепалеозойских рифах были представлены трепостомидами и цистопоридами, в позднем палеозое - фенестридами, в кайнозое - хейлостомидами (последние в основном играли роль цементирующих и задерживавших осадок) (Cuffey, 1977). **Брахиоподы-атрипиды**, жившие в ордовике - девоне на мелководье, в конце девона были замещены ринхонеллидами, у которых были развиты приспособления, препятствовавшие попаданию **терригенных** частиц в раковину (Г. Афанасьева, 1989).

Примерами изменения этологии представителей одного и того же класса могут служить двустворчатые моллюски, которые на мелководном шельфе в ордовике состояли из **эндобиссусных** амбонихий, циртодонтид, модиоморфид, а в силуре и девоне были замещены **птеринеидными** формами, постепенно перешедшими от **эндобиссусного** к эпибиссусному образу жизни (Freu, 1987a).

Морские ежи, бывшие в палеозое и мезозое характерной группой шельфовых сообществ, в палеогене дали начало родам и семействам, приуроченным к глубоководным **обстановкам** (Соловьев и др., 1994).

II.5. ИЗМЕНЕНИЕ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО И ЭТОЛОГО-ТРОФИЧЕСКОГО СОСТАВА ШЕЛЬФОВЫХ СООБЩЕСТВ

Представители отдельных таксонов не существовали сами по себе, а были компонентами биоценозов, в свою очередь, тесно связанных с определенными биотопами, образуя геобиоценозы, или экосистемы. Так, биота шельфа в каждый промежуток времени состояла из совокупности сосуществующих организмов, распределявшихся по сообществам. Взаимодействие компонентов сообществ (биоценозов) включало поток энергии или питательных веществ, конкуренцию, мутуализм, хищничество и другие формы прямых или косвенных связей.

Взаимозависимость компонентов сообщества контролировала его изменения и степень, при которой исчезновение одного компонента вызывало исчезновение другого (или других).

В широком смысле каждый член сообщества прямо или косвенно зависел от существования других организмов, но для каждой пары компонентов взаимоотношения могли варьировать от полной независимости до полной зависимости и от взаимной зависимости до односторонней.

Стабильность же сообщество определялась обычно небольшим числом руководящих, или ключевых, видов, так что вымирание одного из них влияло на остальные виды, а изменение одного сообщества могло повлечь за собой изменение других сообществ, существовавших в той же зоне моря или в соседних зонах. Таким образом, даже небольшие нарушения сообществ за счет смены абиотических условий могли вызвать интенсивное вымирание ("лавинообразные" изменения в экосистеме – Newnann, Roberts, 1995) и, наоборот, значительные изменения условий в ряде случаев не нарушали систему сообществ. Это зависело в большей степени от внутренней структуры сообществ, а не от степени воздействия абиотических нарушений (Newell, 1963; Левченко, Старобогатов, 1991, 1995; Plotnick, McKinney 1993; Тимонин, 1995; и др.).

Каждое отдельное сообщество обычно было структурировано и состояло из представителей разных **этолого-трофических** группировок, или гильдий, что вело к более полному использованию ресурсов (Турпаева, 1949, 1957; Воробьев, 1949 и др.). Однако, это общее положение могло нарушаться для отдельных сообществ из-за конкретных условий, в которых формировалось сообщество (соленость, грунт, глубина, гидродинамика и другие факторы), и степени стабильности этих условий. Соответственно в разных зонах моря, где условия отличались, степень структурированности сообществ и соотношение представителей различных этолого-трофических группировок, как правило, также различались, что было показано для современных бассейнов (Савилов, 1961; Нейман, 1962, 1985; А. Кузнецов, 1976, 1980 и др.).

Поэтому изменения, которые произошли в систематическом и этолого-трофическом составе **шельфовых** сообществ в фанерозое, следует рассмотреть, исходя из суммарного характера сообществ той или другой зоны моря.

ПРИБРЕЖНАЯ ЗОНА

В прибрежной зоне, включая лагуны, сообщества были мало разнообразны таксономически и содержали наиболее **эврибионтные** формы, но обычно здесь присутствовали представители всех этолого-трофических группировок.

В раннекембрийское время в этой зоне преобладали беззамковые **брахиоподы** и трилобиты, достаточно многочисленны были **хиолиты** и **моноплакофоры и/или гастроподы**; много было мягкотелых беспозвоночных (черви, членистоногие и др.), оставивших следы в осадке. Характерны были поселения цианобактерий (маты). Преобладавшими **этолого-трофическими** группировками были **эпифаунные** сортирующие **детритофаги** и/или **падаляды**, несортирующие **инфаунные** детритофаги, эпифаунные и инфаунные **сестонофаги**, а эпифаунные сортирующие детритофаги и растительоядные имели меньшее значение; редкими были хищники. В средне- и позднекембрийское время преобладали беззамковые брахиоподы и мягкотелые членистоногие, черви и представители некоторых других групп, а моноплакофоры, гастроподы, трилобиты имели меньшее распространение. Среди этолого-трофических группировок основной были **илоеды**, на втором месте стояли инфаунные и эпифаунные сестонофаги, а сортирующие детритофаги, детритофаги и/или падаляды и растительоядные играли менее значительную роль (рис. II.5.1).

В ордовике — девоне основную часть сообществ составляли брахиоподы, главным образом замковые, мшанки, гастроподы, двустворчатые моллюски, **остракоды**, **трилобиты** (в ордовике), бесскелетные организмы, оставившие следы (?черви); меньшее значение имели строматопороидеи, **табуляты**, ругозы, **тентакулитиды**, криноидеи и некоторые другие группы. Среди этолого-трофических группировок господствовали эпифаунные сестонофаги, для которых было характерно слабое проявление **ярусирования** (Watkins, 1996) и сортирующие детритофаги и/или падаляды; следующими по значению были инфаунные сестонофаги, **сортирую-**

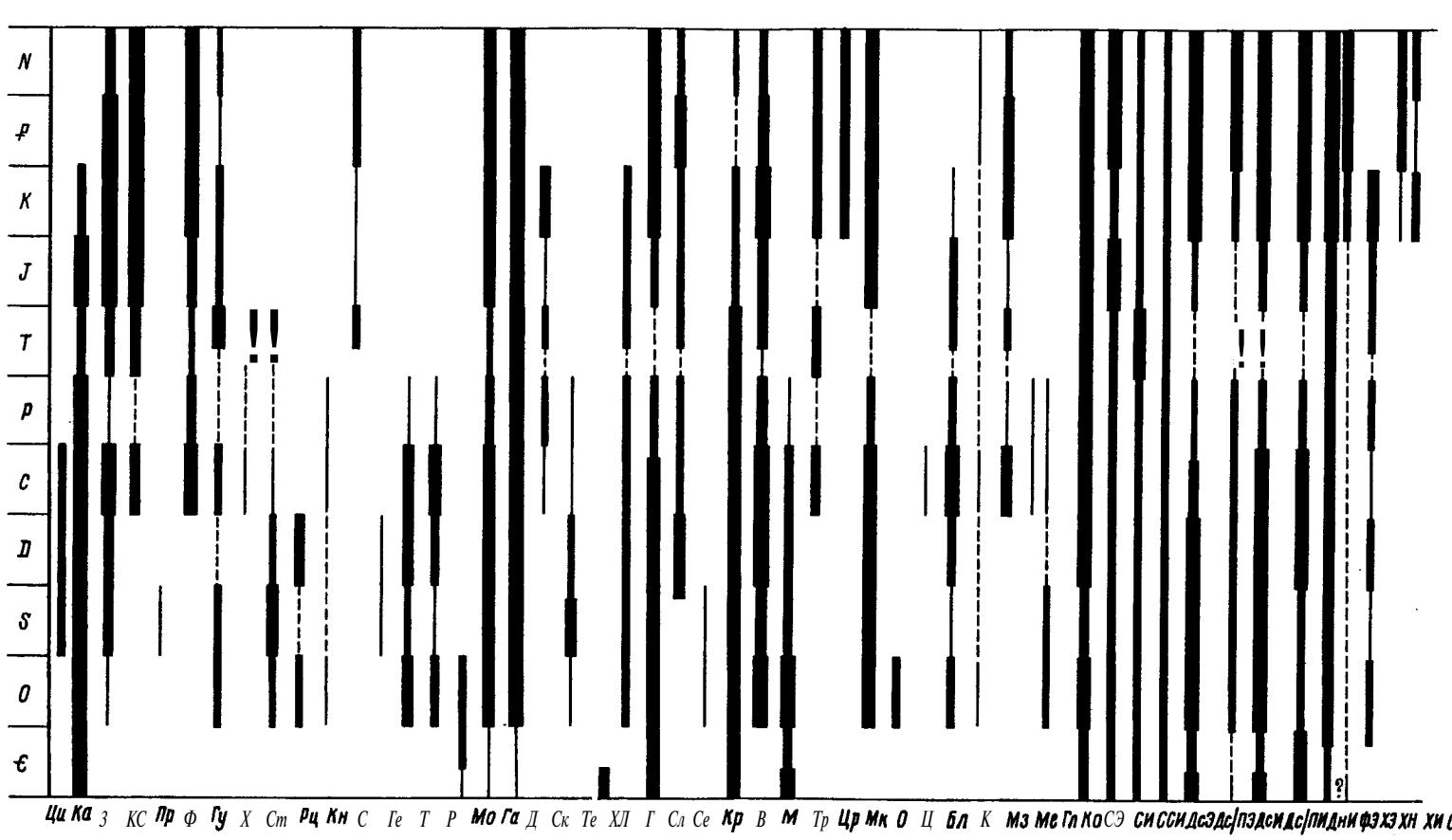
щие детритофаги и/или падалеяды и **иллоеды**, а также растительнойядные **эпифаунные** сортирующие детритофаги; **семиинфаунные** сестонофаги и **нектобентосные** хищники имели меньшее значение. Из растительности преобладали **кальцибионты** и зеленые водоросли (с силура), красные играли незначительную роль; широкое распространение имели цианобактерии.

В карбоне в ядро сообществ этой зоны, кроме тех организмов, которые доминировали в девоне, вошли **фораминиферы**, ругозы и криноидеи, и сообщества стали более разнообразны за счет ряда менее распространенных таксонов. Этолого-трофический состав остался практически прежним. Среди водорослей господствовали все основные типы - кальцибионты, зеленые и красные; многочисленными были цианобактерии. В пермское время в прибрежной зоне преобладали **брахиоподы** и двустворки, на втором месте были фораминиферы, гастроподы, остракоды, бесскелетные организмы, а остальные группы имели меньшее распространение. Преобладали **эпифаунные** сестонофаги, несколько меньше было **инфаунных** сестонофагов и растительнойядных, питавшихся на водорослях, а остальные группировки были представлены второстепенными компонентами.

В триасе продолжали преобладать двустворчатые моллюски и брахиоподы, много было мшанок и губок, остальные же таксоны были более редкими. Среди этолого-трофических группировок основную роль играли эпифаунные сестонофаги, за ними шли **инфаунные** и семиинфаунные сестонофаги и растительнойядные; эпифаунные и инфаунные сортирующие детритофаги и **нектобентосные** хищники играли незначительную роль. Местами возникали заросли водорослей - зеленых и красных, и наблюдались скопления цианобактерии. В юрское и меловое время наиболее характерными для этой зоны были двустворки, гастроподы и остракоды, довольно частыми - фораминиферы, брахиоподы, мшанки, в меловое время - еще губки, **скафоподы**, **малакостраки** и морские ежи; много было и бесскелетных, оставивших следы. Продолжали преобладать эпифаунные сестонофаги и растительнойядные; много было инфаунных сестонофагов, **эпифаунных** и инфаунных сортирующих детритофагов и/или падалеядов и инфаунных несортирующих детритофагов, а также **нектобентосных** хищников. Среди водорослей преобладали зеленые и красные, а роль цианобактерии, формировавших маты, в меловое время упала.

В палеогене и неогене в прибрежной зоне господствовали фораминиферы (особенно милиолиды), двустворки, гастроподы, остракоды, частыми были мшанки, **серпулиды** (в палеогене), малакостраки, в приэкваториальных морях — морские ежи. Местами развивалась богатая морская растительность. Больше всего было эпифаунных и инфаунных сестонофагов, а также растительнойядных, связанных с зарослями растительности; на втором месте были инфаунные детритофаги (в том числе и несортирующие), эпифаунные и инфаунные детритофаги **и/или** падалеяды и эпифаунные и инфаунные хищники, а семиинфаунные сестонофаги имели меньшее значение.

Таким образом, в прибрежной зоне господствующей группировкой в течение всего фанерозоя была группировка эпифаунных сестонофагов, представленная в разные периоды одними и теми же или разными таксонами: беззамковыми брахиоподами (в кембрии), замковыми брахиоподами (с ордовика по триас), двустворчатыми моллюсками и мшанками (с ордовика). К характерным группировкам относились инфаунные сестонофаги: беззамковые **брахиоподы—лингулиды** (с кембрия), двустворки (с ордовика), бесскелетные (черви, членистоногие - с кембрия), сортирующие эпифаунные и инфаунные детритофаги: **моноплакофоры** (кембрий, ордовик), гастроподы (с ордовика), двустворчатые моллюски (с ордовика), эпифаунные и инфаунные сортирующие детритофаги и/или падалеяды: **хиолиты** (кембрий), трилобиты (кембрий - карбон), остракоды (с ордовика), малакостраки (с кембрия, массовые - с мела), иглокожие (офиуроидеи, голотуриоидеи, морские ежи), несортирующие детритофаги: бесскелетные черви (с кембрия), морские ежи



(с мела), растительные, связанные с зарослями водорослей и другой водной растительности, а также скоплениями цианобактерий (до юры включительно) - главным образом **гастроподы** (с ордовика). Хищники, представленные нектобен-**тосными** и **бентосными** головоногими (ордовик - мел) и конодонтофоридами (ордовик - пермь), бентосными мягкотелыми организмами (кембрий), хиолитами (кембрий) и трилобитами (кембрий — пермь), в палеозое в этой зоне были редкими формами, а с мела к головоногим присоединились **гастроподы** и **малакостраки**, достигшие значительного распространения в кайнозое (рис. П.5.1). В палеозойских морях к этой зоне были приурочены маты цианобактерий (**Margulis et al.**, 1986), которые с мезозоя стали характерны преимущественно только для пресноводных **обстановок**. Зеленые и красные водоросли в прибрежной области были обычными, начиная с ордовика, **кальциобионты** — в раннем и среднем палеозое, а высшие водные растения распространились только в кайнозое.

ЗОНА МЕЛКОВОДНОГО ШЕЛЬФА

В зоне мелководного шельфа, удаленной от берегов, таксономическое разнообразие было значительно больше, чем в прибрежной зоне (рис. П.5.2). В раннем кембрии здесь господствовали разнообразные мелкие **раковинчатые** неясного происхождения (**томмотиды**, **хиолительминты**, **анабаритиды**, ханцеллории и другие), археоциаты, губки, **хиолиты**, беззамковые **брахиоподы**, трилобиты, многочисленные бесскелетные (черви, членистоногие); частыми были **моноплакофоры** и/или **гастроподы**. В среднем-позднем кембрии вымерли археоциаты и значительно упала роль мелких **раковинчатых**, почти исчезнувших в позднем кембрии. Руководящая роль в это время принадлежала беззамковым брахиоподам и трилобитам, на втором месте были губки и **гастроподы** и/или **моноплакофоры**, меньшее значение имели **хиолиты**, **эокриноидеи**, **нектобентосные** конодонтофориды. Мягкие илистые грунты были заселены бесскелетными членистоногими, трилобитами, **червями-приапулидами** и рядом таксонов неясного систематического положения; здесь же отмечены **книдарии**, губки, **иголокожие**, **гемихордовые**, возможно жаброногие ракообразные (Whittington, 1980; Conway Morris, 1986, 1989a, b; Collins, 1987; Butterfield, 1994). Возможно, тем не менее, что этот комплекс фауны типа **Берджесс** был характерен для более глубоководного шельфа с глубинами до 100 м (Whittington, 1980). Преобладали **эпифаунные** и **инфаунные сестонофаги**, характер-

Рис. П.5.1. Систематический и этолого-трофический состав сообществ прибрежной зоны фанерозойских морей

Таксоны: *A* - археоциаты; *АН* - анабаритиды; *B* - брахиоподы; *Бл* - **бластоидеи**; *Г* - головоногие моллюски; *Га* - **гастроподы**; *Гд* - гидроидные; *Ге* - **гелиолитоидеи**; *Гл* - **голотурии**; *Гр* - **граптолиты**; *Гу* - губки; *Д* - двустворчатые моллюски; *З* - зеленые водоросли; *К* - **криноидеи**; *Ка* - **кальциобионты**; *Ки* - **конулярииды**; *Ко* - конодонтофориды; *Кр* - **корнулитиды**; *Кс* - красные водоросли; *М* - мшанки; *Мг* - мягкотелые членистоногие; *Ме* - морские ежи; *Мз* - морские звезды; *Мк* - **малакостраки**; *Мо* - **моноплакофоры**; *О* - **остракоды**; *Оф* - **офиуроидеи**; *Я* - **палеоаплизини**; *Пр* - проблематики; *Р* - рогозы; *Рц* - **рецептакулиты**; *С* - склерактинии; *Се* - **серпулиды**; *Ск* - **скафоподы**; *Сл* - следы мягкотелых организмов (черви, членистоногие и др.); *Ст* - **строматопороидеи**; *Сч* - сверлящие черви; *Т* - **табуляты**; *Те* - **тентакулитиды**; *То* - томмотиды; *Тр* - трилобиты; *Ф* - **фораминиферы**; *Х* - **хететиды**; *Хи* - **хиолительминты**; *Хл* - **хиолиты**; *Ц* - **цистоидеи**; *Ци* - **цианобактерий**; *Цр* - **циррипедии**; *Э* - **эдриоастероидеи**; *Эо* - **эокриноидеи**. Этолого-трофические группировки: *ДнИ* - **инфаунные несортирующие детритофаги** (илоеды); *ДсИ* - **инфаунные сортирующие детритофаги**; *Дс/ПИ* - **инфаунные сортирующие детритофаги** и/или **падаляды**; *Дс/ПЭ* - **эпифаунные сортирующие детритофаги** и/или **падаляды**; *ДсЭ* - **эпифаунные сортирующие детритофаги**; *Св* - **сверлильщики**; *СИ* - **инфаунные сестонофаги**; *ССИ* - **семиинфаунные сестонофаги**; *СЭ* - **эпифаунные сестонофаги**; *ФЭ* - **эпифаунные фитофаги** (растительные); *ХИ* - **инфаунные хищники**; *ХН* - **нектобентосные хищники**; *ХЭ* - **эпифаунные хищники**

ными были **эпифаунные** и **инфаунные** сортирующие детритофаги и/или падалеяды и инфаунные несортирующие детритофаги. Растительнойядные были главным образом приурочены к зарослям **кальциобионтов**. Хищников было немного.

В ордовике и силуре на мелководном шельфе преобладали **брахиоподы**, мшанки, **гастроподы**, трилобиты, а в силуре еще **строматопороидеи**, ругозы, **табуляты**, **остракоды**, криноидеи. Характерными были губки, двустворчатые моллюски, в ордовике - табуляты, ругозы, остракоды, в силуре - **тентакулитиды** и бесскелетные организмы, оставившие следы; меньшее значение имели **нектобентосные** - головоногие моллюски и ряд других групп. Господствующей **этолого-трофической** группировкой были эпифаунные **сестонофаги**, обычными - эпифаунные и инфаунные сортирующие детритофаги и/или падалеяды, растительнойядные, **илоеды**, менее распространенными - инфаунные и **семиинфаунные** сестонофаги, нектобентосные хищники, эпифаунные и инфаунные сортирующие детритофаги.

В девоне и карбоне в зоне мелководья жили многочисленные табуляты, ругозы, двустворчатые и брюхоногие моллюски, брахиоподы, мшанки, остракоды, криноидеи, бесскелетные организмы, оставившие следы, а также строматопороидеи в девоне и **фораминиферы** в карбоне. При этом **фораминиферы** начали отеснять остракод в краевые части бассейнов (Осипова, **Бельская**, 1991). Характерными формами были губки, головоногие моллюски, трилобиты, бластоидеи, в девоне еще фораминиферы, тентакулитиды и **серпулиды**, а в карбоне **хететиды**, **палеоаплизини** и морские ежи. Господствовали эпифаунные сестонофаги и растительнойядные, за ними следовали детритофаги и/или падалеяды, илоеды, нектобентосные хищники, инфаунные сестонофаги и более редкие представители других **этолого-трофических** группировок.

В пермское время руководящими таксонами были фораминиферы, губки, гидроидные, ругозы, брахиоподы, мшанки, криноидеи, многочисленны были также гастроподы, двустворчатые моллюски, остракоды; табуляты, **конулярииды**, **скафоподы**, трилобиты, морские ежи; головоногие моллюски имели меньшее значение, а представители остальных групп были редкими. Преобладали эпифаунные сестонофаги, характерными были семиинфаунные сестонофаги и растительнойядные; встречались и представители всех остальных этолого-трофических группировок.

В триасе ядро **бентосных** сообществ состояло из брахиопод, двустворок и **гастропод**; много было бентосных и **нектобентосных** головоногих, частыми были склерактинии (со среднего триаса) и фораминиферы; губки, **скафоподы**, остракоды, криноидеи, морские ежи встречались значительно реже. Господствовали эпифаунные и семиинфаунные сестонофаги, растительнойядные и нектобентосные хищники, характерными были инфаунные сестонофаги и сортирующие детритофаги и детритофаги и/или падалеяды. В юрское и меловое время преобладали фораминиферы, губки, склерактинии, двустворки, гастроподы, головоногие моллюски, брахиоподы, мшанки, морские ежи, криноидеи (в юре). Много было скафопод, серпулид, остракод, малакострок(в мелу). Среди этолого-трофических группировок основную роль играли эпифаунные сестонофаги и растительнойядные, в юрское время - еще семиинфаунные и инфаунные сестонофаги, а в меловое - инфаунные сортирующие детритофаги и нектобентосные хищники. Эпифаунные сортирующие детритофаги и детритофаги и/или падалеяды, инфаунные сестонофаги (в мелу) и илоеды были характерными формами; остальные группировки были представлены более редко.

В кайнозое состав бентоса мелководного шельфа был сходен с позднемезозойским, лишь меньшее значение стали иметь брахиоподы и редкими стали нектобентосные головоногие. Из этолого-трофических группировок преобладали эпифаунные и инфаунные сестонофаги, инфаунные сортирующие и несортирующие детритофаги, растительнойядные и эпифаунные и инфаунные хищники; характер-

ными были **семиинфаунные сестонофаги**, **эпифаунные** сортирующие детритофаги и **эпифаунные** и **инфаунные** детритофаги **и/или падалеяды** (см. рис. П.5.2).

Что касается донной растительности, то в палеозое господствующее положение занимали **кальцибионты** (кроме перми); в ордовике к ним присоединились зеленые и красные водоросли; первые из них стали характерными в девоне и массовыми - с карбона, а красные были многочисленными в карбоне, а затем — с мелового времени доныне. Высшие водные растения, появившись во второй половине палеозоя, распространились только в кайнозой (Estes, Stenberg, 1988). Цианобактерии имели в этой зоне второстепенное значение, исчезнув из нее в палеогене. Водорослевые "луга" и заросли высших водных растений ("морская трава") уменьшали турбулентность; осадки, здесь отлагавшиеся, были более тонкозернистыми. Эти обстановки создавали различные ниши для **бентосных** организмов, что приводило к увеличению разнообразия. Растительный детрит и детрит, задерживаемый водной растительностью, служил богатой пищей для **детритофагов**. Талломы и листья были субстратом и убежищем для многих групп беспозвоночных — бактерий, фораминифер, кишечнорастворимых, моллюсков, мшанок, брахиопод, иглокожих, а также пищей для растительноядных форм (Brasier, 1975; Wendt, 1977; и др.).

Подводя итоги, можно сказать, что на мелководном шельфе в течение фанерозоя господствующей была группировка **эпифаунных сестонофагов**, в которой преобладали в раннем кембрии археоциаты и **хиолительминты**, в течение всего кембрия - беззамковые **брахиоподы**, в течение остальных периодов палеозоя - замковые брахиоподы, мшанки, **табуляты** (силур - карбон), ругозы (силур - **пермь**), **строматопороидеи** (силур - карбон), двустворчатые моллюски (с девона), в мезозое - губки, склерактинии (со среднего триаса), **двустворки**, брахиоподы, мшанки, **криноидеи** (в юре), в кайнозой - склерактинии, мшанки, двустворчатые моллюски. Из остальных группировок столь же значительную роль в мезозое и кайнозой играли **инфаунные** (юра, палеоген, неоген) и **семиинфаунные** (триас, юра) сестонофаги (главным образом двустворчатые моллюски), **инфаунные сортирующие** (двустворки и **гастроподы**) и **несортирующие** (черви, морские ежи) детритофаги (мел - неоген), растительноядные (главным образом **гастроподы** - триас - неоген), **инфаунные** и **эпифаунные хищники** (**гастроподы** и **малакостраки** - кайнозой). Что касается характерных, но не преобладавших группировок, то в разные периоды они были разными (см. рис. П.5.2).

ЗОНА РАЗВИТИЯ ОРГАНОГЕННЫХ ПОСТРОЕК

Область развития органогенных построек обычно совпадала либо с отмелями, удаленными от берегов, либо с участками прибрежных мелководий, либо с границей карбонатных платформ и более глубоких частей моря. Органогенные постройки имели различный характер и подразделялись на ряд типов: от иловых холмов и карбонатных банок до настоящих рифов. Их классификации посвящены многие работы (см. литературу в работах: Геккер, 1968; Ископ. органические **постройки...**, 1975; Королук, Михайлова, 1986; Преображенский, 1986; **Fagerstrom**, 1988; Wood, 1993, 1995).

Здесь только следует указать, что настоящие рифы представляли собой устойчивую сложную структуру, расположенную в эвфотической зоне моря и способную к автотрофному созданию биологической продукции за счет фотосинтеза **герматипных** организмов. Создание биогенного каркаса приводило к появлению многих микрошиш с разнообразным **населением**, в том числе и **криптобионтов**. Характерной чертой настоящих рифов были их способность противостоять действию волн, явственное зонирование и наличие шлейфа из детрита (Королук, Михайлова, 1986; Преображенский, 1986; **Fagerstrom**, 1988; Miller, 1991; **Космынин**, 1995).

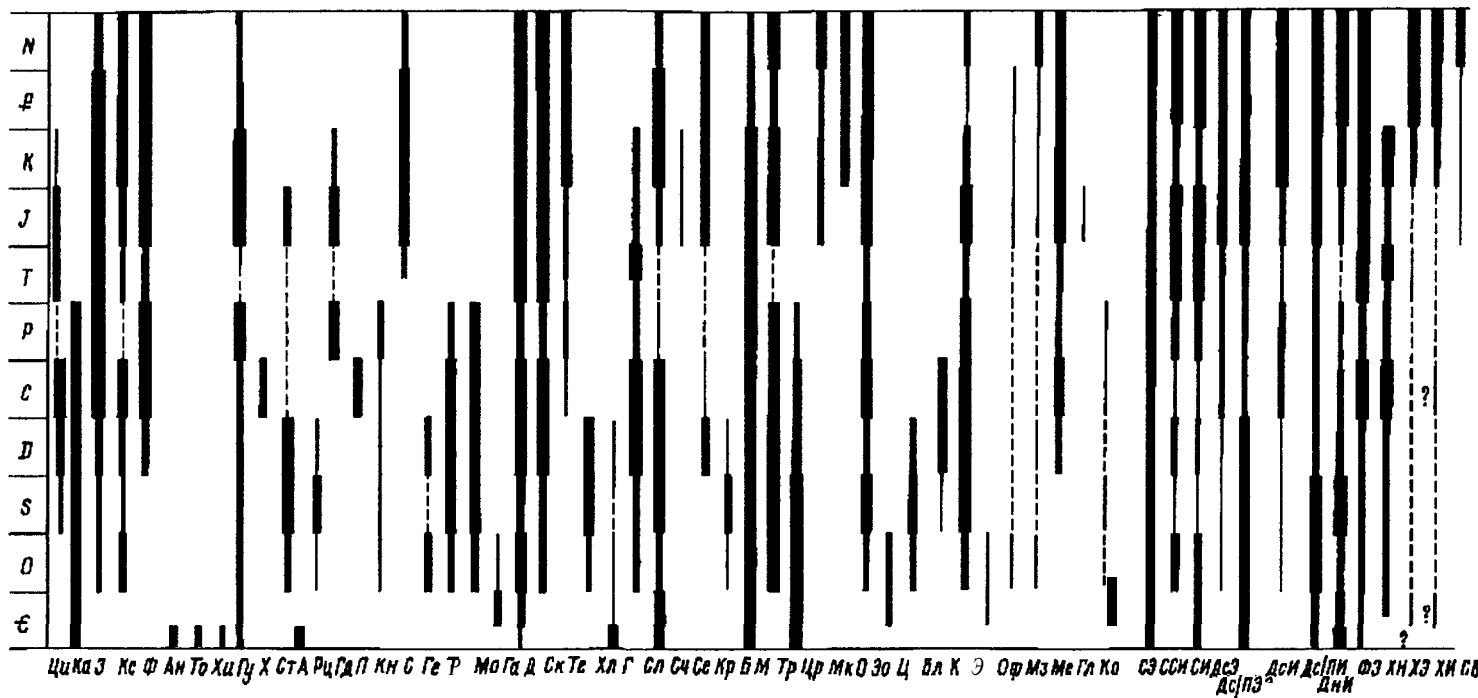


Рис. П.5.2. Систематический и этолого-трофический состав сообществ мелководного шельфа фанерозойских морей
 Условные обозначения см. на рис. П.5.1

Исключительное значение для развития рифовых структур имел симбиоз **рифостроителей** с водорослями, а также бактериями, что, вероятно, имело место уже с кембрия (Журавлева, Лучинина, 1977; Журавлева и др., 1983; Cowen, 1988; Camoin et al., 1989). К таким **рифостроителям** относились, возможно, археоциаты в кембрии, **строматопороидеи** и **табуляты** в палеозое, некоторые **брахиоподы** в перми, **фузулины** в карбоне и перми, **рудисты** и ряд других **двустворок** (?пермь, поздняя юра - ныне) и **склерактинии** (средний триас - ныне).

Наиболее благоприятными условиями для формирования рифов были: наличие твердого субстрата, высокие температуры (не ниже 18-20°C), хорошее снабжение кислородом, достаточно высокая гидродинамика, **олиготрофные** воды, глубины до 2-25 м.

Среди компонентов сообществ органогенных построек можно выделить ряд групп, или гильдий, игравших разную роль в формировании рифовых структур.

1. Конструкторы, или **каркасостроители**, — прираставшие формы, обладавшие большой скоростью роста и способностью формировать прочные морфологически выраженные на дне моря постройки (хететиды, строматопороидеи, рецептакулитиды, **палеоаплизини**, кораллы, некоторые двустворки, **гастроподы** и черви, **кальцибионты**, красные и другие известковые водоросли, проблематики).

2. Связывавшие, или **цементаторы**, - прираставшие формы, образующие твердые корки, скреплявшие осадок (инкрустирующие **фораминиферы**, мшанки, некоторые инкрустирующие строматопороидеи, хететиды и кораллы, инкрустирующие известковые водоросли, **цианобактерии**) и склеивавшие, выделявшие слизистые корки, скреплявшие **седиментационный** карбонат (организмы, образующие структуры типа **строматаксис**).

3. Задерживавшие осадок - пластинчатые и ветвистые организмы с известковым скелетом, способствовавшие локальному скоплению частиц осадка (археоциаты, губки, сфинктозои, мшанки, зеленые водоросли и др.).

4. Поставщики детрита — организмы, скелеты которых после их гибели попадались на части (мшанки, криноидеи, **сифониковые** и другие водоросли).

5. Разрушавшие каркас дробители и сверлильщики (губки, двустворки, черви, морские звезды, голотурии, рыбы).

6. **Рифолюбы** — обитатели различных ниш (гастроподы, двустворчатые и головоногие моллюски, брахиоподы, трилобиты, **остракоды**, морские ежи, морские звезды).

7. **Криптобионты** (**целобионты**, **троглобионты**) - организмы, жившие в трещинах, полостях и пустотах каркаса.

Представители первых трех групп были либо колониальными организмами (кораллы, мшанки, строматопороидеи), либо образовывали **гроздьевидные** скопления (губки, рудисты, **верметиды**, **серпулиды**), вели сидячий образ жизни, питались **сестоном** и обычно характеризовались быстрым ростом. Они создавали прочный органический каркас, скорость формирования которого превышала скорость **осаконакопления** на соседних участках ровного дна, что приводило к возвышению построек над дном. Строители отличались от задерживавших осадок более развитым скелетом, большим его объемом и более быстрым ростом. Связывавшие формы состояли как из обладавших скелетом, так и лишенных его организмов, которые быстро росли и соединяли каркас и осадок внутри рифа (**Корольюк**, Михайлова, 1986; Scott, 1986; Fagerstrom, 1988, 1994; **Moussavian**, 1992; Большакова и др., 1994а, б; **Космынин**, 1995).

При дальнейшем анализе состава органогенных построек первые три группы рассматриваются вместе как каркасостроители, а последние три - в качестве **рифолюбов**. Сами же постройки не подразделяются на различные типы, а рассматриваются в целом для каждого периода фанерозоя (рис. II.5.3).

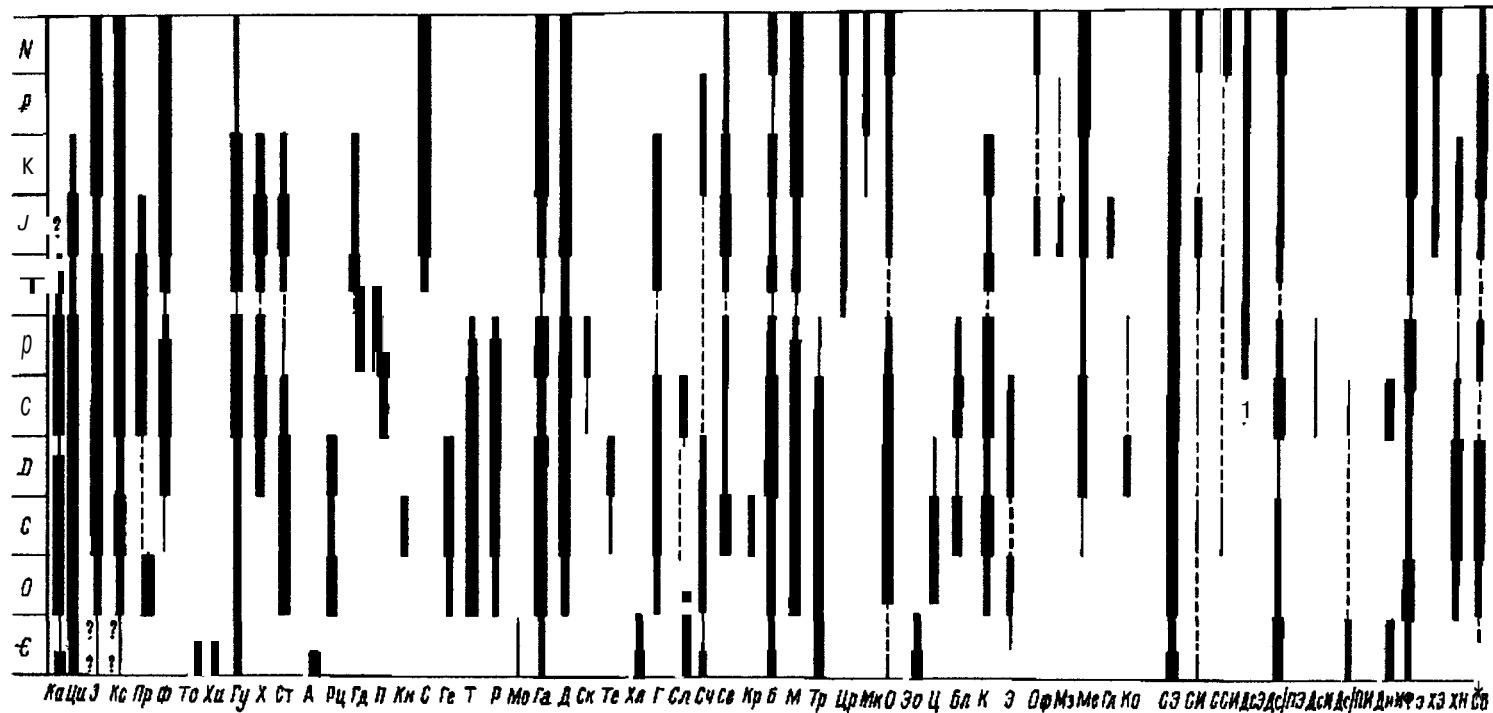


Рис. II.5.3. Систематический и этолого-трофический состав сообществ зоны органогенных построек фанерозойских морей

Условные обозначения см. на рис. II.5.1

В начале раннего кембрия органогенные постройки создавались кальцибионтами Eriphyton, Renalcis и Girvanella и строматолито- и тромболитообразующими цианобактериями, а археоциаты были сопутствующими организмами. Более редкими **каркастроителями** были археоциаты и ?антозои (Altaicyathus, Tabulaconus и др.) и Archaeotrpa. Во второй половине раннего кембрия археоциаты стали одним из основных компонентов, а структура **археоциатовых** построек, по мнению ряда исследователей, отвечала таковой настоящих рифов. Рифолюбями были иглокожие (геликоплакоидеи, эокриноидеи), **хельционеллиды**, **хиолиты**, ханцеллории, трилобиты, губки, сверлильщики **Tryanites** (Журавлева, 1972; James, Debrenne, 1980; Журавлева и др., 1983, 1986; Rowland, 1984; Rowland, Gangloff, 1988; Rees et al., 1989). В строительстве рифов принимали участие и **кальцимикробы** (Brunton, Dixon, 1994). В среднем и позднем кембрии после вымирания археоциат постройки создавались кальцибионтами Renalcis и/или Eriphyton и **строматолито-** и **тромболитообразующими** формами, а также губками-демоспонгиями. Тот же состав построек сохранился и в раннем ордовике (West, 1988; Hamdi et al., 1995). Таким образом, в раннем кембрии имел место первый этап рифообразования, за которым последовал перерыв от среднего кембрия до среднего ордовика (Королюк, Михайлова, 1986; Copper, 1988; Boucot, 1990; Scrutton, 1990).

Второй этап рифообразования начался в среднем ордовике и продолжался до первой половины среднего девона включительно. Рифы этого интервала времени формировались строматопороидеями, губками, кораллами (**табуляты**, ругозы, гелиолитоидеи), мшанками, рецептакулитами, известковыми водорослями и цианобактериями. В ордовике и силуре к **каркастроителям** принадлежали также **цистоидеи**, в ордовике еще проблематичные **Pulchrilamina**, в силуре - криноидеи. Рифолюбями были **брахиоподы**, многие мшанки, **гастроподы**, двустворки, криноидеи, трилобиты, **остракоды** и другие группы (Королюк, Михайлова, 1986; Copper, 1988; Rowland, Gangloff, 1988; Boucot, 1990; Scrutton, 1990; Watkins, 1993, 1996; Большакова и др., 1994а, б; Меннер и др., 1995; Wood, 1995). Вымирание на границе франа и фамена привело к исчезновению настоящих рифовых структур, хотя период "угасания" органогенных построек длился с фамена по турне (начало раннего карбона).

В раннем карбоне каркастроителями были известковые водоросли, реже — мшанки и кораллы, а в качестве цементаторов выступали **строматолито-** и **онколитообразующие** цианобактерии, которые играли основную роль в образовании уолсортских холмов (Королюк, Михайлова, 1986; Rowland, Gangloff, 1988; West, 1988). В конце **раннего** — среднего карбоне были развиты иловые холмы с текстурами типа stromatacasis; подчиненную роль играли в них мшанки и криноидеи, довольно много было брахиопод и бесскелетных организмов; **цементаторы** (строматолитообразующие) имели небольшое значение. Местами возникали **водорослево-мшанковые** биогермы и постройки из хететид. Рифолюбями здесь были фораминиферы, губки, табуляты, ругозы, двустворки, гастроподы, брахиоподы, трилобиты, криноидеи (Королюк, Михайлова, 1986; West, 1988).

В позднем карбоне - перми (третий этап рифообразования, по Королюк и Михайловой, 1986 и Copper, 1988) основными каркастроителями были известковые губки, проблематичные Tubiphytes и Paleoaplysina, мшанки, различные водоросли, в том числе **филлоидные**, реже - ругозы и фораминиферы. В карбоне к ним присоединились **хететиды** и криноидеи, а в перми — гидроидные и брахиоподы (рихтофенацеи и литтоницеи). Рифолюбями этих построек были фораминиферы, табуляты, ругозы, гастроподы, двустворки, криноидеи и другие группы. Во второй половине перми эти постройки начали испытывать угасание (Королюк, Михайлова, 1986; Wood, 1995).

В целом же в позднепалеозойское время каркастроители с быстрым ростом отсутствовали, так что для всего этого интервала были характерны не настоящие

риффы, а карбонатные постройки, или рифовые холмы (Wilson, 1975; James, 1983; G. Stanley, 1988), пик развития которых падал на поздний **карбон** – раннюю пермь (Королюк, Михайлова, 1986).

Результатом позднепермского вымирания было исчезновение рифовых построек, и только со среднего триаса вновь начали формироваться рифы, основными строителями которых были известковые губки, **хететиды**, склерактинии, гидроидные, мшанки, разнообразные известковые водоросли и микропроблематики Tubiphytes (G. Stanley, 1981, 1988; Flügel, Stanley, 1984; Королюк, Михайлова, 1986; Copper, 1986; Wood, 1995). При этом в среднем триасе склерактинии были еще второстепенными компонентами рифовых сообществ, хотя их симбиоз с зооксантеллами уже возник. В позднем же триасе, особенно в нории склерактинии стали основными **рифостроителями** и быстро увеличили свое **разнообразие**. Вместе с **известковыми** губками и гидроидными (**спонгиоморфиды**, **дизъектопориды**), известковыми водорослями и **микропроблематиками** они образовывали мощные рифовые системы в Тетической области (G. Stanley, 1988). Рифолюбями были **фораминиферы**, **агерматипные кораллы**, **гастроподы**, **двустворки**, **криноидеи**, **морские ежи**. В более глубоководных обстановках (десятки - несколько сотен м) формировались **губковые холмы** гексактинеллидами (Wendt et al., 1989).

В конце триаса имело место вымирание, коснувшееся и компонентов рифовых сообществ, так что в начале ранней юры (**геттанг** - ранний синемюр) наблюдался перерыв в рифообразовании, новая фаза которого началась с плинсбаха (Y. Stanley, 1988; Copper, 1988). Основными **каркасостроителями** в это время были **кораллы**-склерактинии и известковые водоросли, особенно **кораллиновые**; значительную роль играли фораминиферы, строматопороидеи, губки, хететиды, гидроидные, двустворки (**мегалодонтиды**), гастроподы, мшанки, **брахиоподы**, **серпулиды**, Tubiphytes. Рифолюбями были многие фораминиферы, двустворки, гастроподы, а также криноидеи и морские ежи. В более глубоководных условиях органогенные постройки образовывали водоросли, губки, Tubiphytes и кораллы (Scott, 1988).

В меловое время к характерным для юры **рифостроителям** (кроме фораминифер, **гастропод** и криноидеи, которые стали рифолюбями) присоединились **двустворки** — **рудисты**, также находившиеся в симбиотических отношениях с водорослями-зооксантеллами и заместившие в раннемеловое время кораллы в мелководных зонах (Scott, 1990; Moussavian, 1992), тогда как в более глубоководных обстановках основными каркасостроителями продолжали оставаться кораллы, строматопороидеи и водоросли (Кузьмичева, 1986; Scott, 1990). Во второй половине раннего мела и в позднем мелу **рудистовые** рифовые сообщества вытеснили **кораллово-гидроидно-губково-водорослевые** почти повсеместно **не** только на мелководье, но и в более удаленных от берега участках **эпиконтинентальных** морей и островных платформ (Kauffman, Johnson, 1988). Эпи- и эндобионтами рудистов были инкрустирующие и сверлящие водоросли, микропроблематики (**Lithocodium**, **Bacinella**), фораминиферы, губки, мшанки, черви и двустворчатые моллюски, а также кораллы, гидроидные, гастроподы, членистоногие и **морские ежи**. Строматопороидеи и хететиды в позднемеловое время потеряли свое прежнее значение в качестве **каркасостроителей**.

После кризиса конца мела на отмелях и мелководьях карбонатных платформ, где в меловое время были развиты рифовые постройки, в первой половине палеоцена они исчезли, затем начали формироваться небольшие биогермы из **кораллиновых** водорослей; более редко каркасостроителями были губки и склерактинии (Bryan, 1991). Только в олигоцене вновь возникли сложно построенные коралловые рифы, главными строителями которых были склерактинии, значительную роль играли фораминиферы, красные (кораллиновые) и зеленые водоросли; к каркасостроителям относились также некоторые мшанки, двустворки

и **гастроподы**. К рифолобам принадлежали **биссусные** и сверлящие **двустворки**, **гастроподы**, **серпулиды**, губки, одиночные кораллы, **остракоды**, крабы и свободно живущие **фораминиферы**.

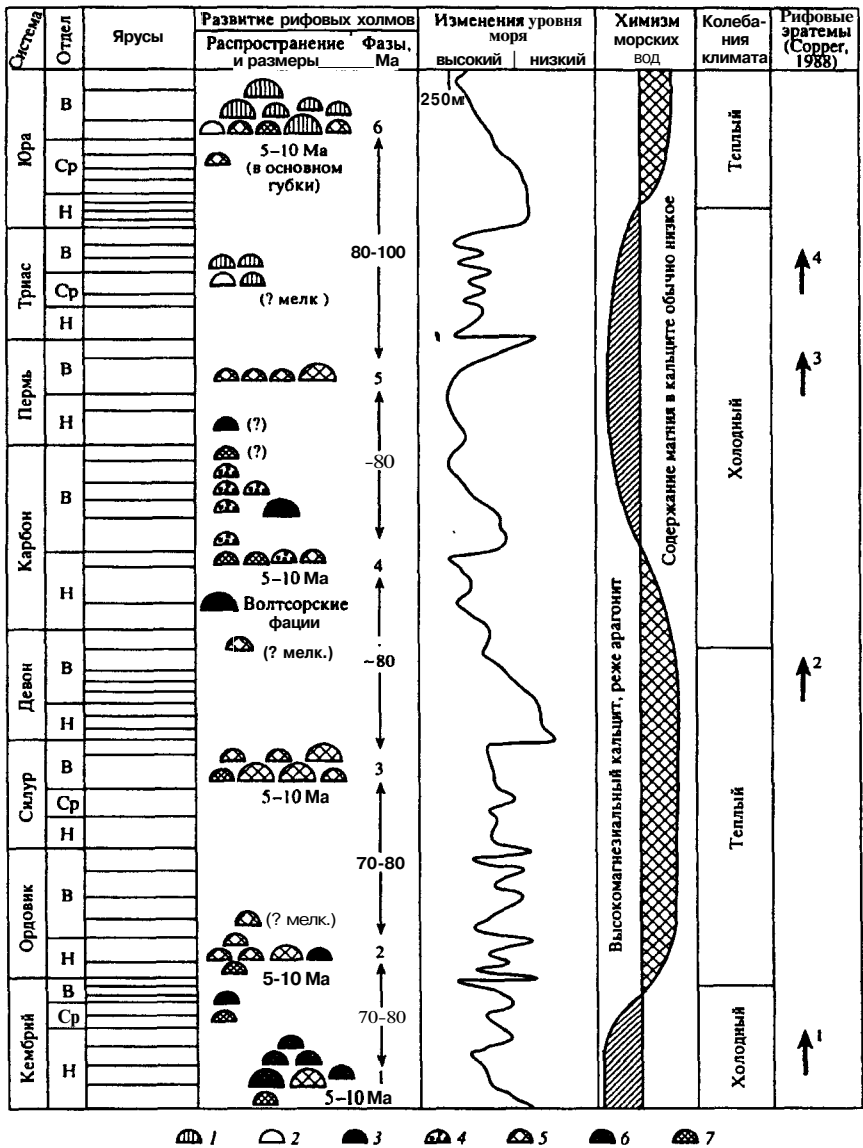
Таким образом главными **каркасостроителями** органогенных построек в фанерозое, в том числе и рифов, были губки, **хететиды**, **строматопороидеи**, **гидроидные**, кораллы, **рудисты**, мшанки, серпулиды и некоторые другие **беспозвоночные**, в том числе ряд проблематичных форм, а также **кальцибионты**, красные и зеленые известковые водоросли и цианобактерии (Королюк, Михайлова, 1986; Copper, 1988; **Fagerstrom**, 1988; Rowland, Gangloff, 1988; West, 1988; G. Stanley, 1988; Moussavian, 1993; Большакова и др., 1994а, б).

В отдельные интервалы времени были распространены постройки, в которых основную роль играли цианобактерии, или **кальцимикробы** (**Camoin**, **Maurin**, 1988; **Brunton**, **Dixon**, 1994). Эти интервалы обычно совпадали с максимумами трансгрессий, стратификацией вод и распространением зон с дефицитом кислорода, т.е. **обстановок**, благоприятных для развития микробных сообществ из **строматолито-** и **тромболитообразующих** цианобактерии. В кембрии и ордовике ассоциации кальцимикробов и кремнистых губок (демоспонгий и гексактинеллид) были характерны для внутреннего и среднего шельфа, в силуре — карбоне — для среднего шельфа и передового склона, а в перми, в позднем триасе и поздней юре — для **дистальных** частей шельфа и склона. Более обычно (во всяком случае с силура) рифовые холмы из кремнистых губок и цианобактерии возникали в глубокой сублиторали, в условиях пониженной освещенности и большого количества питательных веществ.

Наиболее широкое развитие постройки из кремнистых губок и цианобактерии имели в раннем ордовике, позднем силуре (поздний лудлов - ранний пржидол), среднем карбоне, поздней перми (гваделупа), поздней юре (Оксфорд и кимеридж). В атдабане этого типа постройки состояли из археоциат, губок и организмов, образывавших **строматакиссовые** структуры, и немногих кальцибионтов. В раннем ордовике преобладали микробные ассоциации с немногочисленными **литистидными** губками (демоспонгий) и мелкими табулятами, либо постройки состояли из демоспонгий, кальцибионтов (*Epiphyton*, *Renalcis*), ?рецептакулитов *Calathium* и проблематичных *Pulchrilamina*. В позднем силуре в построении рифовых холмов принимали участие **литистидные** губки, тромболито- и **строматолитообразующие** микробы и мшанки. В карбоне (поздний миссиссиппий) основными конструкторами были **тромболитообразующие** цианобактерии; подчиненную роль играли строматолитообразующие микробы, инкрустирующие и **фенестратные** мшанки, инкрустирующие фораминиферы, губки и **филлоидные** водоросли. В позднепермское время сообщества кремнистых губок-демоспонгий и цианобактерии, образующих **тромболиты**, были характерны для краевых бассейновых фаций нижнего склона рифовых комплексов. Позднеюрские рифовые холмы были построены литистидными и **гексактинеллидными** губками и цианобактериями, образовавшими корки (тромболиты и строматолиты) (рис. П.5.4).

С середины мелового времени известковые цианобактерии исчезли из морских обстановок и стали характерны лишь для озер. **Гексактинеллидные** и литистидные губки также перестали селиться на карбонатных шельфах, и ныне они строят рифовые холмы в глубоких частях шельфов, либо на тех участках шельфов, где преобладают **терригенные** осадки.

Среди этоголого-трофических группировок в органогенных постройках резко преобладала группировка прикрепленных неподвижно **сестонофагов**, которые одновременно были симбиотрофами и миксотрофами (кораллы, рудисты). Рифо-**любы** были представлены в основном растительнойядными и сверлильщиками; дет-**ритофаги** и хищники играли меньшую роль (см. рис. П.5.3). С позднемезозойско-



1
 2
 3
 4
 5
 6
 7

Рис. П.5.4. Распределение в течение фанерозоя рифовых холмов, сложенных кремневыми губками и микробами, по отношению к изменениям уровня моря, химизма вод, климатическим изменениям и рифовым эратемам

Число и размеры условных обозначений для каждого типа рифовых холмов показывают их географическое распределение и размеры в течение каждого интервала времени. Возобновление развития **губково-микробных** рифовых холмов происходило приблизительно через 70-100 млн лет, а каждый эпизод их формирования длился 5-15 млн лет и совпадал с главными трансгрессиями раннего палеозоя. В те интервалы, когда при высоком уровне моря **бентосные** микробные сообщества, формировавшие **тромболитовые** и **строматолитовые** структуры, не были обильны, преобладали рифовые холмы другого состава (с доминированием мшанок в среднем ордовике и **уолсорские** фации в раннем карбоне) (Brunton, Dixon, 1994, рис. 1)

Состав рифовых холмов: 1 - **гексактинеллиды** и **строматолиты/тромболиты**; 2 - Tubiphytes, **кальцимикробы** и сфинктозои; 3 - мшанки и микробы; 4 - Chaetetes, строматолиты и демоспонгии; 5 - демоспонгии и **тромболиты**; 6 - кальцимикробы, археоциаты и "кремневые губки"; 7 - преобладали **тромболиты**

го времени возросла роль хищников и растительноядных **обгрызателей (гастроподы, морские ежи, рыбы) (Vermeij, 1987, 1994; Wood, 1993, 1995).**

Как уже указывалось, для рифовых построек были характерны также т.н. криптические сообщества, состоявшие из организмов-криптобионтов, или целобионтов, живших в полостях рифов и других органогенных построек. Такие сообщества известны с кембрия (Kobluk, James, 1979; Kobluk, 1981, 1985) и существовали в течение всего фанерозоя, меняя свой систематический состав, но сохраняя экологический (Kobluk, 1978, 1980b, 1981a, **1988a, b; Zhuravlev, Wood, 1995).** В кембрии основными элементами криптических сообществ были *Wetheredella*, мелкие одиночные археоциаты, губки, **?примитивные** книдарии (**коралломорфы**), **брахиоподы, полихеты**, *Tyranites*, пельматозои, **остракоды**, трилобиты, а также **кальцибионты** *Eriphyton*, *Renalcis*, *Girvanella*, **строматолитообразующие** цианобактерии, лентовидные водоросли, с позднего кембрия - **фораминиферы**. В сообщества, кроме **автотрофов**, входили **сестонофаги, детритофаги** и/или **падаляеды** и растительноядные формы. В ордовике к указанным формам (кроме специфичных для кембрия *Archaeotrypa*, *Wetheredella* и археоциат, а также трилобитов) прибавились **табуляты**, мшанки, инкрустирующие черви, макросверлильщики (?двустворки) и некоторые другие группы. До позднего карбона состав этот практически не менялся, а в позднем карбоне и перми из этих сообществ исчезли некоторые группы. В мезозое основными компонентами были фораминиферы, губки, сфинктозои, гидроидные, **двустворки, гастроподы**, брахиоподы, мшанки, **серпулиды**, циррипедии, остракоды, криноидеи и различные водоросли. В кайнозое систематический состав сохранился таким же, как в мезозое. Этолого-трофический состав криптических сообществ был постоянным, начиная с кембрия.

Для полостей были характерны слабая освещенность (особенно в их глубине), ограниченное пространство для роста и защищенность от ряда стрессовых факторов. Обычно вначале расселялись быстро распространявшиеся и быстрорастущие организмы, большей частью одиночные, а затем они уступали место обраставшим их, хотя и более медленно растущим колониальным формам. Кровля стенки, дно и осадок на дне полостей, как правило, были заселены разными организмами.

История развития рифов (в широком смысле слова) включала эпизоды расцвета и исчезновения при селективном вымирании, а также повторных радиации с замещением доминировавших групп экологически сходными, но не родственными таксонами (Newell, 1971, 1972; Heckel, 1974; Walker, 1974; Равикович, Королюк, 1975; Михайлова, 1986; Краснов, 1987; Copper, 1988; West, 1988; Talent, 1988; Rowland, Gangloff, 1988; Fagerstrom, 1988; 1994; S. Stanley, **1988a, b; 1996; Задорожная, 1989; Scrutton, 1990; Voucot, 1990; Flügel, Flügel-Kahler, 1992; Большакова и др., 1994а, б; Brunton, Dixon, 1994).** Ряд исследователей выделил определенные этапы рифообразования. Так, по И.К. Королюк и М.В. Михайловой (1986), их было 6 (вендско-раннеордовикский, среднеордовикско-турнейский, визейско-раннепермский, **позднепермский-раннетриасовый**, юрско-меловой и кайнозойский), по С. Роулэнду и Р. Ганглоффу (Rowland, Gangloff, 1988, см. рис. **II.5.5**) - три (раннекембрийский, среднекембрийско-девонский и раннекаменноугольно-кайнозойский), по П. Копперу (Copper, 1988 - см. рис. **II.5.6**) и по А. Буко (Voucot, 1990) - шесть: по Копперу - раннекембрийский, позднесилурийско-девонский, пермский, триасовый, позднемеловой и с эоцена доньше, а по Буко, в палеозое между первым и вторым этапами Коппера - средне-позднеордовикский, а в мезозое - **средне-поздетриасовый** и юрско-меловой, а затем - с эоцена доньше. По Л.Н. Большаковой с соавторами (1994а, б), после кембрия в палеозое можно выделить два этапа — среднеордовикско-девонский и каменноугольно-пермский.



Рис. II.5.5. Обобщенная схема изменения состава главных строителей карбонатных построек в течение фанерозоя (Rowland, Gangloff, 1988, рис. 1)

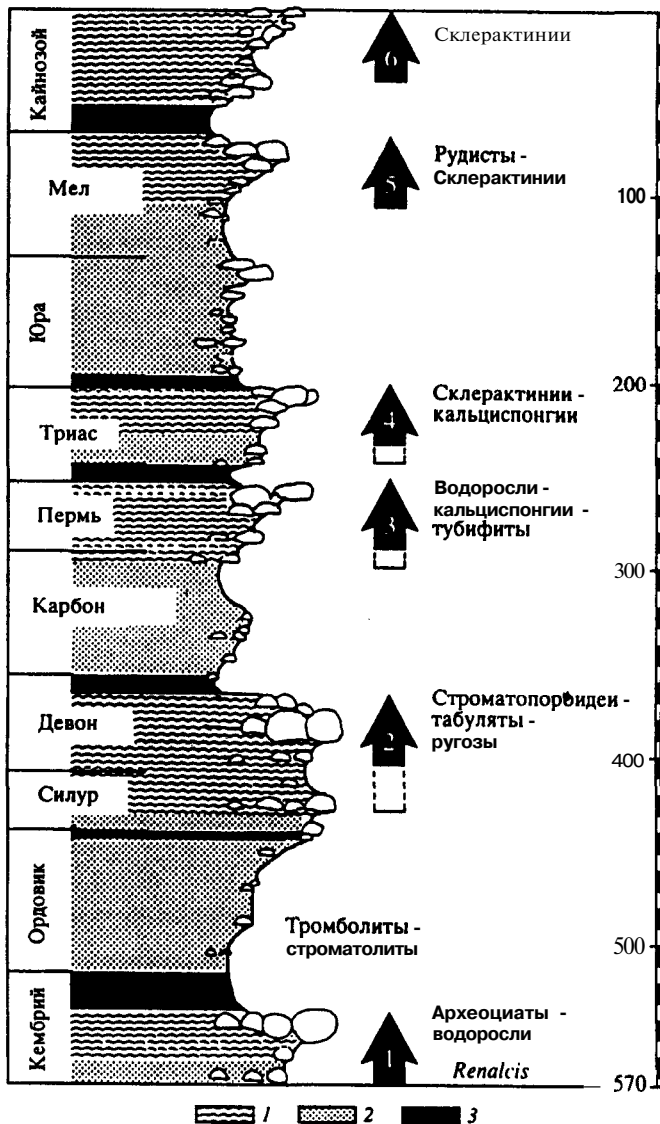


Рис. П.5.6. Фазы эратемных рифовых сукцессии в фанерозе (Corr6g, 1988, рис. 4)

1 - климаксная фаза; 2 - пионерная незаконченная фаза; 3 - фаза вымирания

Для выделения этих этапов разные авторы применяют различные критерии, рассматривая этапы или как циклы смены становления, расцвета и угасания рифовых структур (Королюк, Михайлова, 1986), или как интервалы формирования только настоящих рифов (Corr6g, 1988; Voucot, 1990), или же как промежутки времени, в течение которых состав органогенных построек был практически одним и тем же (Rowland, Gangloff, 1988; Большакова и др., 1994а, б).

Во всяком случае можно отметить, что вымирание большинства компонентов рифовых сообществ происходило: 1) в конце раннего кембрия, 2) на границе франа и фамена в позднем девоне, 3) на границе перми и триаса, 4) на границе триаса и юры и 5) на границе мела и палеогена. Таким образом в среднем и позднем кем-

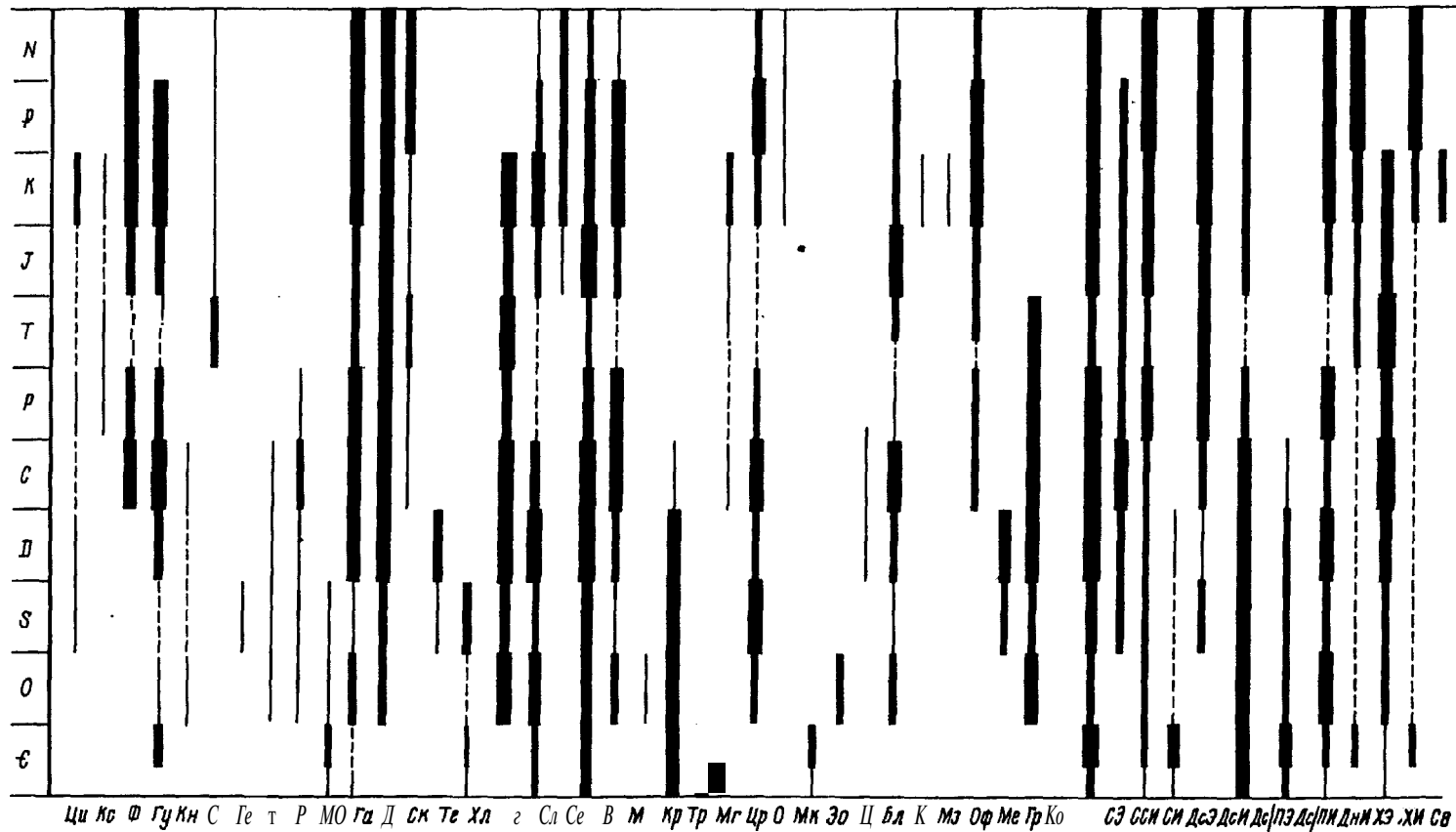


Рис. Н.5.7. Систематический и этолого-трофический состав сообществ глубоководного шельфа фанерозойских морей

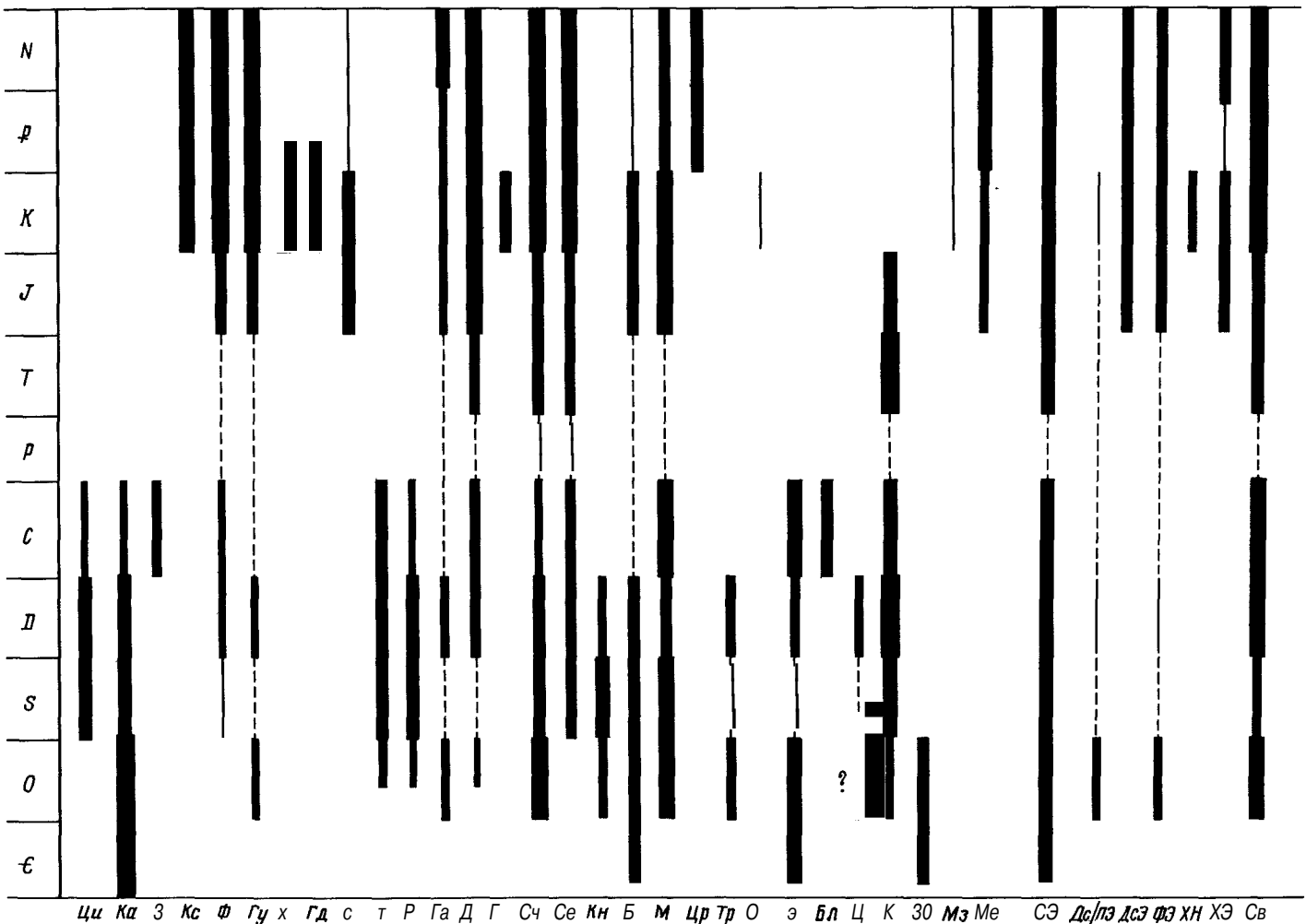
Условные обозначения см. на рис. П.5.1

брии, **фамене**, начале раннего триаса, начале юры и в палеоцене рифовые структуры прекращали свое существование, а обновление их состава имело место в среднем ордовике, в позднем **карбоне–ранней** перми, в среднем триасе, в позднемеловое время и в меньшей степени в олигоцене (резкое преобладание склератиний).

ЗОНА ГЛУБОКОВОДНОГО ШЕЛЬФА

В области глубоководного шельфа таксономическое и экологическое разнообразие было более низким, чем в других зонах моря (рис. П.5.7). В кембрии здесь господствовали трилобиты и, возможно, мягкотелые членистоногие, а также беззамковые **брахиоподы**. В средне- и позднекембрийское время были многочисленными губки. Из других групп встречались **хиолительминты**, **моноплакофоры**, **гастроподы**, эокриноидеи, может быть, книдарии. В ордовике-девоне преобладали трилобиты, характерными были брахиоподы, моноплакофоры и/или гастроподы, двустворчатые моллюски, **остракоды**, **нектобентосные конодонтфориды** и головоногие моллюски, **бентосные** и **планктобентосные граптолитины**; представители других групп были редкими. В карбоне в этой зоне преобладали **фораминиферы**, губки, двустворчатые и головоногие **моллюски**, брахиоподы, остракоды, частыми были одиночные ругозы, гастроподы, **мшанки**, криноидеи, конодонтфориды. В **пермское** время этот состав сообществ глубоководного шельфа в основном сохранился, лишь ругозы и криноидеи стали более редкими. В триасе явное преобладание имели двустворчатые моллюски и нектобентосные головоногие, характерными были конодонтфориды. Значительно более редкими были **агерматипные** склерактинии, которые со среднего триаса местами образовывали заросли или банки (G. Stanley, Cairns, 1988), гастроподы, брахиоподы, **серпулиды**, криноидеи, морские ежи. В юрское и меловое время преобладающее значение продолжали иметь двустворки, в юре в ядро сообществ входили еще брахиоподы, а в **мелу** – фораминиферы, губки, гастроподы и морские ежи. В кайнозойе к руководящим группам относились фораминиферы, двустворчатые и брюхоногие моллюски и морские ежи; **много** было **агерматипных** склерактиний, скафопод, **остракод** (см. рис. П.5.7).

Из эолого-трофических группировок наибольшее распространение имели **эпифаунные** сестонофаги (кроме ордовика), представленные в кембрии беззамковыми брахиоподами, в силуре и девоне – двустворчатыми моллюсками, брахиоподами, мшанками, граптолитинами. В карбоне выпали **граптолитины**, а губки вошли в ядро этой группировки. В перми и триасе основными в группировке были двустворчатые моллюски, к которым в перми прибавились губки и мшанки. В юрское время эпифаунные сестонофаги были представлены главным образом двустворками и брахиоподами, а в мелу и кайнозойе – **двустворками**, брахиоподами (в мелу), мшанками, скафоподами (кайнозой) и склерактиниями (кайнозой). В палеозое руководящую роль помимо **эпифаунных** сестонофагов имели эпифаунные сортирующие детритофаги и/или **падаляды**, к которым относились трилобиты (кембрий – девон) и остракоды (ордовик – пермь). В мезозое и кайнозойе к основным группировкам, кроме эпифаунных сестонофагов, принадлежали **инфаунные** сортирующие детритофаги (гастроподы с мела, двустворчатые моллюски, **скафоподы** - в кайнозойе), инфаунные сестонофаги (в основном двустворки), а в кайнозойе - еще эпифаунные и инфаунные хищники (гастроподы). Довольно много было **инфаунных** илоедов - черви, а с мела морские ежи. Остальные группировки имели меньшее значение. В частности, нектобентосные беспозвоночные хищники встречались часто с девона по триас (головоногие моллюски, а в девоне еще конодонтфориды), тогда как, начиная с юры, их роль упала, а в кайнозойе они стали достаточно редкими. Донная растительность в этой зоне практически отсутствовала и была представлена очень редкими красными водорослями; редкими были и цианобактерии (см. рис. П.5.7).



Ци Ка З Кс Ф Гу х Гд с т Р Га Д Г Сч Се Кн Б М Цр Тр О э Бл Ц К 30 Мэ Ме Сэ Дс/лэ Дсэ Фэ ХН ХЭ Св

Дизаэробные обстановки, которые могли возникать как в области глубоко-водного шельфа, так и в более мелководных зонах, также характеризовались специфическими **фаунистическими** комплексами. Такие обстановки обычно распространялись в периоды подъема уровня моря и потеплений и вызывались подъемом бескислородных (**аноксных**) глубинных вод на шельфы. В сообществах, существовавших в **дизаэробных** условиях, доминировали мобильные **детритофаги** и хищники и/или **падаляды** при подчиненной роли **сестонофагов**; организмы обычно имели небольшие размеры, а разнообразие **сообществ** было незначительным (Kammer et al., 1986). В раннем палеозое в этих обстановках существовали **нектобентосные** головоногие (ордовик, силур), бентосные и **планктобентосные граптолитины** (ордовик, силур), бентосные бесскелетные членистоногие и черви, нектобентосные и планктобентосные трилобиты (кембрий) и **остракоды** (ордовик, силур), беззамковые **брахиоподы**, двустворчатые моллюски (главным образом **инфаунные** детритофаги — ордовик, силур), **гастроподы**, **моноплакофоры** и более редкие представители других таксонов. Преобладали **эпифаунные** и инфаунные детритофаги и/или падаляды и **илоеды** и инфаунные детритофаги, более редкими были эпифаунные **сестонофаги**; довольно много было **нектобентосных** хищников и **планктобентосных** и **эпипланктонных**, или псевдопланктонных, сестонофагов.

В среднем и позднем палеозое в дизаэробных условиях жили **фораминиферы**, губки, двустворчатые моллюски, гастроподы, беззамковые и замковые брахиоподы, криноидеи, остракоды (в том числе и планктобентосные), нектобентосные головоногие моллюски, а также инфаунные бесскелетные организмы, оставившие следы; реже встречались кораллы (одиночные ругозы и **табуляты**) и мшанки. Доминировали сортирующие детритофаги, детритофаги и/или падаляды, илоеды и хищники, тогда как сестонофаги имели подчиненное значение, и среди них встречались **эпипланктонные** и обладавшие способностью всплывать над дном (Kammer et al., 1986; Berry et al., 1989; Pashin, Etensohn, 1992; Яцков и др., 1995; Кузьмин и др., 1997; и др.).

В мезозое **дизаэробные** обстановки характеризовались сообществами с преобладанием фораминифер, двустворчатых и головоногих моллюсков; более редкими были гастроподы, **скафоподы**, брахиоподы (**лингулиды** и другие беззамковые и замковые), морские ежи, бесскелетные черви и ракообразные. Прослеживались сокращение разнообразия и смена этолого-трофических группировок по мере увеличения дефицита кислорода: вначале исчезали инфаунные сестонофаги, затем инфаунные детритофаги и илоеды и оставались только эпифаунные сестонофаги, возвышавшиеся над дном, и псевдопланктонные, а также способные всплывать и передвигаться над дном; появлялись разнообразные **специалисты-хемосимбионты**; много было нектобентосных хищников (Kauffman, 1978b, 1982b; Morris, 1980; Seilacher et al., 1985; Peterson, 1986; Savdra, Bottjer, 1989; Hoffman, Krobicki, 1989; Etter, 1995; Aberhan, Páffy, 1996; Sageman, Kraig, 1997).

В кайнозое состав сообществ, существовавших в условиях дефицита кислорода, был близок к мезозойскому: здесь жили фораминиферы, двустворчатые моллюски, гастроподы, скафоподы, морские ежи. Характерными этолого-трофическими группировками были инфаунные детритофаги сортирующие и несортирующие, инфаунные сестонофаги, эпифаунные сестонофаги (**реклайнеры** и способные всплывать наддном) и хищники и/или падаляды.

Рис. II.5.8. Систематический и этолого-трофический состав сообществ хардграунда в фанерозойских морях

Условные обозначения см. на рис. II.5.1

Следует еще отдельно остановиться на сообществах твердых грунтов (**хардграунды**, скалы, валуны и пр.). Грунты этого типа были местами заселены прикрепленными организмами. При колонизации имели значение присутствие и обилие личинок, которые могли осесть, благоприятные места для их осадения и взаимодействие личинок с уже жившими здесь представителями этого же вида и другими **сессильными** организмами, хищниками и вновь оседающей молодью видов, которые могли обрести уже осевших особей. Лучшему выживанию способствовал быстрый рост организмов.

Сообщества твердых грунтов известны с раннего кембрия, но особенно широкое распространение они получили начиная с ордовика за счет резкого увеличения в составе грунтов карбонатного детрита, источником которого были остатки скелетов иглокожих, крупная радиация которых произошла в это время (Рожнов, 1994).

Систематический состав сообщества твердых грунтов значительно менялся во времени, а **этолого-трофический** оставался постоянным (рис. П.5.8). Главными этолого-трофическими группировками были сестонофаги — неподвижно прикреплявшиеся и сверлильщики. Первые из них были представлены в раннем кембрии археоциатами, во второй половине кембрия — эокриноидеями, эдриоастероидеями и беззамковыми брахиоподами, в ордовике — главным образом мшанками и ?цистоидеями и/или другими пельматозоями, в силуре — мшанками, табулятами, ругозами, брахиоподами (**кранииды**), серпулидами, корнулитидами, криноидеями. В девоне и карбоне состав в основном оставался прежним, но **корнулитиды** в девоне стали более **редкими**, а в карбоне практически исчезли, тогда как большую роль приобрели цементиовавшиеся двустворчатые моллюски, а в карбоне еще эдриоастероидеи и **бластоидеи**. Пермские сообщества твердых грунтов плохо изучены, в триасе же ядро **эпифаунных** неподвижно прикреплявшихся сестонофагов слагали двустворчатые моллюски, **серпулиды** и криноидеи. В юре к ним прибавились **фораминиферы**, губки, склерактинии, **брахиоподы**, мшанки, **гастроподы**. В меловое время в основную группу вошли **хететиды**, а в кайнозой, помимо фораминифер, губок, двустворков, мшанок, серпулид, большую роль стали играть гастроподы и циррипедии (Геккер, 1957, 1983; Halleck, 1973; Goldring, **Kazmierczak**, 1974; **Ziegler, Ginsburg**, 1974; Palmer, Fursich, 1974; Fursich, Palmer, 1975; Kennedy, Garrison, 1975; Palmer, Palmer, 1977; Fursich, 1978b, 1979; **Palmer**, 1982; Lualdi, 1986; Johnson, Hayes, 1993; Палмер, Рожнов, 1995; Johnson, **McKerrow**, 1995).

Характер **ярусирования** эпифаунных сестонофагов на твердых грунтах в течение фанерозоя показан Т. Пальмером (Palmer, 1982, см. рис. П.5.9). Наименее развито было разделение по ярусам в раннем кембрии, но уже в среднем ордовике были заняты все возможные ярусы (до более 40 см).

Сверлильщики главным образом состояли из представителей губок, червей, двустворчатых моллюсков, мшанок, проблематичных **Трупанитес** и водорослей (**Kobluk et al.**, 1978; Palmer, 1982; Brett, 1988). Остальные этолого-трофические группировки (растительоядные, **эпифаунные детритофаги**, хищники) были представлены немногочисленными формами (см. рис. П.5.8).

Характерно было также наличие водорослей кальцибионтов для палеозоя (до карбона включительно) и красных — с позднего палеозоя (карбон, с мезозоя — доныне). В палеозое обычными были также цианобактерии (особенно в силуре-карбоне).

Наличие полостей, трещин, щелей создавало на **хардграунде** разнообразие ниш обитания. Состав организмов, населявших наружную поверхность твердого дна, отличался от такового полостей и трещин. Так, в юрских сообществах **хардграунда** на его поверхности селились высокие криноидеи и древовидные мшанки, а также

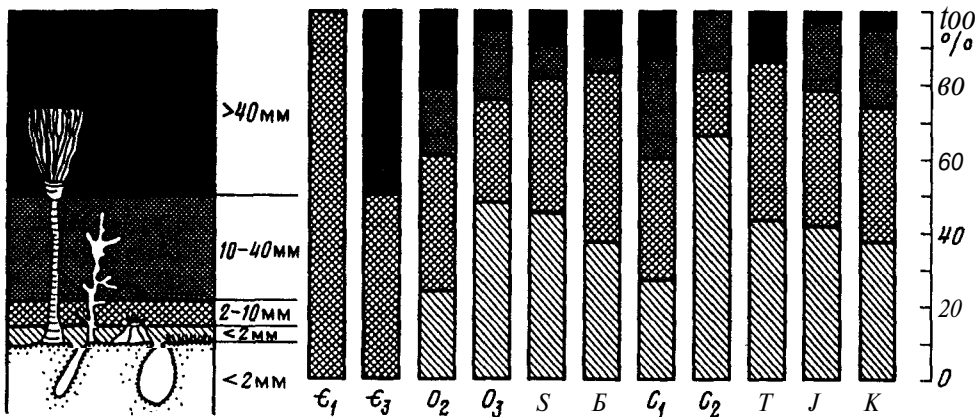


Рис. 11.5.9. Относительное соотношение на хардграундах различного возраста сестонофагов, располагавшихся в разных ярусах водной колонки над дном (Palmer, 1982, рис. 9)

прираставшие серпулиды, двустворки (устрицы), биссусные двустворки и сверлильщики (губки, черви *Trypanites*, двустворки). На внутренней поверхности полостей господствовали серпулиды и мшанки, много было цементировавшихся брахиопод и двустворок и т.д. В глубине щелей и полостей преобладали активные сестонофаги, а вблизи выхода - пассивные сестонофаги. Кроме неподвижно прикреплявшихся и сверлящих форм, здесь жили и представители вагильного бентоса - растительноядные, хищники, детритофаги (гастроподы, морские ежи, морские звезды) (Palmer, Fürsich, 1974; Fürsich, 1979).

СООБЩЕСТВА, СВЯЗАННЫЕ С МИКРОБНЫМ ХЕМОСИНТЕЗОМ

Особым типом сообществ были сообщества, существование которых зависело от микробного хемосинтеза. Такие сообщества известны, начиная с раннего карбона (но возможно их наличие и раньше). Характеризовались они низким разнообразием при высокой численности особей входивших в сообщества видов. Так, в раннекарбонное сообщество входили, кроме колоний микробов, **трепостоматные** мшанки, которые были инкрустированы микробными оболочками, **брахиоподы**, организмы, строившие известковые трубки и сходные с вестиментифорными червями, **конулярииды**, серпулиды и **остракоды**. Все эти организмы были **эпифаунными сессильными сестонофагами**, находившимися в **симбиотических** отношениях с хемосинтетическими бактериями или непосредственно питавшимися ими (von Bitter et al., 1990, 1992). В юре к организмам, связанным с бактериальным хемосинтезом относились **двустворки-?люциниды** (Gaillard, Rolin, 1986). В палеогене такого типа сообщества содержали двустворчатых моллюсков, **гастропод** и червей, строивших губки (Squires, Goederet, 1991), т.е. состав их был близок к составу современных сообществ, в которые входят двустворки, гастроподы, **многощетинковые** черви, крабы, креветки, голотурии (А. Кузнецов и др., 1987).

ОБЩИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ ВО ВРЕМЕНИ

В целом можно констатировать, что при значительном изменении систематического состава **шельфовых** сообществ, существовавших в различных зонах моря в разные периоды фанерозоя, их этолого-трофический состав в каждой зоне во времени менялся мало (Невесская, 1994, см. также рис. 11.5.1-3, 7, 8).

Интересно теперь выявить влияние кризисов taxonomического состава, имеющих место в течение **фанерозоя**, на динамику **этолого-трофического** состава сообществ в разных зонах моря. Несомненно наиболее резкие изменения произошли на границе докембрия (венда) и кембрия, когда возникли совершенно новые сообщества во всех зонах моря за счет появления многочисленных новых таксонов. В течение же фанерозоя заметная смена таксонов, вызывавшая смену сообществ, имела место на границе раннего и среднего кембрия из-за вымирания многочисленных специфичных для раннего кембрия групп, что особенно отразилось на сообществах зоны органогенных построек и мелководного шельфа. Вследствие появления многих новых таксонов высокого уровня в первой половине ордовика сформировался ряд новых сообществ, в ядро которых наряду с уже существовавшими ранее вошли вновь появившиеся группы. Эти изменения сказались фактически на сообществах всех зон моря.

Позже в течение остальной части палеозоя резких изменений состава сообществ не происходило, шла лишь постепенная смена руководящих групп. Исключение составляли сообщества органогенных построек, которые практически перестали существовать в фамене (вторая половина позднего девона), и в позднем палеозое основные **каркасостроители** относились уже к другим группам, чем в среднем ордовике - фране.

Большие изменения в составе сообществ имели место после массового вымирания на границе перми и триаса, в связи с чем **раннетриасовые** сообщества были крайне мало разнообразны, а рифовые сообщества вообще отсутствовали, возобновив свое существование только со среднего триаса в заметно измененном виде (G. Stanley, 1988).

Начиная со второй половины раннеюрского времени состав сообществ во всех зонах моря менялся незначительно и большей частью постепенно, исключая временное исчезновение рифовых структур и соответственно слагавших их сообществ после вымирания конца триаса и особенно после кризиса конца мела, после которого формирование рифов началось только с олигоцена. При этом ядро **олигоценых** рифовых сообществ было близким к мезозойскому за исключением отсутствия среди основных **каркасостроителей** некоторых групп, в частности **строматопоройд**, **хететид** и гидроидных.

Менее всего состав сообществ во времени менялся в прибрежной зоне и в области глубоководного шельфа, а наиболее - на мелководном шельфе и особенно в зоне развития органогенных построек, что было показано выше.

Перерывы в формировании рифовых структур, возможно, были обусловлены относительно медленным восстановлением рифовых экосистем после периодов вымирания в связи с необходимостью восстановления или возникновения вновь симбиотических отношений каркасостроителей с водорослями **и/или** микробами (Cowen, 1988). Восстановление рифовых экосистем (их пионерной стадии) после вымирания занимало время от 8 до 12 млн. лет, тогда как **климаксная** стадия достигалась через несколько десятков млн. лет (Corper, 1988).

Наиболее благоприятными **обстановками** для появления новых таксонов и слагавшихся ими новых сообществ многими авторами считается прибрежное мелководье, т.е. обстановки с нестабильными условиями жизни (Е. Иванова, 1958; Berry, 1972, 1974, 1977; Eldredge, 1974; Jablonski et al., 1983; Jablonski, Bottjer, 1983; Sepkoski, Sheehan, 1983; Sepkoski, Miller, 1985; Mount, Signor, 1992). Однако проверка этой гипотезы на отдельных группах **бентосных** организмов не всегда ее подтверждает (Bottjer, Jablonski, 1988). Так, эволюция иглокожих в раннем палеозое, скорее всего, была связана не с небольшими глубинами, а с характером грунта: прикреплявшиеся криноидеи и **эдриоастероидеи** были обычны на твердых субстратах, характерных для мелководий, а **вагильные Rhombifera** и **Stylophora** - на мягких грунтах как мелководной, так и относительно глубоководной зон моря. Распро-

странение криноидей на глубины было обусловлено развитием у них, начиная со среднего ордовика, корневидных **оснований**, что дало возможность им жить и на мягких грунтах. Что касается ромбифер (**цистоидей**) и **стилофор**, то они уже в раннем ордовике были широко распространены на разных глубинах, будучи способны жить и на твердых и мягких субстратах (Sprinkle, Guensburg, 1995).

Что касается утверждения, что новые сообщества также формировались в прибрежной части моря или на внутреннем шельфе (Sepkoski, Sheehan, 1983; Jablonski et al., 1983; Jablonski, Bottjer, 1983; Sepkoski, Miller, 1985), а затем распространялись мористее - на внешний шельф и склон, то это положение полностью также не подтверждается. В кембрии действительно т.н. кембрийская фауна (трилобиты и беззамковые **брахиоподы**) была распространена на всем шельфе. В ордовике же основные элементы "палеозойской" фауны (кораллы, замковые брахиоподы, **остракоды**, криноидей и др.) и "современной" (**двустворки**, **гастроподы** и др.) жили во всех зонах моря, хотя и играли разную роль в разных зонах: кораллы были немногочисленны в глубоководных **обстановках** внешнего шельфа, как и в другие периоды времени, тогда как **граптолитины** были более характерны для глубоководных частей моря с самого начала их появления и т.д. Что касается трилобитов, то их отступление мористее в течение ордовика скорее всего объясняется не вытеснением их другими группами, что вызвало замещение **трилобитовых** сообществ другими сообществами, а увеличением разнообразия других групп, в частности моллюсков и брахиопод (эффект "разбавления"), так как видовое разнообразие трилобитов в прибрежных обстановках в позднем кембрии-среднем ордовике не снижалось, а было постоянным (Westrop et al., 1995).

При резко нестабильных условиях прибрежного мелководья господствовали, как и ныне, физически контролируемые сообщества, которые характеризовались низким разнообразием (Sanders, 1968) и высокой степенью доминантности немногих видов, как правило, относившихся к оппортунистам (способные к быстрым кратковременным увеличениям размеров популяций - McArthur, 1960). Сообщества такого типа, как правило, существовали долгое время и состояли из длительно живущих форм (Kauffman, 1978b; Watkins, 1979, Briggs, Gall, 1990 и др.). Наоборот, в стабильных условиях открытого, относительно глубоководного шельфа преобладали биологически приспособленные сообщества (Sanders, 1968), разнообразие которых было высоким, а доминирование отдельных видов, как правило, **стенотопных**, небольшим (Walker, 1979; Brenchley, Cocks, 1982 и др.).

Скорее всего появление новых таксонов и новых сообществ чаще всего имело место на открытом мелководном **шельфе**, где условия были стабильными, **но** не столь неизменными, как в глубоководных частях шельфа. Биологически приспособленные сообщества мелководного открытого шельфа были менее стабильны во времени, чем прибрежные, т.к. слагавшие их специализированные виды были менее **толерантны** даже к небольшим изменениям условий, чем прибрежные виды-оппортунисты (Kauffman, 1976; McGhee, 1981). Сообщества глубоководного шельфа были устойчивее мелководных и обычно слагались формами, возникшими на мелководном шельфе. Так колонизация глубоководных областей моря мягкотелыми организмами, оставившими следы, началась уже в раннем кембрии, постепенно расширяясь в течение фанерозоя и особенно ускорившись с мелового времени. При этом те формы следов, которые были характерны сначала только для мелководий, стали приурочены к более глубоким участкам шельфа, а в мелководных районах их распространение сокращалось. Это подтверждает гипотезу о том, что впервые возникшие на мелководье организмы затем мигрировали в более глубоководные части морей (Crimes, Fedonkin, 1994).

Значительно реже глубоководные формы давали начало более мелководным, которые формировали новые мелководные сообщества. Так, после позднемелового **кризиса** вымирания трилобитов, живших на шельфе, на их смену пришли **глубо-**

ководные холоднолюбивые олениды, давшие при дальнейшем потеплении начало ряду новых **шельфовых** видов (Stitt, 1985).

Этолого-трофическая структура сообществ претерпела в течение геологического времени значительно меньшие изменения, чем строение организмов и соответственно их систематический состав. Уже на заре жизни среди микроорганизмов, вероятно, были и **автотрофы** и **гетеротрофы**, которые образовывали сложные пищевые цепи и **надорганизменные** сообщества со сложными типами взаимоотношений их членов (Чернов, 1983). В начале кембрия (томмот) **бентосные** сообщества практически имели современный облик, т.е. в них входили и **сестонофаги**, и **детритофаги**, и растительноядные, и хищники, хотя последние еще не имели специальных структур, характерных для типичных хищников. Скорее всего большинство кембрийских сообществ состояло из трофически генерализованных форм, тогда как узко специализированных среди них было мало (Valentine et al., 1991). В целом же в фанерозое, как уже было показано выше, этолого-трофический состав сообществ был достаточно постоянным, меняясь лишь в пространстве согласно смене зон моря.

К основным изменениям экологии бентоса в фанерозое можно отнести лишь резкое преобладание **эпифауны** в раннем палеозое и постепенное увеличение числа и разнообразия **инфауных** организмов в последующее время (Ziegler et al., 1968; Woodin 1983; Jablonski et al., 1983; Larson, Rhoads, 1983; Cocks, **McKerrow**, 1984).

В процессе эволюционных преобразований, вызывавших изменение сообществ во времени, на сходных биотопах возникали экологически сходные параллельные сообщества (Thorson, 1957), или **изоценозы** (Balogh, 1953; **Baldi**, 1959), или **изопалеоценозы** (Мерклин, 1968, 1969), имевшие, по-видимому, одну и ту же или близкую трофическую структуру. **Изопалеоценозы** состояли из определенного набора жизненных форм (гильдий, или этолого-трофических типов), каждая из которых была представлена таксонами либо родственными, либо далекими в систематическом отношении.

Примеры таких изопалеоценозов для палеозойских фаун приведены П. Бретски (Bretsky, 1969), К. Уолкером и Л. Лапортом (Walker, Laporte, 1970), Дж. Пожета и Т. **Пальмером** (Pojeta, Palmer, 1976), Дж. Херстом (Hurst, 1977), А. Буко (Boucot, 1978), П. Уэллесом (Wallace, 1978), Р. Уоткинсом (Watkins, 1979). Согласно данным Бретски, а также Р. Веста (West, 1976) в течение палеозоя особенно устойчивыми были сообщества лингулид и моллюсков (двустворок и гастропод), в которые обычно входили и другие **брахиоподы**, кроме лингулид. В этих сообществах, которые составляли один изопалеоценоз, доминировали **инфауные** сестонофаги и детритофаги, а также растительноядные "пасущиеся" формы и **эпифауные** сестонофаги, обычно прикреплявшиеся биссусом или ножкой. Другим прибрежным изопалеоценозом можно считать сообщества ордовика и девона Восточно-Американской палеобиогеографической области, приуроченные к приливно-отливной зоне, где на доломитовых и известковых илах были широко развиты водорослевые маты, а бентос был представлен главным образом **вагильными эпифауными** остракодами (детритофагами и/или падалеядами) и **инфауными** мягкотелыми **сестонофагами** (Walker, Laporte, 1970). Для ордовика и девона были характерны **строфоменидно-трилобитовый** и **атрипидно-мшанковый изопалеоценозы**, первый из которых был распространен на **терригенных** грунтах более мелководной части, а второй — на алевритовых и известковых илах глубоководной части шельфа. К первому из них, вероятно, относилось сообщество строфоменид и дальманеллид карбонатных илов **позднеордовикского** и раннедевонского морей Восточно-Американской области, в которое входили также **рамозные** мшанки, эпифауные растительноядные гастроподы и другие бентосные организмы (Walker, Laporte, 1970), причем многие из них

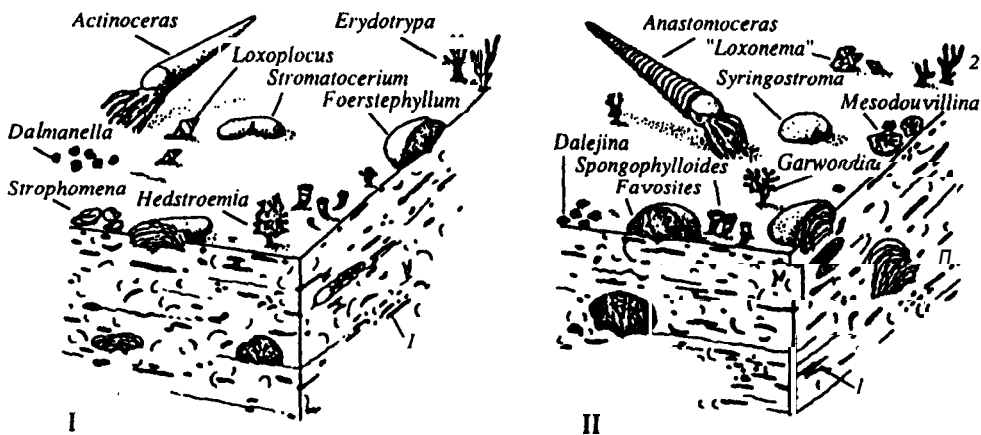


Рис. II.5.10. Реконструкция ордовикских (I) и девонских (II) сообществ, существовавших на известковых илах сублиторали морей востока Северной Америки (Anderson, 1974, рис. 3.9) / - горизонтальные ходы детритофагов; 2 - трепостомидные мшанки

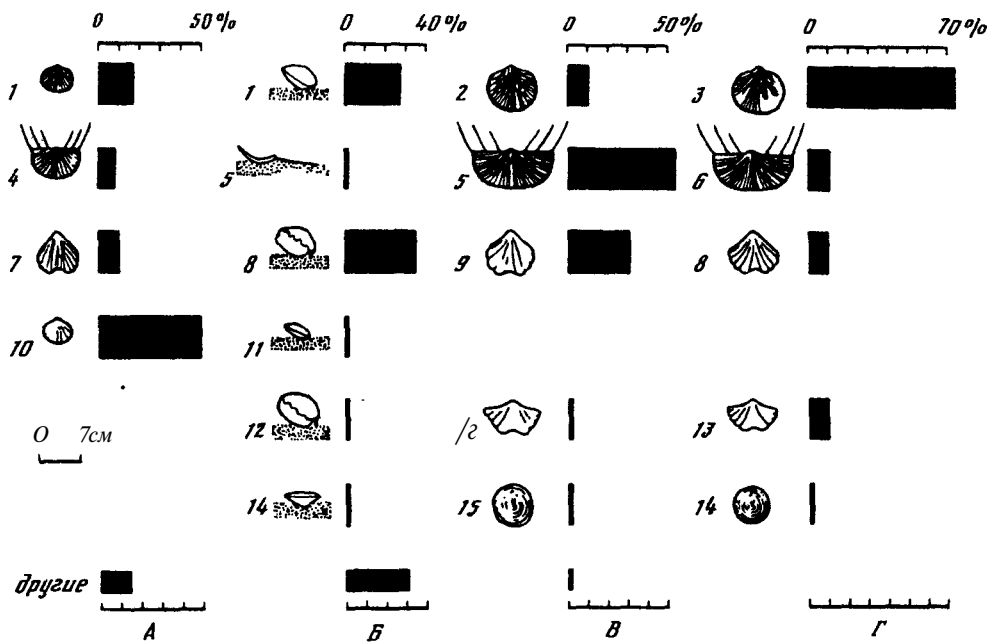


Рис. II.5.11. Примеры параллельных сообществ, в которых руководящими формами были виды рода *Salopina* (Watkins, 1979, рис. 26)

A - верхний лландовери, формация Росс Брук, Новая Шотландия, Канада; B - венлок, венлокские сланцы, Англия; B - лудлов, слои Уайтклифф, Англия; Г - пржидол, формация Джонс Крик, Нью-Брансуик, Канада. A, B, Г показывают раковину со стороны брюшной створки, а B - в прижизненном положении; 1 - *Salopina conservatrix*; 2 - *S. lunata*; 3 - *S. submedia*; 4 - *Protochonetes tenuistriata*; 5 - *P. ludloviensis*; 6 - *Protochonetes* sp.; 7 - "*Camarotoechia*" *rossonia*; 8 - "*Camarotoechia*" ssp.; 9 - "*C.*" *nucula*; 10 - *Eocoelia sulcata*; 11 - *E. angelina*; 12 - *Howellella elegans*; 13 - *Howellella* sp.; 14 - *Orbiculoidea* sp.; 15 - *O. rugata*

были экологическими парами, или "экопарами": **строматопоронидеи** *Stromatocerium* и *Syringostroma*, **табуляты** *Foerstephyllum* и *Favosites*, ругозы *Spongophylloides* и *Lambephyllum*, **брахиоподы** *Mesodouvilleina* и *Strophomena* и пр. (рис. П.5.10). На открытом шельфе в силуре и в начале девона также **прослеживался** ряд сообществ, относившихся к **одному** изопалеоцену, в котором господствовали брахиоподы: *Salopina*, *Dicoelosia* и другие (Boucot, 1978; Watkins, 1979 - см. рис. П.5.11).

Изопалеоценозы илов приливно-отливной зоны ордовикского и девонского морей североамериканских морей описаны Уолкером и **Лапортом** (Walker, Laporte, 1970). В верхней части этой зоны как в среднем ордовике, так и в раннем девоне были развиты маты из цианобактерий (строматолиты), жили многочисленные **остракоды** — **лепердиитиды**, бесскелетные **инфаунные сестонофаги** и **илоеды**, оставившие следы зарывания; здесь же в среднем ордовике встречались трилобиты (рис. П.5.12), а в раннем девоне — **тентакулитиды** (рис. П.5.13). В нижней части приливно-отливной зоны в эти же интервалы времени в этих же районах цианобактерий формировали **онколиты**, а из беспозвоночных селились **остракоды-лепердиитиды**, **брахиоподы-якорные** (*Zygospira* в ордовике и *Howellella* в девоне) и свободнолежавшие (*Strophomena* в ордовике и *Mesodouvilleina* в девоне), **рамозные** мшанки, бесскелетные инфаунные сестонофаги и илоеды, а также трилобиты в ордовике (рис. П.5.14) и **тентакулитиды** в девоне (рис. П.5.15).

Сообщества водорослевых "лугов", которые можно отнести к одному изопалеоценозу, имели близкий состав от триаса доныне (Fursich, Wendt, 1977). Для эстуариев и опресненных участков мелководий морей, начиная с позднего мела, были характерны устричные сообщества (Lawtence, 1968; Feldman, Palubniak, 1975). Параллельные сообщества были отмечены для юрских морей (Fursich, 1984b), а также для ряда кайнозойских морей (Мерклин, 1968, 1969; Baldi, 1973; Hoffman, 1979a; Невеская, 1980; Невеская и др., 1986; Chinzei, 1984). Так, для глубоководного шельфа кайнозойского Восточного Паратетиса был характерен изопалеоценоз, в который входили двустворки-инфаунные детритофаги (*Nucula*, ***Nuculana***, *Abra*), инфаунные сестонофаги с передней вводной трубкой (*Thyasira*, *Lucina*) и с двумя сифонами (*Corbula*, *Hiatella*, *Thracia* и др.), **эпифаунные** сестонофаги (*Lentipecten*, *Palliolum*, *Neorupnodonte*). На мелководном шельфе неогенового Восточного Паратетиса были распространены сообщества, имевшие очень близкий родовой состав в течение около 15-20 млн лет и относившиеся к одному изопалеоценозу (Невеская и др., 1986).

В открытых заливах тихоокеанского побережья Японии в неогене существовали **изопалеоценозы**, приуроченные к различным **обстановкам**: в приливно-отливной зоне - изопалеоценозы **гастропод** *Batillaria* - **двустворок** *Mascota* и устриц ***Crassostrea***, а в сублиторальной зоне - на песчаных грунтах изопалеоценоз с преобладанием **инфаунных сестонофагов** (*Dosinia* и др.), а на илах - изопалеоценоз **инфаунных детритофагов** (*Angulus*, *Mascota*) и сестонофагов с передней вводной трубкой (*Lucinoma*) (Chinzei, 1984).

Параллельные сообщества, или изопалеоценозы, формировались в близких условиях не только в разные периоды времени в одной области, но и в разных регионах в течение одного и того же интервала. Так, параллельные сообщества отмечены П. Уэллесом (Wallace, 1978) для мелководного шельфа девонских морей Старого Света и Восточно-Американской **палеозоогеографической** области. Преобладали в обоих случаях брахиоподы - на более чистых известковых грунтах якорные **спирифериды**, на более глинистых — свободнолежавшие формы (***Productella***, *Douvillina*, *Strophonella*). В ряде случаев сходные ниши были заняты в разных морях разными родами, относившимися иногда к совершенно другим отрядам, но имевшими сходные морфологические черты (гомеоморфы). То же относилось к другим группам - двустворчатым и брюхоногим моллюскам, мшанкам и другим.

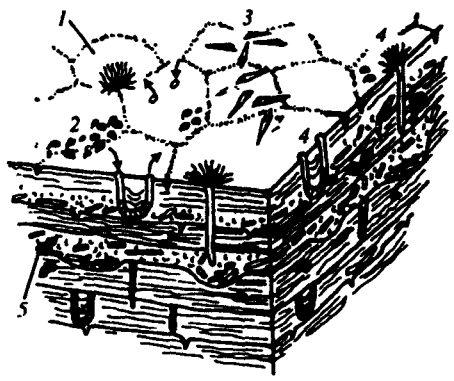
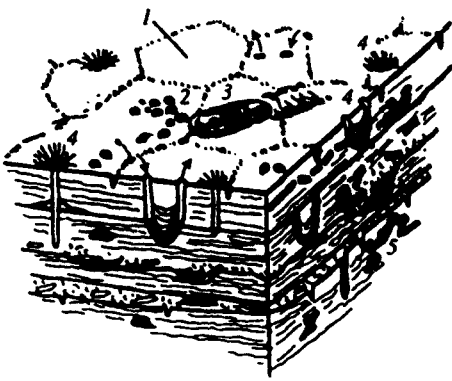


Рис. П.5.12. Реконструкция среднеордовикского сообщества верхней части приливо-отливной зоны моря востока Северной Америки (Walker, Laporte, 1970, рис. 4)

У - маты **цианобактерий**; 2 - **остракоды-лепердитииды**; 3 - трилобиты *Bathyurus*; 4 - **инфаунные бескелетные сестонофаги**; 5 - ходы **инфаунных илоедов**

Рис. П.5.13. Реконструкция раннедевонского сообщества верхней части приливо-отливной зоны моря востока Северной Америки (Walker, Laporte, 1970, рис. 4)

1 - маты **цианобактерий**; 2 - **остракоды-лепердитииды**; 3 - **тентакулитида**; 4 - **инфаунные бескелетные сестонофаги**; 5 - ходы **инфаунных мелких илоедов**

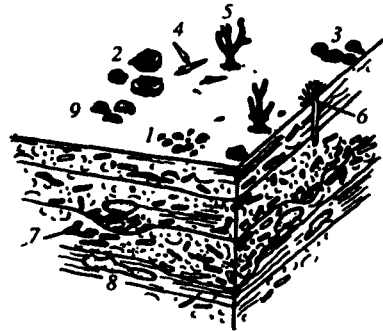


Рис. П.5.14. Реконструкция среднеордовикского сообщества нижней части приливо-отливной зоны моря востока Северной Америки (Walker, Laporte, 1970, рис. 5)

У - **онколиты** из **цианобактерий**; 2 - **остракоды-лепердитииды**; 3 - трилобиты *Bathyurus*; 4 и 5 - **брахиоподы**; 4 - *Zygospira*, 5 - *Strophomena*; 6 - мшанки *Stictopora*; 7 - норы **инфаунных бескелетных сестонофагов**; 8 и 9 - ходы **инфаунных илоедов**: 8 - крупных, 9 - мелких

Рис. П.5.15. Реконструкция раннедевонского сообщества нижней части приливо-отливной зоны моря востока Северной Америки (Walker, Laporte, 1970, рис. 5)

У - **остракоды-лепердитииды**; 2 и 3 - **брахиоподы**: 2 - *Mesodouvilleina*, 3 - *Howellella*; 4 - **тентакулитида**; 5 - **трепостомидные рамозные мшанки**; 6 - **инфаунные бескелетные сестонофаги**; 7 и 8 - ходы **инфаунных илоедов**: 7 - средних, 8 - крупных

Частным случаем образования параллельных сообществ может быть формирование биполярных форм, которые входили в сообщества, расположенные во **внетропических** зонах обоих полушарий. Такое явление отмечалось для пермского, юрского, мелового и кайнозойского времени. Причиной существования биполярных форм могли быть либо биотический обмен между полушариями, при котором (или после которого) эти формы не оставались в приэкваториальной зоне и

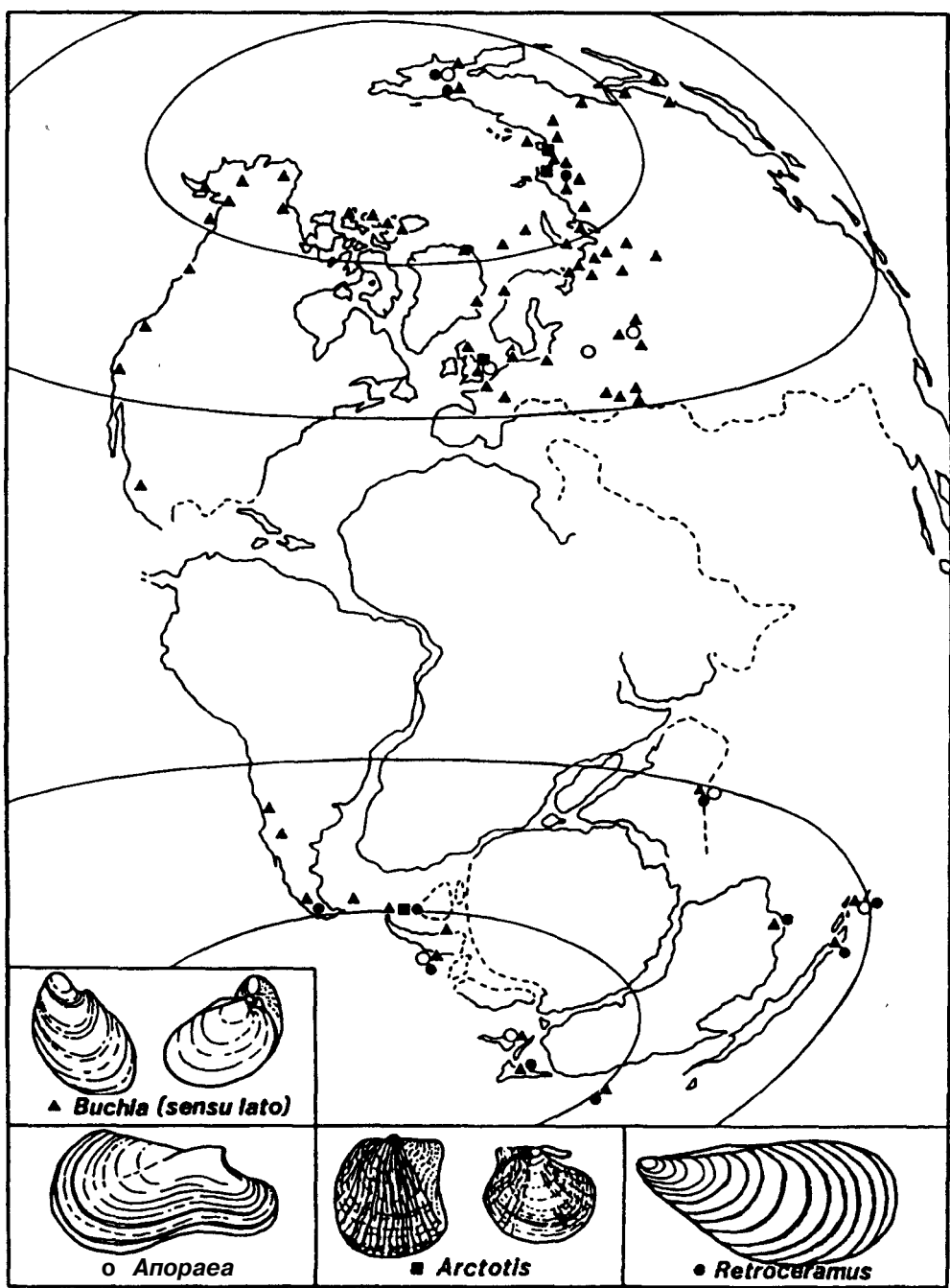


Рис. П.5.16. Распределение некоторых родов двустворчатых моллюсков в позднеюрских - раннемеловых морях (киммеридж-берриас) (Crame, 1986, рис. 1). *Buchia* s.l. включает *Præbuchia* из морей Северного полушария и *Jeletzkiella* из морей Южного полушария

мигрировали во внетропические области или вымирали **здесь**, либо развитие **гомеоморфных** видов или родов в высоких **и/или** средних широтах северного и южного полушарий от каких-либо близких предков в одинаковых условиях умеренного или холодного-умеренного климата. И тот и другой варианты имеют своих сторонников (Waterhouse, 1979; Crame, 1986, 1990; Астафьева, 1987, 1991; Lindberg, 1991 и др.) (см. рис. **II.5.16**).

Степень таксономического сходства изопалеоценозов могла быть весьма различна, что во многом обуславливалось длительностью их существования. Как уже отмечалось, близкие систематически (на родовом и видовом уровнях) кайнозойские **изопалеоценозы** существовали 15-20 млн лет, тогда как параллельные сообщества, располагавшиеся на **терригенных** грунтах моря Уэльского Бордерленда и состоявшие из близких экологически и сходных морфологически видов, относившихся к разным родам брахиопод и других беспозвоночных, были разделены интервалом времени около 40 млн лет (карадок-лудлов) (Hurst, 1977), а в случае изопалеоценозов приливно-отливной зоны североамериканских морей (средний ордовикранний девон) - более 60 млн лет (Walker, **Laporte**, 1970).

Все вышеприведенные примеры относились к сообществам ровного дна, но рифовые сообщества и сообщества твердого дна также можно рассматривать в качестве изопалеоценозов.

II.6. ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ ЭВОЛЮЦИИ БИОТЫ ШЕЛЬФОВ В ФАНЕРОЗОЕ

В заключение следует рассмотреть возможные причины эволюции фанерозойской морской **биоты**, которая определялась начальной кембрийской радиацией, а затем взаимоотношением вымираний и последующих радиации, т.е. динамикой таксономического разнообразия, рассмотренной в разделе **II.3**.

Как уже отмечалось, в кембрии возникли почти все известные ныне типы животных, а также представители многих специфичных только для этого периода таксонов неясного систематического положения, возможно, имевших высокий ранг, но вымерших вскоре после своего появления. Среди них были как скелетные организмы, так и лишённые скелета. При этом само по себе возникновение организмов, обладавших скелетом, причем у представителей разных типов животных, может рассматриваться как очень крупное эволюционное явление. Уже в том месте имели место все обычные типы скелетной минерализации - органический, кремнистый, известковый, фосфатный. **Скелетизация** не была внезапной так же, как и появление новых высоких таксонов, а шла ступенчато (**Rozanov, Zhuravlev, 1992**).

Приводимые в качестве причин кембрийской радиации изменения внешних факторов: увеличение содержания кислорода, карбонатов и фосфора, появление новых экологических ниш за счет расширения площади мелководий, усиление провинциализма вследствие раскола Палеопангеи, увеличение количества питательных веществ и численности в связи с этим фитопланктона не могут считаться ключевыми, поскольку не были ограничены исключительно кембрийским временем. Поэтому анализ кембрийского эволюционного "взрыва" скорее говорит в пользу внутренних, а не внешних факторов развития биоты (Valentine et al., 1991; **Signor, Lipps, 1992; Valentine, 1994**). К этому следует добавить, что кембрий характеризовался не только наиболее высокими скоростями появления новых таксонов высокого ранга (отрядов и выше), но и интенсивным вымиранием таксонов этого ранга, так что степень общего изменения состава морских беспозвоночных, определяемая суммой скоростей вымирания и формообразования, была в это время самой высокой для фанерозоя (Невеская, 1995а - см. табл. **II.3.1**).

Еще **Дж. Валентайн** (Valentine, 1969) указал, что после возникновения в первой

половине раннего палеозоя (ранний кембрий) основных **филумов** эволюция шла лишь в их пределах. Из ныне существующих типов животных только **Chordata** появились в среднем кембрии и мшанки - в раннем ордовике. Рассматривая причины такого ограничения появления новых планов строения в **послекембрийское** время Валентайн (Valentine, 1995), продолжает, как и раньше, считать, что основной причиной было то, что **экопространство** оказалось уже в кембрии занято членами различных филумов. Поэтому возможность появления морфологических модификаций, которые могли бы привести к образованию новых планов строения и таксонов высокого ранга (типов, классов), была крайне ограничена. Альтернативная гипотеза о прогрессивном уменьшении созидательной способности геномов Metazoa в послекембрийское время пока не получила подтверждения (Valentine, 1995).

Новые волны появления таксонов высокого уровня имели место в раннем и среднем ордовике. Наиболее вероятной причиной интенсивных ордовикских радиации, как и кембрийских, было значительное число свободных или освободившихся после вымирания экологических ниш. Так, в частности, исчезновение первых раннекембрийских рифовых построек было компенсировано в ордовике за счет возникновения новых **рифостроителей - строматопороидей**, кораллов, мшанок.

Значительно менее выраженными были более поздние радиации таксонов высокого уровня - в силурийское, триасовое и юрское время (см. табл. II.3.1), и обновление шельфовой биоты в эти интервалы времени, а также в палеогене, шло за счет диверсификации на более низком таксономическом уровне: на этих этапах отменялось массовое появление семейств, родов и видов.

Во всяком случае, эволюция морской биоты в течение всего фанерозоя происходила путем чередования интервалов массовых вымираний и массовых появлений новых таксонов и новых сообществ, компонентами которых становились эти таксоны.

Соотношения интенсивности и длительности вымираний и радиации определяли конкретный ход эволюции биоты.

Массовыми вымираниями, отражавшими кризисные для биоты ситуации, считаются вымирания, происходившие с более высокой скоростью, чем фоновые. Они могут быть подразделены на катастрофические (длительностью до нескольких лет), ступенчатые, т.е. состоявшие из серии дискретных событий, имевших место в течение нескольких миллионов лет, и ускоренные, но постепенные и различные для разных таксонов. Границы между этими категориями расплывчатые, и для разных групп организмов одно и то же по времени вымирание могло относиться к разным категориям (Quinn, **Signor**, 1989; Thackeray, 1990; McGhee, 1990a; Kalvoda, 1990; **Buggisch**, 1991). При этом ряд авторов (**Parrish**, Curtis, 1982; **Jablonski**, 1986a,b, 1989; Boyajian, 1986; **Jablonski**, Flessa, 1986; Quinn, **Signor**, 1989; Kitchell, 1990) считает, что массовые вымирания качественно отличались от фоновых: фоновые обычно шли с более или менее постоянной скоростью, а массовые - с повышенной скоростью. При этом факторы, имевшие основное значение для выживания в течение действия фоновых вымираний (**планктотрофные** личинки, широкий географический ареал составлявших биоту видов, высокое разнообразие родов и семейств), не были эффективны при массовых вымираниях. Наиболее устойчивыми при массовых вымираниях оказывались филетические линии, у представителей которых главные новые адаптации и другие характеристики, благоприятные в условиях фоновых вымираний, ассоциировались с чертами, помогавшими выживанию при режиме массовых вымираний. В частности, при массовых вымираниях биогеографическое распространение кладов имело большее значение, чем их таксономическая **структура**, т.е. эндемичные таксоны вымирали чаще, чем клады с широкими ареалами (**Jablonski**, 1986a, 1989; **Westrop**, 1991).

Но существуют и противоположные мнения: массовые вымирания могли быть

в действительности сгруппированными во времени отдельными эпизодами вымирания, вызванными разными причинами (Hoffman, 1986a,b, 1989a,b), и между массовыми и фоновыми вымираниями не имелось качественных различий (McKinney, 1987; Hoffman, 1989a,b; Erwin, 1990a; Thackeray, 1990).

В качестве причин массовых вымираний называются следующие:

1) регрессии, вызывавшие сокращение площади шельфов и приводившие к усилению провинциализма (Newell, 1963, 1967; Valentine, Moore, 1972; Sheehan, 1973, 1975, 1982; Berry, Boucot, 1973; Schopf, 1974; Simberloff, 1974; Буко, 1979; Москвин, 1979; McLaren, 1983; House, 1985, 1989; Астафьева-Урбайтис, Ясманов, 1986; Adams et al., 1986; Jablonski, 1986b; Saunders, Ramsbottom, 1986; Wyatt, 1987; Briggs et al., 1988; Teichert, 1990; В. Захаров и др., 1993, 1994; Левен, 1994; Репина и др., 1994; Аристов и др., 1994);

2) похолодания, которые могли обуславливать появление ледниковых покровов (Wiedmann, 1969; Copper, 1977, 1986; S. Stanley, 1984, 1988a,b; Chumakov, 1985; Keller, 1986; Pomerol, Premoli-Silva, 1986; Фишер, 1986; McGhee, 1990a; В. Захаров и др., 1993, 1994; Корень, Попов, 1994);

3) регрессия, глобальное похолодание и оледенение (Розман, 1976; Hallam, 1984a, 1990; Brenchley, Newall, 1984; S. Stanley, 1988a,b; Корень, 1995);

4) апвеллинг глубинных вод на шельфы - аноксических (McAlester, 1970, 1971; House, 1975, 1983, 1985; Fischer, Arthur, 1977; Москвин, 1979; Fischer, 1981; Elder, Franke, 1982; Wilde, Berry, 1984, 1986, 1990; McLaren, 1983; Hoffmann, 1989; Leary, Rampino, 1990; Wilde et al., 1990; Buggisch, 1991; Музылев, 1994; Тейлор, 1995), или богатых кислородом (Wilde, Berry, 1986, 1990; Wilde et al., 1990), или несущих токсические вещества (Brenchley, 1990a), что могло быть вызвано или трансгрессивно-регрессивными событиями, т.е. регрессией и последующей за ней трансгрессией с распространением аноксических условий (House, 1975, 1983; Hallam, 1987, 1989a, b, 1990; Eckert, 1988), или импактом (Geldzetter et al., 1987), или похолоданием (Lethiers, Feist, 1991);

5) дефицит питательных веществ из-за удержания их наземной растительностью (Tarran, 1982, 1986) или из-за аккумуляции богатых органическим веществом осадков и их окисления (Gruszczynski et al., 1989), что могло вызвать изменение щелочности океанических вод (Caldera et al., 1990);

6) изменение состава и количества фитопланктона - источника пищи для многих бентосных организмов (Tarran, 1968, 1970, 1982, 1986; Hsu, 1986; Lipps, 1986; Vermeij, 1989; Teichert, 1990; Rhoads, Thayer, 1991);

7) сочетание похолодания, оледенений, колебания уровня моря, изменения океанических течений, дефицита кислорода на шельфах, вызвавших гибель фитопланктона, а затем и бентоса (Johnson et al., 1985, 1986; Copper, 1986; Hallam, 1989, 1990 и др.);

8) усиление вулканической деятельности, вызвавшее кислотные дожди, повышение кислотности поверхностных вод океана, принос токсических элементов в воды, падение солнечного освещения и похолодание из-за пылевых облаков, либо возникновение тепличного эффекта вследствие увеличения содержания CO_2 в атмосфере (Officer, Drake, 1983, 1985; Campsie et al., 1984; McLean, 1985a,b, 1988; Dercourt et al., 1986b; Courtillot et Cisowski, 1987; Pandey et al., 1987; Rampino, Stothers, 1988; Henbest, 1989; Kremp, 1993);

9) возникновение "красных приливов" (Найдин, 1986);

10) опреснение поверхностных вод или общее опреснение океана (Fischer, 1964; Жарков, 1981);

11) импакты, имевшие те же последствия, что и усиленная вулканическая деятельность (McLaren, 1970, 1982, 1983; L. Alvarez et al., 1980, 1984; W. Alvarez et al., 1982; McKinney, 1985; Dercourt, 1986; Dercourt et al., 1986; Kauffman, 1986; L. Alvarez, 1987; Hut et al., 1987; Kauffman, Walliser, 1988; Hsu, 1989; Алексеев, 1989a,b; Алек-

сеев и др., 1990; Wang, 1990), и приводившие к быстрым глобальным изменениям климата и химизма вод, продолжавшимся в течение длительных интервалов времени (Kauffman, 1986; Kauffman, Walliser, 1988);

12) геомагнитные инверсии (Tsakas, David, 1987; Фаустов и др., 1995);

13) изменения в Солнечной системе (Schindewolf, 1954; Kozur, 1980; McLaren, 1983; Davis et al., 1984; Hut, 1984; Корчагин, 1991) или в Галактике (Белкин, 1989; Баренбаум, 1995).

По-видимому, все выявленные массовые вымирания не были обусловлены каким-либо одним из перечисленных факторов. Так, массовые вымирания конца ордовика, позднего девона, границы перми и триаса, конца триаса и границы мела и палеогена, действительно совпадали с падением уровня моря (см. рис. II.1.1), однако падения уровня на границе силура и девона, в начале мела и в четвертичное время не имели следствием заметных вымираний, а вымирания на границе раннего и среднего и среднего и позднего кембрия не ассоциировались с крупными регрессиями. Сокращение площади ареала таксонов во время регрессии вряд ли могло вызвать широкомасштабное вымирание семейств и более высоких таксонов, т.к. даже для современной высокопровинциальной биоты уничтожение всего бентоса континентальных шельфов привело бы к исчезновению лишь 13% семейств морских двустворок, гастропод, иглокожих, склерактиний, а представители большей части семейств пережили бы в зонах вокруг океанических островов и затем вновь распространились на шельфы (эффект Лазаря, или ложное вымирание) (Jablonski, 1986a). Тем не менее регрессия могла разрушить некоторые уникальные обстановки и целые биогеографические провинции; так, например, регрессия конца мелового периода уничтожила те зоны сублиторали, на которых господствовали известковые илы, превратившиеся затем в писчий мел (Jablonski, 1986b). Наоборот, в регрессивные периоды скорость образования таксонов низкого уровня (видов, родов, реже семейств) часто возрастала из-за повышения уровня провинциализма и появления многих эндемичных таксонов, особенно низкого уровня (Буко, 1979; и др.).

Увеличение климатических контрастов при похолодании приводило к интенсивным миграциям, вымираниям и таксономическим перестройкам, усилению биогеографической дифференциации морских фаун (Chumakov, 1985). Тем не менее с резкими похолоданиями и оледенениями связываются только вымирания конца ордовика, позднего девона и конца мела (оледенения не было), тогда как вымирания конца раннего кембрия и конца триаса совпадали с -теплыми интервалами. Вторая половина перми и ее самый конец также были теплее, чем начало этого периода, когда похолодание и оледенение не сопровождалось вымиранием.

При похолоданиях особенно страдали мелководные тропические формы, в том числе **рифостроители**; некоторые глубоководные организмы мигрировали на мелководье; большинство переживших форм относилось к космополитам; **инфаунные** детритофаги менее подвергались вымиранию, чем **эпифаунные сестонофаги**; биогеографические провинции сдвигались к экватору (Valentine, 1984; S. Stanley, 1988a; Бараш и др., 1989; McGhee, 1990a), так что высокоширотные формы мигрировали в низкие широты, что могло вызвать возникновение от них новых таксонов.

Изменения в системе океанической циркуляции могли быть климатически или тектонически обусловлены или же быть последствием импакта (McLaren, 1983; Walliser, 1986). Апвеллинг глубинных окисленных или **аноксных** вод в поверхностные воды (0–100 м) океана и на шельфы мог создавать кризисные условия для разных групп организмов из-за прямой токсичности этих вод, уменьшения или изменения пищевых компонентов вследствие затруднения процесса фотосинтеза, нарушения роста при контакте с токсичными водами.

Особенно вредно было перемешивание глубинных вод с поверхностными для **бентосных** сестонофагов (Wilde, Berry, 1984, 1986; Wilde et al., 1990). Связь вымираний с этими явлениями возможна для конца ордовика, фран-фаменской границы, конца триаса, тогда как для остальных эпизодов массовых вымираний апвеллинг глубинных вод не мог служить пусковым механизмом. Наоборот, распространение анокисеских условий в течение отдельных интервалов в ордовике, силуре, юре и мелу не **приводило** к массовым вымираниям. Тем не менее с усилением вулканической деятельности или импактом можно связать лишь вымирания позднего девона и конца мела.

Уменьшение количества питательных веществ, в том **числе** фитопланктона, отмечается только для позднего девона, карбона - перми и конца **мела**, т.е. лишь позднедевонское и в меньшей степени позднепермское и позднемеловое вымирания могут быть объяснены этим фактором. Вероятно, более важным было изменение состава фитопланктона, который служил одним из главных источников пищи бентосных организмов, особенно сестонофагов. Так, именно изменение в составе фитопланктона, происшедшее в интервале перехода от палеозоя к мезозою, а именно замещение водорослей с тонкостенным скелетом толстостенными формами (диатомовые, **кокколитофориды**, **силикофлагеллаты**), скорее всего привело к замещению брахиопод двустворчатými моллюсками во всех зонах шельфа (Зезина, 1986, 1991).

Скорее всего в каждом отдельном случае вымирание вызывалось комплексом факторов, причем не одинаковым для разных интервалов времени; среди этих факторов могли быть и взеземные, но это нуждается в дополнительных доказательствах (Raup, 1988, 1989, 1992). Во многих случаях сочетание различных факторов приводило к общей дестабилизации условий, что и обуславливало гибель отдельных групп организмов.

Как правило, вымирания были длительными и ступенчатыми, селективными и неодновременными для разных таксонов и сообществ (Jablonski, 1985, 1989; McKinney, 1985; Kauffman, 1986; Wiedmann, 1986; Hoffman, 1986a,b, 1989a,b; S. Stanley, 1988a; **Kalvoda**, 1990; **Teichert**, 1990; Соловьев и др., 1994; Барсков и др., 1994a,b; Афанасьева, Морозова, 1995 и др.), хотя по сравнению с периодами относительной стабильности, когда преобладало фоновое вымирание, эпизоды массовых вымираний были кратковременными событиями (Newell, 1967; Raup, **Sepkoski**, 1982; Raup, 1986; McLaren, 1996).

Как было показано в разделе **II.3**, массовые вымирания на уровне высоких таксонов по степени выраженности обычно не совпадали с массовыми вымираниями семейств и родов. Не рассматривая вымираний в кембрии, можно констатировать, что только **пермско-триасовый** кризис и вымирание конца триаса были близки по интенсивности для таксонов как высокого, так и более низкого, чем отрядный, уровня. Вымирания же конца мела, на фран-фаменской границе и на границе ордовика и силура были значительно больше для таксонов ниже отрядного уровня, чем для более высоких таксонов. Создается впечатление, что массовые вымирания семейств и родов вызывались изменением условий среды в значительно большей степени, чем вымирания высоких таксонов.

На массовые вымирания при всей их значимости для эволюции **биоты** не могут считаться основным фактором этой эволюции. Они были лишь частью истории биоты, в том числе и морской. За каждым интервалом вымирания или экологического кризиса следовал этап восстановления и обновления как таксономического, так и экологического состава сообществ.

В последнее время многие исследователи обратили особое внимание на возможные причины такой цикличности и последовательность ее проявления. Были предложены различные модели развития кризисных ситуаций, особенно подробно разработанные на континентальной биоте (Жерихин, 1979; **Расницын**, 1988, 1989;

Каландадзе, Раутиан, 1993) и затем примененные ко всей биоте Земли (**Барсков** и др., 1996), а также к развитию некоторых морских групп (Афанасьева, Морозова, 1995). В частности, было показано, что в предкризисной ситуации разнообразие часто увеличивалось за счет короткоживущих узкоспециализированных форм (**Барсков**, 1995; Корчагин, 1995; **Барсков** и др., 1996 и др.), а низкое разнообразие в течение кризиса обуславливалось не только массовым вымиранием, в том числе и этих специализированных форм, но и низкой степенью появления новых таксонов (**Барсков** и др., 1994а,б, 1996; Афанасьева, Морозова, 1995). Восстановление разнообразия происходило в разные интервалы времени и для разных групп по-разному.

Обычно появление новых таксонов не происходило сразу после вымирания, а было отделено определенным промежутком времени (Алексеев, 1984; S. Stanley, 1990; и др.), в течение которого состояние **биоты** было кризисным.

Кризис, вызванный преобладанием вымирания над появлением новых таксонов, обычно начиналась сокращением таксономического разнообразия и появлением ряда специфических, часто aberrantных форм, а затем в течение основного этапа вымирания и замедления образования новых таксонов падали разнообразие и биомасса. В это время преобладали однообразного состава пионерные сообщества с неустойчивой и слабо дифференцированной трофической структурой, господствовали **зврибионтные** оппортунисты, и часто имело место появление специфических и aberrantных форм. За этим пиком кризиса начиналась начальная (пионерная) стадия новой **экосистемы**, таксономическое разнообразие на которой было еще низким, господствовали виды-оппортунисты и **генералисты**, но появлялись уже новые компоненты биоты. Эта фаза сменялась фазой высокого таксономического разнообразия вследствие появления многих новых форм, усложнения морфологии и увеличения размеров представителей ряда групп, формирования разных типов сообществ, четко приуроченных к различным зонам бассейна, и преобладания **климаксных** сообществ с устойчивыми трофическими связями. При этом этапы перестройки сообществ, как правило, были более краткими, чем интервалы существования стабильных сообществ, соответствовавшие периодам медленной филетической эволюции входящих в сообщества и **коэволюционно** связанных таксонов. Вслед за этапом зрелой (климаксной) экосистемы вновь начинался упадок многих групп и сообществ, а затем - вновь восстановление разнообразия (Раузер-Черноусова, Рейтлингер, 1976; Захаров, Сакс, 1980; Boucot, 1983; House, 1985; Алексеев, 1989; Harries, **Kauffman**, 1990; Hansen, 1990; Буко, 1995; Schubert, Bottjer, 1995; **Newmann**, Roberts, 1995).

А. Буко (Boucot, 1983; Буко, 1984) выделил в фанерозе 12 **эколого-эволюционных** подразделений, которые отвечали периодам появления, становления и сосуществования определенной группы сообществ. Каждый такой этап заканчивался вымиранием, появлением новых таксонов и формированием новой группы сообществ и соответственно этому сменялся новым **эколого-эволюционным** подразделением. Последовательность **эколого-эволюционных** единиц, по Буко, такова: I - ранний кембрий, II - средний-поздний кембрий, III - ранний ордовик, IV - средний-поздний ордовик, V - ранний лландовери-часть позднего лландовери (начало раннего силура), VI - конец позднего лландовери-фран (первая половина позднего девона), VII - фамен (вторая половина позднего девона), VIII - карбон-пермь, IX - ранний триас, X - средний-поздний триас, XI - юра и мел, XII - кайнозой. В последующей статье (Boucot, 1990) Буко, продолжая выделять эти же 12 подразделений, внес уточнения в степень резкости границ между ними согласно основным эпизодам вымирания, радиации и перестройки структуры сообществ (рис. II.6.1). Наиболее явственными рубежами по этим данным были границы раннего и среднего кембрия, раннего и среднего ордовика, ордовика и силура, франа и фамена, девона и карбона, раннего и среднего триаса, триаса и юры.

Рис. II.6.1. Фанерозойские эколого-эволюционные подразделения для сообществ ровного дна (Voicot, 1990, рис. 2)

A - главные адаптивные радиации (цифры указывают ранг, *I* - высший ранг);

C - **главные** события реорганизации сообществ (*I* - высшего ранга);

D - главные события распространения сообществ;

E - главные вымирания (*I* - высшего ранга)

Эколого-эволюционные подразделения	Временные интервалы	Главные вымирания	Главные адаптивные радиации	Главные реорганизации сообществ	«1»
	Ediacarian	E1	A1	C1	
I	LE	E1	A1	C1	
II	M-UE	E5	A3	C3	
III	LO	ES	A3	C3	
IV	M-UO	E2	A2	C2	
V	$\frac{2}{3}LS$			C3	
VI	$\frac{1}{3}LS - \frac{1}{2}UD$	E2		C4	D1
VII	$\frac{1}{2}UD$			C4	
VIII	C + P	E1	A2	C2	
IX	LTr			C4	
X	M - UTr	E3	A2	C2	
XI	J + K	E4	A2	C2	
XII	Cenozoic			C4	

Соответственно нашим данным по динамике разнообразия таксонов высокого ранга (раздел II.3, а также Невеская, 1995), следует внести некоторые изменения в схему Буко: так в кембрии можно выделить не 2, а 3 подразделения; в ордовике намечаются 2 подразделения, как и у Буко; **силурийско-пермский** интервал, на который приходятся 4 подразделения Буко (V-VIII), можно рассматривать как единый; в мезозое - кайнозое триасовый этап хорошо отчленяется от последующего единого **юрско-неогенового** этапа.

При общем согласии с существованием определенной цикличности эволюции земной **биоты** имеют место различные толкования ее причин.

Одни исследователи объясняют периодичность развития органического мира, и в частности морских организмов, периодичностью изменений земных условий, в том числе связанных и с космическими процессами (Е. Иванова, 1955, 1958; Fischer, Arthur, 1977; **Legett et al., 1981**; Hoffman, 1984a; McKinney, 1989 и др.).

Для позднепалеозойско-кайнозойского времени даже вычислена периодичность кризисов и перестроек биоты, которая определяется интервалами от 26 до 32 млн лет (**Raup, Sepkoski, 1974, 1984, 1986, 1988**; Fischer, Arthur, 1977; **Sepkoski, Raup, 1986**; Raup, 1986; Walliser, 1986; Sepkoski, 1986, 1988, 1989, 1990b; Rampino, **Stothers, 1988**) (рис. II.6.2 и II.6.3), однако наличие такой периодичности массовых вымираний принимается не всеми (Hoffman, 1985, 1986a,b, 1989a,b; **Quinn, 1987**; Voicot, 1988; **Paterson, 1989**; Benton, 1995).

Против представления о том, что основной причиной эволюции морской биоты является изменение условий среды ее **существования**, говорит и то, что самые интенсивные изменения состава таксонов высокого уровня, имевшие место в

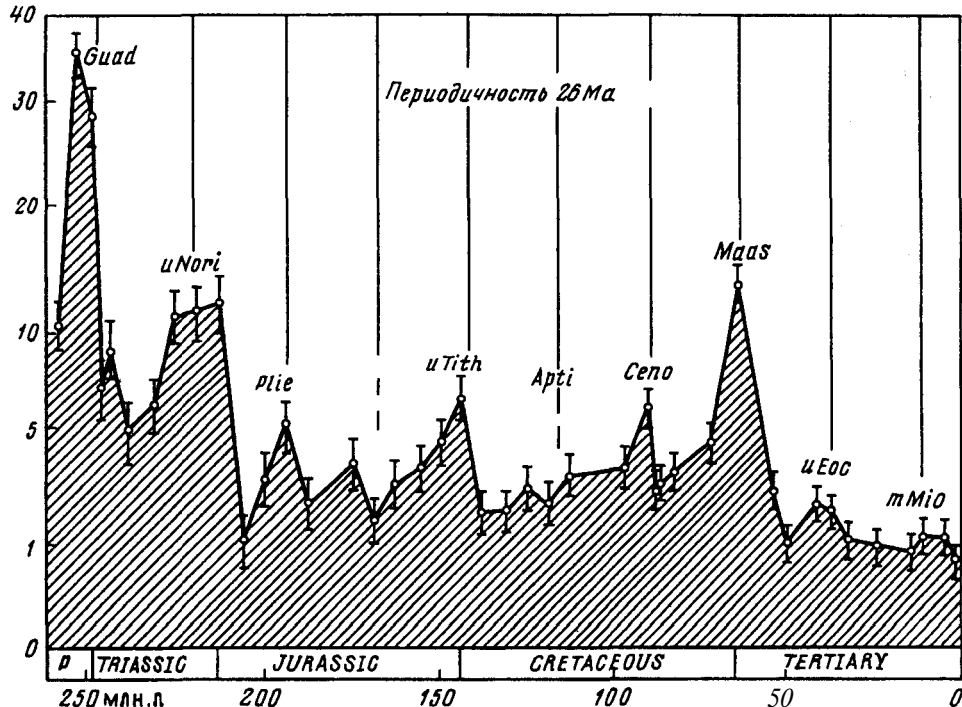


Рис. П.6.2. Процент вымирания для всех семейств морских животных (Sepkoski, 1990b, рис. 3)

Ceno - сеноман; *Guad* - гваделупский век; *Maas* - Маастрихт; *mMio* - средний миоцен; *Plie* - плинсбах; *Tith* - титон; *uEoc* - поздний эоцен; *uNori* - поздний норий или рэт

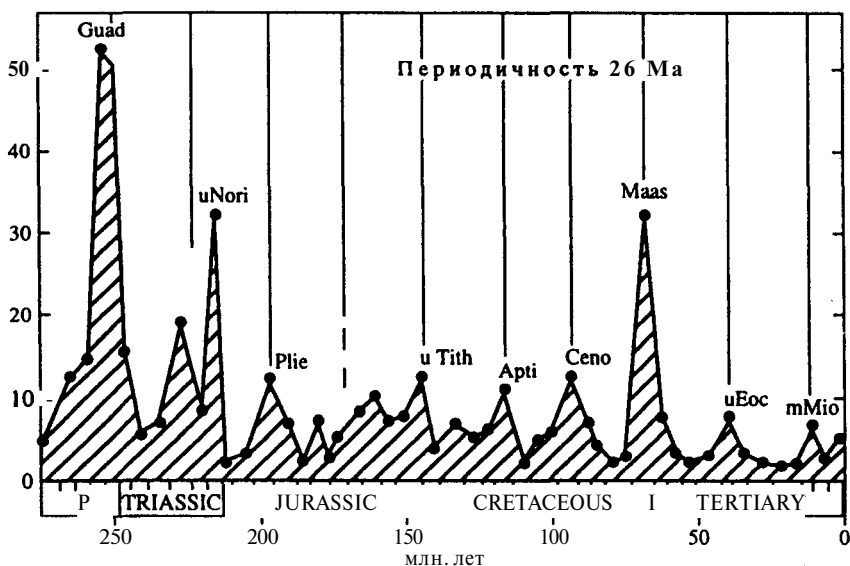


Рис. П.6.3. Процент вымирания для морских родов (Sepkoski, 1990b, рис. 4)

Apti - агг; *uTith* - поздний титон; остальные обозначения см. на рис. П.6.2

кембрии и раннем ордовике (сочетание массовых вымираний и появлений новых таксонов), не могут быть объяснены более значительными, чем в другие периоды фанерозоя, изменениями условий обитания **бентосных** организмов. Из следующих по степени значимости за кембрийско-ордовикскими событиями стоят пермско-триасовое и событие конца триаса - начала юры. Из них только первое совпадает с крупными изменениями абиотических условий. Наоборот, кризис на границе мела и палеогена, ознаменованный изменениями многих факторов среды, сказался в очень небольшой степени на составе высоких таксонов (Невесская, 1995а,б).

Альтернативное объяснение периодичности развития **биоты** исходит из того, что в ее основе лежит самоорганизация и саморазвитие самой биоты как целостной системы биологических сообществ. Согласно этим представлениям система биоценозов развивается в направлении увеличения разнообразия и усложнения структуры, но до определенного предела (когерентная эволюция, по Красилову, 1969), после которого в силу ограниченности ресурсов или невозможности их использования вследствие определенного строения организмов, **целостность** экосистемы может быть очень легко нарушена и в действительности нарушалась как за счет биотических факторов (исчезновение или появление новых таксонов и пр.), так и за счет абиотических (**Жерихин**, 1995; Красилов, 1995; Тимонин, 1995; Логвиненко, Старобогатов, 1995; **Барсков** и др., 1996). Скорее всего внутренние изменения биотической структуры лишь убыстрялись или замедлялись внешними факторами (Раузер-Черноусова, Рейтлингер, 1976; Старобогатов, 1985; Красилов, 1987; **Расницын**, 1988, 1989; Левченко, Старобогатов, 1991; А. Попов, 1991; Plotnick, **McKinney**, 1993; Пономаренко, Дмитриев, 1993, Neumann, Roberts, 1995 и др.).

Изменения уровня океана, циркуляции океанических вод, приводившие к аноксии, перемены климата, аномально длительные и интенсивные вулканические проявления, **импакты** астероидов и комет и пр. служили (но далеко не всегда) лишь "спусковым крючком" для эволюционных преобразований, которые происходили в течение кратковременного интервала быстрой некогерентной эволюции (Красилов, 1969), когда разрушалась предыдущая структура сообществ в результате массового вымирания. Реорганизация системы сообществ была обусловлена освобождением (или формированием новых) экологических ниш, что вызывало адаптивную радиацию и формирование новых сообществ.

Об определяющем значении биотических причин эволюции морской биоты свидетельствует и тот факт, что основные радиации, как правило, имели место после массовых вымираний: во второй половине раннего силура — после вымирания на границе ордовика и силура, во второй половине раннего триаса - после вымирания на границе перми и триаса, во второй половине ранней и средней юры — после кризиса конца триаса и во второй половине эоцена — после кризиса конца мела.

В целом же из приведенных данных видно, что, несмотря на то что распределение в течение фанерозоя морей и суши неоднократно менялось, талассократические периоды сменялись **геократическими**, менялись гидрологические и климатические условия, а также непрерывно менялся таксономический состав слагавших донные **шельфовые** сообщества организмов, этолого-трофическая структура бентосных сообществ в общих чертах оставалась неизменной, так как основные пищевые цепи, составленные из продуцентов, консументов и редуцентов, существовали уже в раннем палеозое, возникнув в более отдаленные времена.

- Азбель А.Я.** Влияние условий **осадконакопления** на состав комплексов **фораминифер** юры Мангышлака // Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М.: Наука, 1975. С. 230–235. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 333).
- Александрова А.Н., Прозоров Ю.И., Ясаманов Н.А.** Климатическая и флористическая зональность Средиземноморья в раннем кайнозое // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1987. № 3. С. 58–68.
- Алексеев А.С.** Количественный анализ вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 59, вып. 2. С. 87–102.
- Алексеева А.С.** Вымирание на рубеже мезозоя и кайнозоя // Природа. 1986. № 1. С. 57–60.
- Алексеев А.С.** Массовые вымирания и их место в развитии биосферы // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: **Стратиграфия** и палеонтология. М.: Наука, 1989а. С. 27–34.
- Алексеев А.С.** Глобальные биотические кризисы и массовые вымирания в **фанерозойской** истории Земли // Биотические события на основных рубежах фанерозоя. М., 1989б. С. 22–47.
- Алексеев А.С., Бадюков Д.Д., Назаров М.И.** Граница мела и палеогена и некоторые события на этом рубеже // **Импактные** кратеры на рубеже мезозоя и кайнозоя. Л., 1990. С. 8–24.
- Алексеев А.С., Горбачик Т.Н., Смирнова С.В., Брагин Н.Ю.** Возраст парамоновской свиты (**альб** Русской платформы) и глобальная трансгрессивная цикличность мела // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1996. Т. 4, № 4. С. 31–52.
- Алиев М.М., Харитонов В.М.** Систематический состав и **фациальное** распространение **остероидных, пектиноидных** и других моллюсков в **позднемеловых** бассейнах Дагестана // Изв. АН АзССР. Сер. наук о Земле. 1986. № 4. С. 3–12.
- Алиев Р.А.** Важнейшие этапы развития фауны в меловом бассейне Юго-Восточного Кавказа // Проблемы этапности развития органического мира. Л.: Наука. 1978. С. 137–147.
- Ализаде К.А., Мамедов Т.А., Бабаев Ш.А.** Об экологии моллюсковой фауны **эоценовых** отложений северо-восточных предгорий Малого Кавказа // Изв. АН АзССР. Сер. наук о Земле. 1968. № 3. С. 20–26.
- Ализаде К.А., Мамедов Т.А., Бабаев Ш.А.** Экология крупных фораминифер и моллюсков в **эоцен-олигоценую** эпоху в восточной части Малого Кавказа // **Экостратиграфия** и экологические системы геологического прошлого. Л.: Наука, 1980. С. 139–144.
- Ализаде К.А., Мамедов Т.А., Бабаев Ш.А.** Изменения палеогеографической обстановки и некоторых биоценозов (нуммулиты, моллюски) в восточной части Малого Кавказа в палеогене // Следы жизнедеятельности и динамики среды в древних биотопах: Тр. XXX сес. **Всесоюз. палеонтол. о-ва** и VII сес. Укр. **палеонтол. о-ва**. Киев, 1988. С. 164–169.
- Алиюлла Х., Азизбекова А.Р.** Распространение маастрихтских фораминифер Азербайджана и некоторые вопросы палеобиогеографии // Вопр. микропалеонтологии. 1973. Вып. 16. С. 80–88.
- Аристов В.А.** Таксономическое разнообразие и темпы эволюции конодонтов в девоне-триасе // **Экосистемные** перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. Вып. 1. С. 109–118.

- Арифовжанов М.Х.** Палеоэкология **рифтообразования** и рифолобляющих организмов келловей-оxfordского водоёма Южного и Западного Узбекистана // Литология, геохимия и палеогеография нефтегазоносных осадочных формаций Узбекистана. Ташкент: **СайГИМС**, 1972. Вып. 5. С. 298–307.
- Аркелл В.Д.** Юрские отложения земного шара. М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 804 с.
- Архипов И.В.** К палеогеографии и **палеотектонике** области Тетис // Изв. вузов. Геология и разведка. 1984. № 7. С. 17–24.
- Архипов И.В.** **Офиолиты** области **Мезотетис**: Фрагменты коры единого океана или систем глубоководных прогибов ? // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1987. Т. 62, вып. 5. С. 8–23.
- Астафьева М.М.** **Биполярность** в распределении **иноцерамоподобных** двустворчатых моллюсков в пермских акваториях // **Палентол. журн.** 1991. № 3. С. 28–34.
- Афанасьева Г.Л.** Специализация в эволюции брахиопод // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука, 1989. С. 50–55.
- Афанасьева Г.Л., Морозова И.П.** **Брахиоподы** и мшанки в кризисной ситуации на рубеже франского и фаменского веков (поздний девон) // **Экосистемные** перестройки и эволюция биосферы. М., 1995а. Вып. 2. С. 45–48.
- Афанасьева Г.Л., Морозова И.П.** Развитие позднепермского морского бентоса в предкризисной ситуации // **Там же.** 1995б. Вып. 2. С. 77–79.
- Афанасьева Г.Л., Морозова И.П., Вискова Л.А., Невеская Л.А.** Последствия пермского кризиса для различных групп **беспозвоночных** // **Там же.** 1998. Вып. 3. С. 30–37.
- Афанасьева Г.Л., Невеская Л.Л.** Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивальвий // **Там же.** 1994. Вып. 1. С. 101–108.
- Афанасьева М.С., Михайлова М.В.** Палеоэкология радиоларий доманика юга **Тимано-Печорского бассейна** // **Там же.** 1995. Вып. 2. С. 49–65.
- Бабаев Р.Г., Краснов Е.В.** О формах роста **склерактиний** в связи с условиями их обитания в юрских морях Юго-Восточного Кавказа и Горного Крыма // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Фацци и организмы. Новосибирск: Наука, 1977. С. 137–148. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 302).
- Бабаев Ш.Л.** Экология эоценовой фауны северо-восточных предгорий Малого Кавказа: **Автореф. дис.** ... канд. геол. наук. Баку, 1968.
- Бабаев Ш.А.** Основные факторы среды и их влияние на фауну **эоценовых** заливов северо-восточных предгорий Малого Кавказа // Вопросы палеонтологии и стратиграфии Азербайджана. Баку: Элм, 1984. С. 75–80.
- Багдасарян К.Г.** Развитие моллюсковой фауны чокрака Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1965. 231 с.
- Багдасарян К.Г.** Фауна моллюсков тарханского горизонта и условия ее существования. Тбилиси: Мецниереба, 1970. 151 с.
- Багдасарян К.Г.** Возможности и перспективы системно-структурного исследования биоса миоценовых морей Восточного **Паратетиса** // **Палеонтол. журн.** 1979. № 4. С. 3–13.
- Багдасарян К.Г.** Экологические системы сарматского моря // **Там же.** 1983. № 4. С. 3–12.
- Баженовский** горизонт Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1986. 216 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 649).
- Балан Т.М.** Особенности морфологии раковины и жизненные формы **поздне меловых аммоноидей** // Фауна и флора мезозоя и кайнозоя южных окраин Русской платформы. Кишинев: **Штиинца**, 1989. С. 20–33.
- Баранов В.Н.** Наблюдения по палеоэкологии позднеюрских двустворчатых моллюсков Ярославского Поволжья // Уч. зап. **Яросл. гос. пед. ин-та.** 1968. Вып. 71: Краеведческий сборник. С. 35–42.
- Бараш М.С.** Палеоэкологические аспекты **палеоокеанологической** эволюции Северной Атлантики и прилегающей области Арктического бассейна // Четвертичная палеоэкология и палеогеография северных морей. М., 1988. С. 53–67.
- Бараш М.С., Блюм Н.С., Бурмистрова И.М.** и др. Неоген-четвертичная **палеоокеанология** по микропалеонтологическим данным. М.: Наука, 1989. 285 с.

- Баренбаум А.А.* Галактическая цикличность земных катастроф // **Экосистемные перестройки и эволюция биосферы.** М., 1995. Вып. 2. С. 30–34.
- Барское И.С.* Позднесилурийский-раннедевонский экологический кризис // **Эволюция экосистем:** Тез. докл. Междунар. симпоз. Москва, 26–30 сент. 1995 г. М.: ПИН РАН, 1995. С. 13–14.
- Барское И.С., Богословская М.Ф., Журавлева Ф.А.* и др. Основные морфологические события в истории развития цефалопод в палеозое // **Стратиграфия. Геол. корреляция.** 1994а. Т. 2, № 1. С. 55–61.
- Барское И.С., Богословская М.Ф., Кузина Л.Ф.* и др. Динамика изменения родового разнообразия и экологической структуры цефалопод (кембрий-карбон) // **Экосистема перестройки и эволюция биосферы.** М.: Недра, 1994б. Вып. 1. С. 86–94.
- Барское И.С., Горюнова Р.В., Лаврентьева В.Д., Морозова И.П.* Динамика разнообразия мшанок в палеозое // **Палеонтол. журн.** 1995. № 4. С. 128–131.
- Барское И.С., Жерихин В.В., Раутиан А.С.* Проблемы эволюции биологического разнообразия // **Журн. общ. биологии.** 1996. Т. 57. № 2. С. 14–39.
- Басов В.А.* О некоторых особенностях географического распространения фораминифер в юрском периоде // **Палеобиогеография севера Евразии в мезозое.** М.: Наука, 1974. С. 63–73. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 80).
- Басов В.А.* Типы фауны **бентосных** фораминифер верхней юры и нижнего мела Северной Атлантики и их значение для палеогеографических реконструкций // **Стратиграфия и палеогеография Северной Атлантики в меловом периоде.** Л., 1980. С. 72–77.
- Басов В.А., Вахрамеев В.А., Крымголец Г.Я.* и др. Проблема перемещения материков в юрском и меловом периодах по палеобиогеографическим данным // **XXIV Междунар. геол. конгр. М.: Наука, 1972. Проблема 7: Палеонтология.** С. 104–113.
- Беленькая И.Г.* Некоторые экологические особенности комплексов моллюсков из олигоценых отложений Кызылкумов // **Узб. геол. журн.** 1974. № 5. С. 68–71.
- Белкин В.И.* Причины экологического кризиса на границе мела и кайнозоя // **Бюл. МОИП. Отд. геол.** 1989. Т. 64, вып. 4. С. 131–132.
- Белокрыс Л.С.* Новые **гастрохены** (*Bivalvia*) из эоцена Украины // **Палеонтол. журн.** 1991а. № 2. С. 9–17.
- Белокрыс Л.С.* Двустворки-трубкожилы из эоцена Украины // **Там же.** 1991б. № 4. С. 32–41.
- Белокрыс Л.С.* Сверлильщик-фоладида (*Bivalvia*) из эоцена Украины // **Там же.** 1992. № 4. С. 11–16.
- Белорусова Н.А., Богомякова Е.Д., Брадучан Ю.В.* и др. Ареалы развития берриасской фауны Западной Сибири // **Ускоренная разведка месторождений нефти и газа.** Тюмень, 1987. С. 161–164.
- Беньямовский В.Н., Волчегурский Л.Ф., Коблова Ф.П.* Материалы к изучению верхнемеловых отложений Восточного Прикаспия (север междуречья Уила и Темира) // **Вопросы палеонтологии и стратиграфии верхнего мела и неогена южных окраин Русской платформы.** Кишинев: Картя молдовеняске, 1971. С. 127–138.
- Беньямовский В.Н., Гладенков Ю.Б.* Климатические колебания и миграции планктонных комплексов фораминифер в **бореальных** морских экосистемах палеогена // **Экосистемные перестройки и эволюция биосферы.** М., 1995. Вып. 2. С. 124–138.
- Беньямовский В.Н., Конаевич Л.Ф.* Количественное распределение фораминифер и бионмия позднемелового бассейна Восточного Прикаспия // **Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны.** М.: Наука, 1975. С. 178–183. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 333).
- Беньямовский В.Н., Собецкий В.А.* Материалы к бионмии туранского бассейна юго-востока Прикаспийской впадины // **Вопросы палеонтологии и стратиграфии верхнего мела и неогена южных окраин Русской платформы.** Кишинев: Картя молдовеняске, 1971. С. 111–126.
- Берлин Т.С., Найдин Д.П., Сакс В.Н.* и др. Климаты в юрском и меловом периодах на севере СССР по **палеотемпературным** определениям // **Геология и геофизика.** 1966. № 10. С. 17–31.

- Билинкевич Г.Д.** Влияние абиотических условий на фауну **позднемелового** бассейна **Волыно-Подолья** // Палеонтология и реконструкция геологической истории **палеобассейнов**: Тр. XXIX сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. **Л.**: Наука, 1987. С. 155-162.
- Билинкевич Г.Д., Розумейко С.В.** **Фациально-экологическое** распределение фауны в верхнемеловых **отложениях** юго-западной окраины Восточно-Европейской платформы // Биостратиграфия, палеонтология осадочного чехла Украины. Киев, 1987. С. 105-108.
- Билинкевич Т.Д., Розумейко С.В.** **Ориктоценозы** фауны в **верхнеальбских** отложениях запада Украины // Геология и геохимия горючих ископаемых. 1990. № 75. С. 62-67.
- Блюм Н.С., Иванова Е.В., Оськина Н.С.** Реконструкция климатической зональности плиоцена (по **нанопланктонным** фораминиферам) // Климаты Земли в геологическом прошлом. **М.**: Наука, 1987. С. 125-140.
- Блюм Н.С., Иванова Е.В., Оськина Н.С.** Климатическая зональность Атлантического, Индийского, Тихого океанов в среднем и позднем миоцене // Докл. АН СССР. 1988. Т. 301, № 5. С. 1167-1170.
- Блюм Н.С., Соколова Е.А.** Климатическая зональность Тихого океана в миоцене по данным анализа комплексов планктонных фораминифер // Бюл. **МОИП**. Отд. геол. 1987. Т. 62, вып. 6. С. 116-130.
- Бобринская О.Г., Волошина М.И., Конькова Н.И.** О фациях и фауне зоны тортонских биогермов северо-западной **Молдавии** // Тез. докл. IV Палеоэкол. сес., посвящ. ископаемым **рифогенным** образованиям Крыма и Молдавии. Кишинев: Карта молдовеняске, 1966. С. 21-25.
- Бобринская О.Г., Конькова Н.И.** Микрофауна позднего тортона Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1972. 107 с.
- Бойко Н.И., Голубова Н.В.** Роль биогенного фактора в образовании мезозойских карбонатных формаций Северного Кавказа // Геология морей и океанов: Тез. докл. VII Всесоюз. школы мор. геологии. **М.**, 1986. Т. 1. С. 29.
- Большакова Л.Н.** О современных аналогах **строматопоридей** // Фауна и экосистемы геологического прошлого. **М.**, 1993. С. 70-75.
- Большакова Л.Н., Геккер М.Р., Горюнова Р.В.** и др. Палеозойские коралловые рифы в России // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994а. Т. 2, № 1.
- Большакова Л.Н., Геккер М.Р., Ивановский А.Б.** и др. Эволюция рифовых экосистем в палеозое // **Экосистемные** перестройки и эволюция биосферы. **М.**: Недра, 1994б. Вып. 1. С. 79-85.
- Ботвиник П.В.** Об условиях обитания фораминифер в позднемеловом бассейне северо-восточного Кавказа // Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. **М.**: Наука. С. 183-187. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 333).
- Брадучан Ю.В., Захаров В.А., Месежников М.С.** Стратиграфия и условия образования **бутиминозных** отложений верхней юры - неокома европейской части СССР и Западной Сибири // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Стратиграфия и палеонтология. **М.**: Наука, 1989. С. 108-115.
- Бугрова И.Ю.** Зональность в биогермном горизонте берриаса-валанжина Большого Балхана // Современные и древние рифовые системы: Тез. докл. VI симпоз. по ископаемым квидариям и рифам. Владивосток, 1987. С. 20-21.
- Бугрова И.Ю., Верба Ю.Л., Преображенский М.Б., Прозоровский Е.А.** Нижнемеловой рифовый комплекс Большого **Балхана** // Геологическое строение Туркменистана. Ашхабад: **Ылым**, 1987. С. 79-104.
- Бугрова И.Ю., Преображенский М.Б., Прозоровский В.А.** Нижнемеловые рифовые комплексы западной Туркмении // **Вестн. ЛГУ.** Геология. География. 1995. Т. 7, вып. 1, С. 22-30.
- Бугрова И.Ю., Преображенский М.Б., Прозоровский В.А.** Закономерности развития раннемеловой (доаптской) **биоты Балхано-Копетдагского** бассейна седиментации // Экосистемные перестройки и эволюция: Тез. докл. XXXVII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва, Ленинград, 28 янв. - 1 февр. 1991 г. С. 16-17.

Будыко М.И., Ронов А.Б., Яншин А.Л. История атмосферы. Л.: Гидрометеозиздат, 1985. 207 с.

Буко А.Д. Эволюция и темпы вымирания. М.: Мир, 1979. 318 с.

Буко А.Д. Особенности эволюции сообществ в фанерозое // XXVII **Междунар. геол. конгр.:** Докл. сов. геологов. М., 1984. Т. 2: Палеонтология. С. 15–18.

Буко А.Д. Эволюция сообществ // Эволюция экосистем: Тез. докл. Междунар. симпоз., Москва, 26–30 сент. 1995 г. М., 1995. С. 22–23.

Буриш И.В., Жарникова Н.К. Палеобиогеографическое районирование бассейна Тихого океана в триасовое время // Эволюция органического мира Тихоокеанского пояса. Владивосток, 1977. С. 89–113.

Быкова Н.К. Материалы к палеоэкологии фораминифер **алайского** и **туркестанского** ярусов палеогена Ферганской долины // Микрофауна СССР. 1959. Сб. 10. С. 544–597. (Тр. Всесоюз. нефт. н.-и. геол.-развед. ин-та; Вып. 136).

Вайц Э.Я. Газовый режим и гидродинамика **баженовского** моря по данным палеоэкологии // Геохимические и гидрогеологические предпосылки поисков нефти и газа в Сибири. Новосибирск, 1983. С. 27–33.

Варламова С.В. Палеобиогеография **раннемелового** бассейна Северо-Восточного Кавказа в связи с изучением ориктоценозов фораминифер // Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М.: Наука, 1975. С. 219–224. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 333).

Вахрамеев В.А. Основные черты фитогеографии земного шара в юрское и **раннемеловое** время // Палеонтол. журн. 1975. № 2. С. 123–133.

Вахрамеев В.А. Климаты Северного полушария в меловом периоде и данные палеоботаники // Там же. 1978. № 2. С. 3–17.

Вахрамеев В.А., Крымгольц Г.Я., Месежников М.С. и др. К методике составления палеобиогеографических карт // Проблемы палеозоогеографии мезозоя Сибири. М.: Наука, 1972. С. 19–33. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 111).

Вейс О.Б. Миоценовые мшанки Северного Кавказа и Крыма. М.: Наука, 1988. 101 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 232).

Величко А.А. Структура термических изменений **палеоклиматов мезо-кайнозоя** по материалам изучения Восточной Европы // Климаты Земли в геологическом прошлом. М.: Наука, 1987. С. 5–43.

Вербицкий М.Я. Численная реконструкция климатов поздних палеозоя и мезозоя // Докл. АН СССР. 1987. Т. 293, № 1. С. 210–214.

Верещагин В.Н., Халилов А.Г.Ю. Особенности расселения **ауцеллин** в **раннемеловых** морях // Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм. Магадан: Магадан. кн. изд-во, 1981. С. 147–148.

Вето В.И., Ренжина Е.Л. О **рифогенных** верхнеюрских известняках, вскрытых скважинами на месторождении Уртабулак // Геология и перспективность **нефтегазоносности** Средней Азии. Л., 1970. С. 14–21. (Тр. ВНИГНИ; Вып. 95).

Вигман Е.П., Свеишников В.А. Эколого-морфологическая систематика **иглокожих** // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн, 1989. С. 24–33.

Вискова Л.А. Морские постпалеозойские мшанки. М.: Наука, 1992. 186 с. (Тр. ПИН РАН; Т. 250).

Вискова Л.А. Динамика родового разнообразия мшанок (классы Stenolaemata и **Eurystomata**) в интервале **триасные** // **Экосистемные** перестройки и эволюция биосферы. М., 1995. Вып. 2. С. 80–83.

Вискова Л.А., Морозова И.П. Эволюционные преобразования морских мшанок и кризисные ситуации фанерозоя // Палеонтол. журн. 1993. № 3. С. 49–54.

Волюшина М.И. Позднеюртюрские двустворчатые моллюски Молдавии и условия их существования. Кишинев: Штиинца, 1973. 207 с.

Волюшинова Н.А., Леоненко Л.С. Палеобиогеографическая и палеоэкологическая характеристика неогеновых фораминифер о. Сахалин // Вопросы **палеобиографии**. Уфа, 1978. С. 126–132.

- Воробьев В.П.* Бентос Азовского моря. Симферополь: **Крымиздат**, 1949. 193 с. (Тр. Азово-Черномор. НИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии; Вып. 13).
- Гаврилишин В.И.* Фауна прибрежной зоны **сеноманского** моря на западном склоне Украинского щита // **Палеонтол.** сб. 1969. № 1. Вып. 2. С. 97-99.
- Гаврилишин В.И.* Палеоэкологическая характеристика некоторых фаций Маастрихта Львовской мульды // **Ископаемая фауна и флора Украины: Материалы III сес. Укр. палеонтол. о-ва.** Киев, 1983.
- Гаврилов Ю.О., Копачевич Л.Ф.* О геохимических, биогеохимических и биотических следствиях **эвстатических** колебаний // **Стратиграфия. Геол. корреляция.** 1996. Т. 4, № 4. С. 3-14.
- Гамзиев Г.Л., Бирюкова Л.Н.* Об экологии **сантон-кампанских** брахиопод восточной части Малого Кавказа // **Докл. АН АзССР.** 1987. Т. 43, № 4. С. 53-57.
- Геккер Р.Ф.* Рифовые образования и вопросы палеоэкологии // **Ископаемые рифы и методики их изучения.** Свердловск, 1968. С. 18-26.
- Геккер Р.Ф., Амитров О.В., Соловьев А.Н.* О скалистом берегу Ферганского палеогенового залива // **Бюл. МОИП. Отд. геол.** 1962. Т. 37, вып. 6. С. 122.
- Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н.* Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии: (Его история, осадки, фауна, флора, условия их обитания и развитие). Кн. 1, 2. **М.:** Изд-во АН СССР, 1962. Кн. 1. 336 с.; Кн. 2. С. 332 с.
- Геккер Р.Ф., Успенская Е.Л.* Об индикаторном значении сглаженных поверхностей известняков, иссверленных **камнеточцами** // **Организм и среда в геологическом прошлом.** **М.:** Наука, 1966. С. 246-254.
- Гладенков Ю.Б.* Сравнительная биоценология и трофическая зональность в стратиграфии палеогеновых и неогеновых отложений Камчатки // **Биостратиграфия, фауна и флора кайнозоя северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса.** **М.:** Наука, 1969. С. 149-153.
- Гладенков Ю.Б.* Неоген Камчатки: (Вопросы биостратиграфии и палеонтологии). **М.:** Наука, 1972. 252 с. (Тр. **ГИН АН СССР**; Вып. 214).
- Гладенков Ю.Б.* Морской верхний кайнозой северных районов. **М.:** Наука, 1978. 194 с. (Тр. **ГИН АН СССР**; Вып. 313).
- Гладенков Ю.Б.* Комплексы моллюсков и климатические колебания в неогене Северной Пацифики // **Моллюски: Результаты и перспективы их исследования: VIII Всесоюз. совещ. по изуч. моллюсков, Ленинград, апрель, 1987: Автореф. докл. Л., 1987.** С. 101-102.
- Гладенков Ю.Б.* Миграции морских палеобиологических сообществ: причины и следствия // **Экосистемные перестройки и эволюция биосферы.** **М.,** 1995. Вып. 2. С. 129-132.
- Гольберт А.В.* Эволюция климата Сибири в мезозое и кайнозое и причины его изменений // Новые данные по стратиграфии и палеогеографии нефтегазоносного бассейна Сибири. Новосибирск: **СНИИГиМС**, 1983. С. 25-32.
- Гольберт А.В., Дагис А.С., Могучее Н.К., Красноя ЛЯ.* Климат Сибири в позднем триасе // **Актуальные вопросы региональной геологии Сибири.** Новосибирск, 1978. С. 138-152. (Тр. **СНИИГиМС**; Вып. 258).
- Гольберт А.В., Маркова Л.Г., Полякова ИД.* и др. **Палеоландшафты** Западной Сибири в юре, мелу и палеогене. **М.:** Наука, 1968. 150 с.
- Гончарова И.А.* Двустворчатые моллюски тарханского и чокракского бассейнов. **М.:** Наука, 1989. 200 с. (Тр. **ПИН АН СССР**; Т. 234).
- Горбач Л.П.* **Мшанковый биостром** конца мелового периода в Крыму // **Тез. докл. IV палеоэкол. сес., посвящ. ископаемым рифогенным образованиям Крыма и Молдавии.** Кишинев: **Картя** молдовяenske, 1966. С. 13.
- Густомесов В.Л.* О доюрских корнях **белемнитид** и эволюционных изменениях белемнитидей на рубеже триаса и юры // **Палеонтол. журн.** 1978. № 3. С. 3-13.
- Давиташвили Л.Ш.* К истории и экологии моллюсковой фауны морских бассейнов нижнего плиоцена (мэотис - нижний понт) // **Проблемы палеонтологии.** **М.:** Изд-во МГУ, 1937. Вып. 2/3. С. 565-581.

- Дагис А.А.* Палеобиогеографическое районирование позднего плинсбаха и тоара по аммонитам // Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Новосибирск: Наука, 1974. С. 22-33. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 80).
- Дагис А.С.* Юрские и раннемеловые брахиоподы севера Сибири. М.: Наука, 1968. 167 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 41).
- Дагис А.С.* Основные закономерности географической дифференциации триасовых брахиопод // Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Новосибирск: Наука, 1974. С. 7-22. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 80).
- Дагис А.С.* Основные черты биогеографии морей триаса // XXV Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов: Палеонтология и морская геология. М.: Наука, 1976. С. 109-119.
- Дагис А.С., Дагис А.А.* Основные биособытия и географическая дифференциация раннетриасовых конодонтов // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука, 1989. С. 69-77.
- Дагис А.С., Шевырев А.А.* Зоогеография триасовых морей // Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм. Магадан, 1981. С. 113-119.
- Джалилов М.Р.* Трансгрессии и видовое разнообразие донных сообществ позднемеловых бассейнов юго-востока Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1988. Т. 63, вып. 5. С. 77-83.
- Джалилов М.Р., Бабков К.В., Бельский В.А.* Фация и "каменное дно" в верхнемеловых отложениях Таджикской депрессии // Докл. АН ТаджССР. 1973. Т. 16, № 8. С. 61-64.
- Джалилов М.Р., Хакимов Ф.Х., Гольтман Э.В.* Палеозоогеографические аспекты распространения верхнемеловых моллюсков и радиоларий в пределах юго-востока Средней Азии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1975. № 9. С.66-71.
- Дидковский В.Я., Зернецкий Б.Ф., Зосимович В.Ю.* и др. Некоторые вопросы палеографии и палеобиономии палеогеновых и неогеновых бассейнов территории Украины // Экология беспозвоночных третичных морей Украины. Киев: Наук. думка, 1971. С. 5-45.
- Дистанов У.Г.* Биогеохимические циклы осадочного кремнезема в истории мезозоя-кайнозоя // Роль биогеохимических исследований в расширении минерально-сырьевой базы СССР. Л., 1986. С. 43-50.
- Дмитриев А.В.* Устрицы туркменского палеогенового моря и условия их обитания // Геология и нефтегазоносность Туркменистана. Ашхабад, 1989. С. 229-235.
- Дмитриев В.Ю.* О диверсификации морских животных фанерозоя // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука, 1989. С. 6-13.
- Добрускина И.А.* Граница перми и триаса // Границы геологических систем. М.: Наука, 1976а. С. 145-167.
- Добрускина И.А.* Граница триаса и юры // Там же. 1976б. С. 167-185.
- Дронов В.И., Мельникова Г.К.* Триасовые рифы Юго-Восточного Памира // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 156-161.
- Друщиц В.В., Вахрамеев В.А.* Граница юры и мела // Границы геологических систем. М.: Наука, 1976. С. 185-224.
- Друщиц В.В., Смирнова Т.Н.* Биогеография позднего мела // Биогеография мезозоя. М.: ВИНТИ, 1979. С. 59-86. (Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология; Т. 9).
- Дыкань К.В.* Верхнеюрские двустворчатые моллюски северо-западных окраин Донбасса и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Киев, 1987а. 16 с.
- Дыкань К.В.* О температурных условиях образования позднеюрских оолитовых известняков северо-западных окраин Донбасса // Биостратиграфия, палеонтология осадочного чехла Украины. Киев: Наук. думка, 1987. С. 73-77.
- Дыкань К.В.* Аномалодесматы верхней юры Днепровско-Донецкой впадины. Киев, 1989. 46 с. (Препр. / Ин-т геол. наук. АН УССР; № 18).
- Дыкань К.В.* Палеогеография северо-западных окраин Донбасса в оксфордское время по данным фауны двустворчатых моллюсков // Литология осадочного чехла УССР: (Палеогеогр. аспекты): Материалы IV Респ. литол. совещ., Керчь, 29 сент. - 2 окт. 1987 г. Киев, 1991. С. 268-273.

- Дядин В.П.* Некоторые закономерности размещения фауны в зависимости от условий байос-батского моря территории Курских магнитных аномалий // Вопросы палеогеографического районирования в свете данных палеонтологии. М.: Недра, 1967. С. 89-92.
- Ефимова Н.А.* Верхнетриасовые **рифогенные** отложения Северного Кавказа и их микрофауны // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 166-171.
- Жарков М.А.* Этапы грандиозного накопления эвапоритов и проблема изменения солености вод Мирового океана в фанерозое // Проблемы эволюции геологических процессов. Новосибирск: Наука, 1981. С. 110-121. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 517).
- Жарков М.А.* **Эвапоритовый** седиментогенез в истории Земли // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Седименто- и литогенез. М.: Наука, 1989а. С. 59-68.
- Жарков М.А.* Мезозойские глобальные пояса эвапоритовой седиментации // Геология и геофизика. 1989б. № 6. С. 23-32.
- Жарков М.А., Мурдмаа И.О., Флаштова Н.И.* Палеогеография середины мелового периода // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 3. С. 15-41.
- Жерихин В.В.* Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. М., 1979. С. 113-132.
- Жерихин В.В.* На пути к общей теории эволюции сообществ // Эволюция экосистем: Тез. докл. Междунар. симпоз., Москва, 26-30 сент. 1995 г. М.: ПИН РАН, 1995. С. 46.
- Жидкова Л.С., Кузина И.Н., Попова Л.А.* **Биофациальные** особенности **позднемиоценового** и **плиоценового** бассейнов северо-восточного Сахалина // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1968. Т. 43, вып. 3. С. 38-54.
- Жидкова Л.С., Мишаков Г.С., Неверова Т.И.* и др. Биофациальные особенности мезокайнозойских бассейнов Сахалина и Курильских островов. Новосибирск: Наука, 1974. 251 с.
- Журавлев А.Ю.* Экологические гильдии в кембрийском бентосе // Эволюция экосистем: Тез. докл. Междунар. симпоз., Москва, 26-30 сент. 1995 г. М.: ПИН РАН, 1995. С. 48-49.
- Журавлева И.Т.* Раннекембрийские **фациальные** комплексы археоциат (р. Лена, среднее течение) // Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. М.: Наука, 1972. С. 31-109.
- Журавлева И.Т., Волкова К.Н.* Позднесарматский атолл Казантипского полуострова: Геология и история развития // Современные и древние рифовые системы: Тез. докл. VI симпоз. по ископаемым книдариям и рифам. Владивосток, 1987. С. 30-31.
- Журавлева И.Т., Волкова К.Н., Бондарев В.И.* Казантипский атолл и история его развития (Керченский п-ов) // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Аспекты эволюции организмов и среды. Новосибирск: Наука, 1990. С. 112-128. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 764).
- Журавлева И.Т., Лучинина В.А.* Водоросли и органогенные постройки // Среда и жизнь в геологическом прошлом: (Фации и организмы). Новосибирск: Наука, 1977. С. 103-113. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 302).
- Журавлева И.Т., Лучинина В.А., Мешкова Н.П.* и др. Экология населения раннекембрийского бассейна Сибирской платформы (на примере Атдабанского рифоида) // Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. М.: Наука, 1983. С. 33-43.
- Журавлева И.Т., Мешкова Н.П., Лучинина В.А., Кашина Л.Н.* Биофации Анабарского моря в позднем докембрии и раннем кембрии // Среда и жизнь в геологическом прошлом: **Палеоландшафты** и биофации. Новосибирск, 1982. С. 74-103. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 510).
- Журавлева И.Т., Мешкова Н.П., Лучинина В.А., Пельман Ю.Л.* Этапность в развитии органического мира в начале фанерозоя // Биостратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. С. 3-24. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 406).
- Журавлева И.Т., Мешкова Н.П., Пельман Ю.Л.* Основные **экотипы** в составе населения раннекембрийского моря Сибирской платформы (Сахайская органогенная полоса) // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1986. Вып. 659. С. 174-187.

- Журавлева И.Т., Мягкова Е.М.* Низшие многоклеточные фанерозоя. М.: Наука, 1987. 221 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 695).
- Задорожная Н.М.* К эволюции рифообразования в истории Земли // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Седименто- и литогенез. М.: Наука, 1989. С. 74–81.
- Занин Ю.Н.* О климатических аспектах эволюции фосфатонакопления в фанерозое // Проблемы эволюции геологических процессов. Новосибирск: Наука, 1981. С. 186–199. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 517).
- Захаров В.А.* Беспозвоночные, прижизненно захороненные в **валанжинских** песках Хатангской впадины // Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966а. С. 31–54.
- Захаров В.А.* Позднеюрские и **раннемеловые** двустворчатые моллюски Севера Сибири и условия их существования: (Отряд Anisomyaria). М.: Наука, 1966б. 189 с.
- Захаров В.А.* Изменение комплексов видов двустворчатых моллюсков на границе юрского и мелового периодов в **бореальной** и арктической **зоогеографических** областях // Мезозойские морские фауны Севера и Дальнего Востока СССР и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1968. С. 90–101.
- Захаров В.А.* Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски Севера Сибири. Ч. 2. Сем. **Astartidae**. М.: Наука, 1970. 143 с.
- Захаров В.А.* **Бухиды** и биостратиграфия бореальной верхней юры и неокома. М.: Наука, 1981. 271 с.
- Захаров В.А.* Результаты комплексных **литолого-палеоэкологических** исследований юрских и нижнемеловых отложений на севере Сибири // Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. М.: Наука, 1983. С. 129–143. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 194).
- Захаров В.А.* Позднеюрские **бентосные** сообщества севера Сибири // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 5. С. 86–91.
- Захаров В.А., Бейзель А.Л., Бетехтина О.А.* и др. Основные биотические события в фанерозое Сибири // Проблемы **доантропогенной** эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 25–54.
- Захаров В.А., Бейзель А.Л., Богомолов Ю.И.* и др. **Этапность** и периодичность в эволюции морских экосистем **бореального** мезозоя // **Экосистемные** перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. Вып. 1. С. 138–151.
- Захаров В.А., Бейзель А.Л., Ильина В.И.* и др. Основные черты эволюции мезозойской морской экосистемы Арктики // Экология экосистем: Тез. докл. Междунар. симпоз., Москва, 26–30 сент. 1995 г. М., 1995. С. 50.
- Захаров В.А., Ланухов А.С.* Иридиевые аномалии: Всегда ли они свидетельствуют об **импактных** перестройках биосферы Земли? // Экосистемные перестройки и эволюция: Тез. докл. XXXVII сес. **Всесоюз. палеонтол.** о-ва, Ленинград, 28 янв. – 1 февр. 1991 г. Л., 1991. С. 33–34.
- Захаров В.А., Месежников М.С.* Волжский ярус Приполярного Урала. Новосибирск: Наука, 1974. 216 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 196).
- Захаров В.А., Радостев И.М.* Соленость раннемелового моря на севере Сибири по палеобиогеохимическим данным // Геология и геофизика. 1975. № 2. С. 37–43.
- Захаров В.А., Сакс В.Н.* Палеоэкология арктического бассейна в юре и неокоме // Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980. С. 125–132.
- Захаров В.А., Сакс В.Н.* Баженовское (волжско-берриасское) море Западной Сибири // Палеогеография и биостратиграфия юры и мела Сибири. М.: Наука, 1983. С. 5–32. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 528).
- Захаров В.А., Турбина А.С.* Раннеэокомские **иноцерамиды** Северной Сибири и их роль в донных сообществах // Условия существования мезозойских морских **бореальных** фаун. Новосибирск: Наука, 1979. С. 23–36. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 411).
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н.* Биогеография, фауны и стратиграфия средней юры Советской Арктики (по двустворчатым моллюскам). Новосибирск: Наука, 1978. 340 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 352).
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н.* Юрское море на севере Средней Сибири (по данным анализа сообществ двустворчатых моллюсков) // Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979. С. 56–82. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 411).

- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н.* Экосистемы юрского и раннемелового бассейнов на севере Сибири // XXVII Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов, М.: Наука, 1984. Т. 2: Палеонтология. С. 30–37.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н.* Метод реконструкции рельефа дна и глубин морских палеобассейнов на основе анализа катен бентоса // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1985. Вып. 628. С. 97–107.
- Захаров В.А., Юдовный Е.Г.* Условия осадконакопления и существование фауны в раннемеловом море Хатангской впадины // Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Новосибирск: Наука, 1974. С. 127–174. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 80).
- Захаров Ю.Д.* Особенности географической дифференциации морских беспозвоночных раннего триаса // Эволюция органического мира тихоокеанского пояса. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 63–88.
- Захаров Ю.Д.* Раннетриасовые амmonoидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.
- Захаров Ю.Д., Найдин Д.П., Тейс Р.В.* Изотопный состав кислорода раковин раннетриасовых головоногих Арктической Сибири и соленость бореальных бассейнов в начале мезозоя // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1975. № 4. С. 101–113.
- Зезина О.Н.* Донные беспозвоночные в биологическом фильтре морей и океанов // Питание морских беспозвоночных в естественных условиях. М., 1986. С. 22–26.
- Зезина О.Н.* О значении температуры и условий питания в историческом развитии морской биоты // Важнейшие биотические события в истории Земли. Таллинн, 1991. С. 41–47.
- Зелинская В.А.* Условия существования и распространения брахиопод в палеогеновых морях Украины // Экология беспозвоночных третичных морей Украины. Киев: Наук. думка, 1971. С. 59–73.
- Зенкевич Л.А.* Биологическая структура океана // Зоол. журн. 1948. Т. 27, № 2. С. 113–124.
- Зернецкий Б.Ф.* Условия существования нуммулитов эоценовых морей юга Украины // Экология беспозвоночных третичных морей Украины. Киев: Наук. думка, 1971. С. 73–86.
- Зернов С.А.* Общая гидробиология. 2-е изд. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 588 с.
- Зилитинкевич С.С., Квасов Д.Д., Монин А.С.* Циркуляция океана в прошлом // Природа. 1976. № 11. С. 44–50.
- Зоненшайн Л.П., Деркур Ж., Казьмин ВТ.* и др. Эволюция Тетиса // История океана Тетис. М., 1987. С. 104–115.
- Зоненшайн Л.П., Кузьмин М.И., Кононов М.В.* Абсолютные реконструкции положения континентов в палеозое и раннем мезозое // Геотектоника. 1987а. № 3. С. 16–27.
- Зоненшайн Л.П., Кузьмин М.И., Натанов Л.М.* Фанерозойские реконструкции территории СССР // Там же. 1987б. № 6. С. 3–19.
- Зоненшайн Л.П., Савостин Л.А., Седов П.* Глобальные палеогеодинамические реконструкции для последних 160 млн лет // Там же. 1984. № 3. С. 3–16.
- Зосимович В.Ю.* Условия существования моллюсков олигоценовых бассейнов северной Украины // Экология беспозвоночных третичных морей Украины. Киев: Наук. думка, 1971. С. 86–94.
- Зубаков В.Л.* Глобальные климатические события неогена. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 223 с.
- Иванова Е.А.* К вопросу о связи этапов эволюции органического мира с этапами эволюции земной коры // Докл. АН СССР. 1955. Т. 105, № 1. С. 154–157.
- Иванова Е.А.* Развитие фауны в связи с условиями существования. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Кн. 3. 303 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 69).
- Иванова Е.В., Оськина Н.С., Блюм Н.С.* Климатическая зональность Атлантического, Индийского и Тихого океанов в раннем миоцене // Докл. АН СССР. 1986. Т. 288, № 5. С. 1185–1188.
- Ильин А.В.* Некоторые черты эволюции фосфогенеза // Эволюция геологических процессов: Докл. сов. геологов на XXVIII Междунар. геол. конгр. М., 1989. С. 218–227.
- Ильин В.Д., Вето В.И., Буялов Н.И.* Верхнеюрские рифовые комплексы Западного и Южного Узбекистана // Нефтегазовая геология и геофизика. 1974. № 1. С. 19–23.

- Ионин А.С., Юркевич М.Г., Чинь Фун.* Процессы морфолиитогенеза на континентальных шельфах гумидной тропической зоны океана // Геология и геоморфология шельфов и материковых склонов. М., 1985. С. 21-34.
- Йолкичев Н.* Бивальвии пробивачи в кампанските и мастрихтеките седименти между селата Дебово и Муселиево, Плевенско // Годишн. Софийск. ун-т. 1977/1978. Т. 70, кн. 1. С. 87-92.
- Казаков А.М., Дагис А.С., Курушин Н.И.* Основные черты палеогеографии триаса севера Средней Сибири // Геология и нефтегазоносность Енисей-Хатангского бассейна. М.: Наука, 1982. С. 54-75.
- Казакова В.П.* Стратиграфия и фауна пластинчатожаберных моллюсков среднемиоценовых отложений Ополя // Материалы по биостратиграфии западных областей УССР. М.: Госгеолтехиздат, 1952. С. 171-263 (Тр. МГРИ; Т. 27).
- Казахашвили Ж.Р.* К изучению основных моллюсковых комплексов нижнеолигоценых отложений Ахалцихской депрессии // Сообщ. АН ГССР. 1965а. Т. 40, № 2. С. 387-391.
- Казахашвили Ж.Р.* Условия существования раннеолигоценых моллюсков Ахалцихской депрессии // Там же. 1965б. Т. 39, № 2. С. 379-382.
- Казахашвили Ж.Р.* Раннеолигоценые моллюски Ахалцихской депрессии и условия их существования. Тбилиси: Мецниереба, 1969. 116 с.
- Казахашвили Ж.Р.* О палеобиоценозах соленовского горизонта Ахалцихской депрессии // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1979. Т. 5, № 6. С. 536-542.
- Казахашвили Ж.Р.* К вопросу о формировании моллюсковых биоценозов соленовского века // Сообщ. АН ГССР. 1983. Т. 109, № 2. С. 429-432.
- Казахашвили Ж.Р.* Палеобиологическая история моллюсковой фауны соленовского горизонта Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1984. 104 с.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С.* Симптоматика экологических кризисов // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1, № 5. С. 3-8.
- Каплан М.Е.* Кальцитовые псевдоморфозы в юрских и нижнемеловых отложениях севера Восточной Сибири // Геология и геофизика. 1978. № 12. С. 62-70.
- Каплан М.Е., Юдовный Е.Г., Захаров В.А.* и др. Условия накопления морских отложений полуострова Пакса, переходных между юрой и мелом (Анабарский залив) // Докл. АН СССР. 1973. Т. 209, № 3. С. 691-694.
- Кипарисова Л.Д., Бычков Ю.М., Полуботко И.В.* Позднетриасовые двустворчатые моллюски // Северо-Востока СССР. Магадан, 1966. 323 с.
- Кипарисова Л.Д., Окунева Т.М.* Палеогеография и палеозоогеографическое районирование арктических и прилегающих к Тихому океану областей в триасовый период // Тез. докл. XVII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва, 1971 г. Л.: Недра, 1971. С. 35-36.
- Киприянова Ф.В., Белоусова Н.А., Богомякова Е.Д., Рылькова Г.Е.* Ареалы готеривских фораминиферовых биот Западной Сибири по морфотипам // Перспективы поисков нефти и газа в Западной Сибири. Тюмень, 1986. С. 10-18.
- Киприянова Ф.В., Белоусова Н.А., Богомякова Е.Д., Рылькова П.Е.* Значение фораминифер в познании фациальной природы готеривских отложений Западной Сибири // Палеонтология и реконструкция геологической истории палеобассейнов. Л.: Наука, 1987а. С. 137-143.
- Киприянова Ф.В., Белоусова Н.А., Богомякова Е.Д., Рылькова Г.Е.* Модель батиметрии готеривского морского бассейна Западной Сибири по фораминиферам // Биостратиграфия мезозоя Западной Сибири. Тюмень, 1987б. С. 95-106.
- Киприянова Ф.В., Белоусова Н.А., Богомякова Е.Д.* и др. К вопросу экологии мезозойских фораминифер Западно-Сибирской равнины // Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М.: Наука, 1975. С. 157-165. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 333).
- Киприянова Ф.В., Комиссаренко В.К., Тылкина К.Ф.* Батиметрия средневоложского бассейна Западной Сибири // Проблемы нефти и газа Тюмени. Тюмень, 1979. С. 8-11. (Тр. Зап.-Сиб. НИГНИ. Н.С.; Вып. 43).
- Кликушин В.Г.* О систематическом составе и образе жизни мезозойских криноидей севера Сибири // Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979. С. 37-55. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 411).

- Кликушин В.Г.** О триасовых и раннеюрских криноидеях Крыма // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1988. Т. 63, вып. 6. С. 71-79.
- Козлова Г.Э.** Распространение радиолярий в баженовской свите Западной Сибири // Палео-биогеография и биостратиграфия юры и мела Сибири. М.: Наука, 1983. С. 47-55. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 528).
- Комиссаренко В.К., Тылкина К.Ф.** Распределение средневожских палеоценозов в Западно-Сибирском бассейне // Экология юрской и меловой фаун Западно-Сибирской равнины. Тюмень, 1981а. С. 30-36. (Тр. Зап.-Сиб. н.-и. геол.-развед. нефт. ин-та; Вып. 163).
- Комиссаренко В.К., Тылкина К.Ф.** Условия обитания юрских атаксофрагмиид и текстуряриид // Там же. 1981б. С. 23-29. (Тр. Зап.-Сиб. н.-и. геол.-развед. нефт. ин-та; Вып. 163).
- Коненкова И.Д.** Значение мелких фораминифер для палеоэкологии датских и палеоценовых бассейнов Северного Причерноморья // Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М.: Наука, 1975. С. 144-152. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 333).
- Коновалова И.В.** Палеоценозы двустворок нижней и средней юры юга Приморья и некоторые вопросы палеоэкологии ряда *Mytilocofamus* // Биостратиграфия юга Дальнего Востока (фанерозой). Владивосток, 1978. С. 46-47.
- Конюхов А.И.** Эволюция карбоната накопления на материковых окраинах в мезозое и кайнозое // Эволюция карбоната накопления в истории Земли. М., 1988. С. 72-95.
- Корень Т.Н.** Эволюция древних монографтид в пелагических экосистемах раннего силура // Эволюция экосистем. Тез. докл. Междунар. симпоз. Москва, 26-30 сент. 1995 г. М.: ПИИ РАН, 1995. С. 60-61.
- Корень Т.Н., Попов Л.Е.** Влияние климатических изменений на структуру морской биоты на примере позднеордовикского биотического кризиса // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. Вып. 1. С. 241-248.
- Корень Т.Н., Попов Л.Е.** Терминальное ордовикское событие и палеозоогеография бентосной и планктонной фаун (брахиоподы, граптолиты) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1996. Т. 4, № 3. С. 100-104.
- Королюк И.К.** Подольские толтры и условия их образования. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 138 с. (Тр. Ин-та геол. наук. Геол. сер.; Вып. ПО, № 56).
- Королюк И.К., Михайлова М.В.** Этапность процессов рифообразования и ритмичность осадконакопления рифовых фаций // Фанерозойские рифы и кораллы СССР: Тр. V Всесоюз. симпоз. по кораллам и рифам, Душанбе, 1983 г. М.: Наука, 1986. С. 134-142.
- Короткое В.А.** Гастроподы поздней юры и раннего мела юга СССР; Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. М., 1989. 41 с.
- Корчагин В.И.** Эволюция вымерших групп организмов накануне катастрофы (на примере планктонных фораминифер позднего мела) // Эволюция экосистем: Тез. докл. Междунар. симпоз., Москва, 26-30 сент. 1995 г. М.: ПИИ РАН, 1995. С. 61-62.
- Корчагин В.И.** Изменения гравитационного поля Галактики и связь с ними эволюции органического мира Земли // Важнейшие биотические события в истории Земли. Таллинн, 1991. С. 27-34.
- Космынин В.Н.** Сукцессии на рифах и их движущие силы // Там же. 1995. С. 62-63.
- Краева Е.Я.** Условия существования позднеолигоценовых фораминифер северного Причерноморья // Экология беспозвоночных третичных морей Украины. Киев: Наук. думка, 1971. С. 95-107.
- Красилов В.А.** Филогения и система // Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969. С. 12-30.
- Красилов В.А.** Меловой период: Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.
- Красилов В.А.** Периодичность развития органического мира // Палеонтол. журн. 1987. № 3. С. 9-15.
- Красилов В.А.** Общая модель эволюции экосистем // Эволюция экосистем: Тез. докл. Междунар. симпоз., Москва, 26-30 сент. 1995 г. М.: ПИИ РАН, 1995. С. 66-67.
- Краснов Е.В.** Новые данные о позднеюрских рифах Крыма // Докл. АН СССР. 1964. Т. 154, № 6. С. 1337-1339.
- Краснов Е.В.** К изучению рифовых фаций мальма СССР // Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. С. 169-183.

- Краснов Е.В.* Органогенные постройки в **палеогеологических** и палеогеографической реконструкциях (по материалам зоны перехода от Тихого океана к Восточной Азии) // Эволюция карбонатакопления в истории Земли. М.: Наука, 1987. С. 160–167.
- Краснов Е.В., Бабаев Р.Г., Бендукидзе Н.С., Старостина Э.А.* Распространение и экологическая дифференциация юрских **мадрепоровых** кораллов на территории СССР // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Фации и организмы. Новосибирск: Наука, 1979. С. 149–162. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 302).
- Крашенинников В.А.* Изменение комплексов фораминифер в ритмах осадконакопления миоценовых отложений юго-запада Русской платформы // Вопр. микропалеонтологии. 1961. №4. С. 33–70.
- Крашенинников В.А., Басов И.А.* Стратиграфия кайнозоя Южного океана. М.: Наука, 1986. 206 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 410).
- Крашенинников В.А., Лебедев Е.Л., Басов И.А.* О глобальных изменениях климата в альбское - позднемиловое время // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1990. № 5. С. 3–13.
- Крашенинников В.А., Серова М.Я., Басов И.А.* Стратиграфия и планктонные фораминиферы палеогена высоких широт Тихого океана. М.: Наука, 1988. 120 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 429).
- Крашенинников В.А., Серова М.Я., Басов И.Л.* Зональная шкала палеогена по планктонным фораминиферам и ее значение для стратиграфической схемы палеогена высоких широт // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 4–22.
- Крейд Дж.А.* **Бухиды** из пограничных отложений юры и мела Антарктики // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1990. Вып. 699. С. 151–161.
- Кудрин Л.Н.* О палеоэкологических исследованиях отложений нижнего горизонта нижнего тортона юго-западной окраины Русской платформы // Геол. сб. Львов. геол. о-ва. 1957. №4. С. 277–294.
- Кудрин Л.Н.* Стратиграфия, фашии и экологический анализ фауны палеогеновых и неогеновых отложений **Предкарпатья**. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1966. 174 с.
- Кузнецов А.П.* Экология донных сообществ Мирового океана. М.: Наука, 1980. 243 с.
- Кузнецов А.П., Галкин С.В., Расс Т.С.* Новое донное сообщество на фито-хемосинтетических источниках пищи // Питание морских беспозвоночных и его роль в формировании сообществ. М., 1987. С. 6–15.
- Кузнецов А.П., Осипова А.И., Геккер Р.Ф.* Трофический облик донного населения Ферганского залива палеогенового моря Тетис и его изменения в связи со сменой палеоэкологической обстановки: (Палеоэкологические реконструкции по данным трофического анализа) // Экология донного населения шельфовой зоны. М., 1979. С. 78–87.
- Кузнецов В.Г.* Карбонатакопление на рифах и его эволюция в истории Земли // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 110–123.
- Кузнецов В.Г.* Верхнеюрские **водорослево-губковые** рифы ФРГ // Современные и древние рифовые системы: Тез. докл. VI Симпоз. по ископаемым книдариям и рифам. Владивосток, 1987. С. 42–44.
- Кузнецов В.Г.* Верхнеюрские **губково-водорослевые** рифы Швабского и Франконского Альба (южная часть ФРГ) // Эволюция карбоната-накопления в истории Земли. М., 1988. С. 167–186.
- Кузьмин А.В., Яцков С.В., Орлов А.Н., Иванов А.О.* “**Доманиковский кризис**” в развитии фауны французского морского бассейна на Южном Тимане (северо-восток Русской платформы) // **Палеонтол.** журн. 1997. № 3. С. 3–9.
- Кузьминская К.С., Ясаманов Н.А.* Глубинные течения Мирового океана в позднем мелу и кайнозое // Жизнь Земли: **Геодинам.** и **минерал.** ресурсы. М., 1988. С. 69–78.
- Кузьмичева Е.И.* Стратиграфическое распространение **шестилучевых** кораллов (склерактиний) в неокоме Горного Крыма и условия их существования // **Бюл. МОИП.** Отд. геол. 1964. Т. 39, вып. 2. С. 154–155.
- Кузьмичева Е.И.* Стратиграфическое и **фашиальное** распространение склерактиний в неокоме Горного Крыма // Природные и трудовые ресурсы Левобережной Украины. М.: Недра, 1965. Т. 6. С. 58–63.
- Кузьмичева Е.И.* О фашиях коралловых построек в нижнемеловых **отложениях** Горного Крыма // **Палеонтол.** сб. 1966. № 3. Вып. 1. С. 111–113.

- Кузьмина Е.И. Новые данные об органогенных постройках в нижнемеловых отложениях юга СССР // Мезозойские кораллы СССР. Тр. II Всесоюз. симпозиум по изуч. ископаемых кораллов СССР. М.: Наука, 1970. Вып. 4. С. 66–68.
- Кузьмина Е.И. Барремские органогенные постройки некоторых районов юга СССР // Литология и палеогеография биогермных массивов (ископаемых и современных). М.: Наука, 1975. С. 174–183.
- Кузьмина Е.И., Макридин В.П. Новые данные о колониальных кораллах верхнеюрских отложений северо-западной окраины Донецкого складчатого сооружения // Учен. зап. Харьк. гос. ун-та. 1962. Т. 125: Зап. геол. отд., т. 15. С. 112–131.
- Кузьмина Е.И., Прозоровский В.А. Органогенные постройки в барремских отложениях Западного Туркменистана // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1968. Т. 43, вып. 1. С. 153.
- Кузьмина Е.И., Шаля А.А. Органогенные постройки в отложениях неокома Центрального Крыма // Изв. вузов. Геология и разведка. 1962. № 12. С. 28–34.
- Кудёва Г.В., Барышникова В.И., Яночкина З.А. и др. Изучение тафономических особенностей рриктокомплексов отдельных литотипов пород на примере юрской сланцевой толщи Заволжья и Общего Сырта // Теория и опыт тафономии: Материалы науч. семинара по вопросу тафономии и палеоэкологии, Саратов, май 1986 г. Саратов, 1989. С. 92–107.
- Кудёва Г.В., Яночкина З.А., Букина Т.Ф. Палеоэкосистема волжского сланцеводного бассейна фазы *Dorsoplanites panderi* // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1996. Т. 4, № 3. С. 30–37.
- Куличенко В.Г. До питання про біостратиграфію та палеоекологію фауни молюсків верхньопалеоценових відкладів в південнозахідному Криму // Геол. журн. 1958. Т. 18, № 1. С. 94–98.
- Кулиненко В.Г. Фауна моллюсков палеогеновых отложений юго-западной части Горного Крыма // Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Киев, 1959. 22 с.
- Кулиненко В.Г. Некоторые данные об условиях существования эоценовых моллюсков в юго-западном Крыму // Палеонтол. сб. 1967. № 4. Вып. 1. С. 74–79.
- Курбатов В.В., Репман Е.А. Корреляция разнофациальных отложений и соотношения экологических систем различных обстановок на примере юрских отложений Гиссарского хребта // Экостратиграфия и экологические системы геологического прошлого. Л.: Наука, 1980. С. 102–109.
- Курушин Н.И. Основные типы сообществ двустворчатых моллюсков оленекского века севера Средней Сибири // Новые данные по стратиграфии и палеогеографии нефтегазодного бассейна Сибири. Новосибирск, 1983. С. 70–78.
- Курушин Н.И. Ранне- и среднетриасовые сообщества двустворчатых моллюсков севера Средней Сибири // Стратиграфия, фауна и флора триаса Сибири. М.: Наука, 1984. С. 46–56. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 600).
- Курушин Н.И. Двустворчатые моллюски позднеоленекского бассейна на Севере Сибири: (Таксономический состав, экология, тафономия) // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР. 1985. Вып. 628. С. 75–86.
- Курушин Н.И. Эволюция этолого-трофических группировок двустворчатых моллюсков и обстановок в оленекском бассейне (триас) Сибири // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Аспекты эволюции организмов и среды. Новосибирск: Наука, 1990. С. 91–100. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 764).
- Курушин Н.И. Биофация и биономическое районирование триаса Сарганг-Нельгесинского междуречья бассейна р. Яна // Геология и геофизика. 1992. № 11. С. 35–45.
- Курушин Н.И. Морские экосистемы триаса Арктики // Эволюция экосистем: Тез. докл. Междунар. симпозиум., Москва, 26–30 сент. 1995 г. М.: ПИН РАН, 1995. С. 68.
- Курушин Н.И., Казаков А.М. Биофация бентоса и дно среднетриасового бассейна на севере Средней Сибири // Биофациальный анализ при палеогеографических реконструкциях. Новосибирск, 1989. С. 53–63.
- Кучулория Н.Д. Палеоэкология, позднеэоценовой фауны Ахалцихского бассейна: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Л., 1960. 17 с.
- Кучулория Н.Д. Последовательная смена биоценологических группировок в позднем эоцене Ахалцихского бассейна (на материале палеоэкологического анализа разреза р. Марда) // Тр. Груз. политехн. ин-та. 1964. № 1 (94). С. 341–354.
- Кучулория Н.Д. Позднеэоценовые брюхоногие моллюски Ахалцихской депрессии Грузии // Ископаемая гастроподы - методы изучения, стратиграфическое и зоогеографическое значение. Душанбе: Дониш, 1982. С. 63–64.

- Кушлин Б.К.** Реконструкция первичных склонов ископаемых рифов // Ископаемые рифы и методики их изучения. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. С. 40–45.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И.** Эволюция экосистем и глобальные экологические катастрофы // Важнейшие биотические события в истории Земли. Таллинн, 1991. С. 35–40.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И.** Канализирующие факторы в эволюции биосферы // Эволюция экосистем: Тез. докл. Междунар. симпоз., Москва, 26–30 сент. 1995 г. М.: ПИН РАН, 1995. С. 71–72.
- Леонов Н.П.** Основы стратиграфии. Т. 1. М.: Изд-во МГУ, 1973. 530 с.
- Ливеровская Е.В.** Материалы к восстановлению условий осадконакопления в палеогене Ферганы по фауне моллюсков // Палеонтол. сб. 1953. № 1. С. 161–185. (Тр. ВНИГРИ).
- Лисицын А.П., Богданов Ю.А.** Главные события мезозоя и кайнозоя океанов // Эволюция осадочных процессов в океанах и на континентах. М.: Наука, 1983. С. 82–103.
- Лисицын А.П., Богданов Ю.А., Левитан М.А.** и др. История мезозойско-кайнозойской седиментации в Мировом океане // Геология океана: Геол. история океана. М.: Наука, 1980. С. 407–427.
- Лоуэнстем Г.А.** Палеотемпературы пермского и мелового периодов // Проблемы палеоклиматологии. М.: Мир, 1968. С. 132–152.
- Лутова З.В.** Стратиграфия и фораминиферы келловя севера Средней Сибири. М.: Наука, 1981. 137 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 472).
- Лысенко Н.И.** Неринеи и палеогеография // Ископаемые гастроподы методы изучения, стратиграфическое и зоогеографическое значение. Душанбе: Дониш, 1982а. С. 53–54.
- Лысенко Н.И.** Новые данные о палеоэкологии неринеин // Там же. 1982б. С. 55–56.
- Лысенко Н.И., Алиев Г.А.** Тафономия и палеоэкология позднерурских и раннемеловых нериней Крыма и Малого Кавказа // Изв. АН СССР. Сер. наук о Земле. 1988. № 6. С. 115–119.
- Мазарович О.А., Найдин Д.П., Цейслер В.М.** Палеомагнитные и историко-геологические реконструкции: Проблемы и нерешенные вопросы. Ст. 1. Повод к обсуждению // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1988. Т. 63, вып. 6. С. 130–142.
- Макаренко Д.Е.** Раннепалеоценовые моллюски северной Украины. Киев: Наук. думка, 1970. 128 с.
- Макаренко Д.Е.** Условия существования и захоронения беспозвоночных раннепалеоценового бассейна на территории Украинского шита // Экология беспозвоночных третичных морей Украины. Киев: Наук. думка, 1971. С. 45–58.
- Макаренко Д.Е.** Гастроподы нижнего палеоцена Северной Украины. Киев: Наук. думка, 1976. 199 с.
- Макаренко Д.Е., Соколов И.П.** Всверливающийся моллюск *Muorholas* как индикатор среды позднерурского бассейна // Биостратиграфия, палеонтология осадного чехла Украины. Киев, 1987. С. 70–73.
- Макридин В.П.** Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилежащих к ней областей. М.: Недра, 1964. 395 с.
- Макридин В.П., Кац Ю.И.** Палеобиогеографическое районирование позднемеловых морей Европы, Средней Азии и сопредельных стран // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1964. Т. 39, вып. 2. С. 155–156.
- Макридин В.П., Кац Ю.И., Кузьмичева Е.И.** Принципы, методика и значение фауны коралловых построек для зоогеографического районирования юрских и меловых морей Европы, Средней Азии и сопредельных стран // Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск, 1968. С. 184–195.
- Маловицкий Я.П., Чумаков И.С., Шимкус К.М.** и др. Земная кора и история развития Средиземного моря. М.: Наука, 1982. 207 с.
- Мамедов Т.А., Бабаев Ш.А., Ветрова С.В.** Палеоэкология палеоцен-раннеэоценовых фораминифер Нахичеванской АССР // Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М.: Наука, 1975. С. 141–144. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 333).
- Мартин Р.** Вековые изменения трофности в течение фанерозоя: Продуктивность, биомасса и разнообразие биосферы // Междунар. симпоз. "Эволюция экосистем". Москва, 26–30 сент., 1995: Тез. докл. М., 1995. С. 79.
- Маслов В.П.** Ископаемые багряные водоросли СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 221 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 53).

- Меледина С.В.** Биогеография **Бореального** пояса в средней юре по аммонитам // Палеобиогеография и биостратиграфия юры и мела Сибири. М.: Наука, 1983. С. 138-164. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 528).
- Меледина С.В., Нальняева Т.И.** Географическое распространение аммонитов и белемнитов в позднем **аалене** Бореальной области // Палеобиогеография севера Евразии в мезозое. Новосибирск: Наука, 1974. С. 46-58. (Ир. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 80).
- Мельникова Г.К.** Эколого-фациальная дифференциация комплексов склерактиний Юго-Восточного Памира в **позднетриасовую** эпоху // Кораллы и рифы фанерозоя СССР. М.: Наука, 1980. С. 156-162.
- Меннер В.В., Михайлова М.В., Баранова А.В., Шувалова Г.А.** Палеоэкологические системы верхнедевонских рифов и банок Тимано-Печорской провинции // Эволюция экосистем: Тез. докл. Междунар. симпоз., Москва, 26-30 сент. 1995 г. М.: ПИН РАН, 1995. С. 83-84.
- Мерклин Р.Л.** Жизненные формы и их значение для палеоэкологического анализа // Проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1968. С. 18-26.
- Мерклин Р.Л.** О методе **палеосинэкологического** исследования геосинклинальных толщ // Биостратиграфия, фауна и флора кайнозоя северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса. М.: Наука, 1969. С. 140-149.
- Месежников М.С.** Палеозоогеография бассейнов юрского периода // Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм. Магадан: Кн. изд-во, 1981. С. 128-135.
- Месежников М.С.** Титонский, волжский и портландский ярусы: (Геологические и биологические события, корреляция) // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука, 1989. С. 100-107.
- Михайлова М.В.** **Биогермные** массивы в верхнепермских отложениях Горного Крыма и Северного Кавказа // Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. С. 196-209.
- Михеев И.Г., Фортунатова Н.К., Вето В.И., Бояринова Л.А.** Строение и распределение верхнеюрских рифовых комплексов в Южном и Западном Узбекистане // Геология и **нефтегазоносность** рифовых комплексов юга СССР. М., 1978. С. 54-68. (Тр. ВНИГНИ; Вып. 210).
- Михеев И.Г., Фортунатова Н.К., Цейслер В.М.** Органогенные постройки в составе верхнеюрской карбонатной формации Юго-Западного Гиссара // Литология и **полез.** ископаемые. 1974. № 1. С. 54-66.
- Монин А.С.** История Земли. Л.: Наука, 1977. 228 с.
- Мороз С.А., Савронь Э.Б.** Кайнозойские моря Донбасса // Стратиграфия и палеогеография нижнего палеогена и неогена. Киев: Вища шк., 1975. 200 с.
- Морозова В.Г.** Палеоценозы фораминифер датско-монтских отложений и их значение для стратиграфии и палеогеографии // XXI Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов. М.: Госгеолтехиздат, 1960. Пробл. 6: Дочетвертичная микропалеонтология.
- Морозова В.Г.** О зоогеографическом районировании **позднемеловых** и **раннетретичных** бассейнов по фораминиферам (**зоогеографические** единицы) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1973. Т. 48, вып. 3. С. 155-156.
- Морозова В.Г., Кожевников Г.Е., Курьева А.М.** Датско-палеоценовые **разнофациальные** отложения Копетдага и методы их корреляции по фораминиферам. М.: Наука, 1967. 211 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 157).
- Морозова Т.П.** Эколого-тафономическое изучение **раннемеловых** сообществ моллюсков Оренбуржья. Анализ глубин. Детальная стратиграфия // Теория и опыт тафономии: Материалы науч. семинара по вопр. тафономии и палеоэкологии. Саратов, май 1986 г. Саратов, 1989. С. 107-115.
- Морозова Т.П.** Биостратиграфия нижнемеловых отложений бассейна среднего течения р. Илек: (Эколого-тафономический анализ, **палеобиономические** построения): Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. Саратов, 1990. 19 с.
- Морская биогеография. М.: Наука, 1982. 311 с.
- Москвин М.М.** Биогеография позднего мела // Итоги науки и техн. Стратиграфия. Палеонтология. Т. 9. Биогеография мезозоя. М.: ВИНТИ, 1979. С. 87-124.
- Москвин М.М.** Морские ежи на рубеже мезозоя и кайнозоя // Проблемы изучения ископаемых и современных иглокожих. Таллинн: АН ЭССР, 1989. С. 175-188.

- Москвин М.М., Соловьева А.Н., Эндельман Л.Г.* Этапность в развитии неправильных морских ежей и их смена на рубеже мезозоя и кайнозоя // Тез. докл. и метод. материалы совещ. "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя". М.: Наука, 1972. С. 29–39.
- Музылев Н.Г.* Аноксические события палеоцена - среднего эоцена // **Экосистемные** перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. Вып. 1. С. 160–166.
- Мятлюк Е.В.* К палеоэкологии **фораминифер** раннемелового бассейна Прикаспийской впадины // Новые данные по микрофауне и стратиграфии палеозойских, мезозойских и кайнозойских отложений СССР. Л., 1974. С. 62–88. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 349).
- Назаревич Б.П.* Эвапоритовая и биогермная седиментация в мезозое на молодой платформе юга СССР // Эволюция карбонатакопления в истории Земли. М., 1988. С. 155–160.
- Назаревич Б.П., Назаревич И.А., Швыдко Н.И.* Условия формирования и особенности размещения нижнетриасовых ископаемых органогенных построек Восточного Предкавказья // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 161–166.
- Найдин Д.П.* Изотопные **палеотемпературы** и некоторые проблемы геологии // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1972. Т. 47, вып. 5. С. 112–124.
- Найдин Д.П.* Граница мела и палеогена // Границы геологических систем. М., 1976. С. 225–257.
- Найдин Д.П.* Уровень Мирового океана в конце мезозоя // **Вестн.** МГУ. Сер. 4, Геология. 1985. № 3. С. 12–22.
- Найдин Д.П.* Граница мела и палеогена на Мангышлаке и предполагаемые события на рубеже Маастрихта и дания // Изв. вузов. Геология и разведка. 1986. Мс 9. С. 3–13.
- Найдин Д.П.* "Твердое дно" в **эпиконтинентальных** карбонатных разрезах верхнего мела // Историческая геология: Итоги и перспективы. М., 1987. С. 242–262.
- Найдин Д.П., Похилайнен В.П., Кац Ю.И., Красилов В.А.* Меловой период: Палеогеография и **палеоокеанология**. М.: Наука, 1986. 262 с.
- Найдин Д.П., Сазонова И.Г., Пояркова З.Н.* и др. Меловые трансгрессии и регрессии Восточно-Европейской платформы Крыма и Средней Азии // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1980. Т. 55, вып. 5. С. 27–42.
- Найдин Д.П., Тейс Р.В.* Изотопный состав кислорода воды мезозойских морей Евразии // Там же. 1977. Т. 52, вып. 3. С. 5–11.
- Нальняева Г.И., Радостев И.Н.* Определение **палеосолености** вод позднеюрских и раннемеловых морей Северной Сибири по рострам белемнитов // Условия существования мезозойских морских **бореальных** фаун. М.: Наука, 1979. С. 110–118. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 411).
- Невесская Л.А.* Двусторчатые моллюски в биоценозах морей прошлого // Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980. С. 80–88.
- Невесская Л.А.* Абиотические и биотические события в кайнозойском океане // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1, № 4. С. 56–63.
- Невесская Л.А.* Динамика систематического и **этолого-трофического** состава **бентосных** сообществ в течение палеозоя и мезозоя // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. Вып. 1. С. 94–101.
- Невесская Л.А.* Динамика таксономического разнообразия морских беспозвоночных в фанерозое // Там же. М.: ПИН РАН, 1995а. Вып. 2. С. 16–29.
- Невесская Л.А.* Изменение систематического и этолого-трофического состава донных **шельфовых** сообществ на границе мела и палеогена // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995б. Т. 3, № 2. С. 113–124.
- Невесская Л.А., Амитров О.В.* Темпы эволюционных изменений кайнозойских морских моллюсков // **Палеонтол. журн.** 1995. № 3. С. 117–120.
- Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б.* и др. История неогеновых моллюсков Паратетиса. М.: Наука, 1986. 208 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 220).
- Невесский Е.М.* Вопросы эффективности изучения истории геологического развития **прибрежно-шельфовых** зон океана // Океанология. 1976. Т. 16, вып. 6. С. 1042–1049.
- Невесский Е.Н.* Некоторые черты развития **шельфовых** зон Земли в мезокайнозое // Там же. 1982а. Т. 22, вып. 1. С. 57–70.
- Невесский Е.Н.* Глобальная тектоника и развитие шельфовых зон океана в мезокайнозое // Проблемы геоморфологии, литологии и литодинамики шельфа. М.: Наука, 1982б. С. 5–31.

- Невесский Е.Н.** Магическая широта // **Радионика**. 1997. № 2. С. 41–46.
- Невмирич Л.Е., Шавелева А.П.** Бономическая характеристика олигоценового бассейна юго-западного погружения Копетдага // Палеонтология и реконструкция геологической истории палеобассейнов. Л.: Наука, 1987. С. 169-177.
- Нейман А.А.** Количественное распределение и трофическая структура бентоса на шельфах разных географических зон Мирового океана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1985. 49 с.
- Несов Л.А., Головнева Л.Б.** Эволюция экосистем в ходе исторических изменений флор и фаун // Палеонтология и реконструкция геологической истории палеобассейнов: Тр. XXIX сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1987. С. 22-28.
- Нехрикова Н.И., Фроленкова А.Я.** Палеогеографическое районирование: юго-востока Средней Азии в сеномане по двустворчатым моллюскам // Биостратиграфия и палеогеография палеозоя и мезозоя нефтегазоносных областей СССР. М.: Наука, 1976. С. 77–87.
- Николаев С.Д., Блюм Н.С., Николаев В.И.** Опыт реконструкции термической структуры поверхностных водных масс олигоценового океана // 2-я Тихоокеанская школа по морской геологии и геофизике: Тез. докл. Южно-Сахалинск, 1985. С. 177–179.
- Николаев С.Д., Блюм Н.С., Николаев В.И., Лисицын А.П.** Изменение температур поверхностных водных масс Мирового океана в миоцене // Докл. АН СССР. 1987. Т. 292, № 2. С. 464–467.
- Николаева И.В.** Эволюция обстановок образования минералов группы глауконита // Проблемы эволюции геологических процессов. Новосибирск: Наука, 1981а. С. 133–145. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 517).
- Николаева И.В.** Фациальная зональность химического состава минералов группы глауконита и определяющие ее факторы // Минералогия и геохимия глауконита. Новосибирск: Наука, 1981б. С. 4–41. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 515).
- Ньюэлл Н. (Newell N.).** Массовые вымирания - уникальные или повторяющиеся явления // Катастрофы и история Земли: Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 122-132.
- Осадчая Д.В., Краснов Е.В.** Эволюция рифообразующих организмов // Среда и жизнь в геологическом прошлом: Фацции и организмы. Новосибирск: Наука, 1977. С. 113–124. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 302).
- Осипова А.И., Бельская Т.Н.** Экогения основных групп бентоса в платформенных морях палеозоя (силур - ранний карбон) // Экосистемные перестройки и эволюция: Тез. докл. XXXVII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1991. С. 48–49.
- Осипова А.И., Геккер Р.Ф.** Влияние абиотических факторов на состав биоты и формирование в древних бассейнах // Палеонтология и реконструкция геологической истории палеобассейнов: Тр. XXIX сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1987. С. 15-22.
- Оськина Н.С., Иванова Е.В., Блюм Н.С.** Климатическая зональность Мирового океана в плиоцене // Докл. АН СССР. 1982. Т. 264, № 2. С. 400–407.
- Палеобиофацции нефтегазоносных волжских и неокомских отложений Западно-Сибирской плиты. М.: Недра, 1978. 87 с. (Тр. СибНИИ геологии, геофизики и минерал. сырья; Вып. 248).
- Палеогеография севера СССР в юрском периоде. Новосибирск: Наука, 1983. 191 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 573).
- Палмер Т., Рожнов С.В.** Происхождение экосистем твердого морского дна и ордовикская радиация бентоса // Эволюция экосистем: Тез. докл. Междунар. симпози., Москва, 26–30 сент. 1995 г. М.: ПИН РАН, 1995. С. 90–92.
- Паракецов С.К., Паракецова Г.И.** Экзотическая палеоэкосистема позднеюрского морского бассейна в районе левобережья реки Большой Анюй (Северо-Восток СССР) // Экосистемные перестройки и эволюция: Тез. докл. XXXVII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1991. С. 52-54.
- Первушов Е.М.** Роль данных тафономии в изучении процессов формирования губковых слоев верхнего мела Поволжья // Теория и опыт тафономии: Материалы науч. сес. по вопр. тафономии и палеоэкологии. Саратов: Изд. Саратов. ун-та, 1989. С. 121-126.
- Пламядяла Г.С.** Особенности географического распространения брюхоногих моллюсков в сеноманских отложениях Среднего Приднестровья // Фауна и флора мезозоя и кайнозоя южных окраин Русской платформы. Кишинев: Штиинца, 1989. С. 12-20.
- Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли: Тез. докл. XIX сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1973.

- Плотникова Л. Ф.* Особенности **позднекампанских** комплексов фораминифер **Конско-Ялынской** впадины и северо-восточного Причерноморья и условия их обитания // Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М.: Наука, 1975. С. 188–192. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 333),
- Подобина В. М.* Палеозоогеография позднего мела Западной Сибири и других бассейнов Северного полушария на основе изучения фораминифер // Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм. Магадан: Кн. изд-во, 1981. С. 149–153.
- Пономаренко А. Г., Дмитриев В. Ю.* Эволюция разнообразия и устойчивость экосистем // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 54–59.
- Попов А. В.* Роль биотических и абиотических факторов в эволюции экосистем // Тез. докл. XXXVII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1991. С. 58–59.
- Попов С. В.* Двустворчатые моллюски и стратиграфия верхнего эоцена - нижнего миоцена Восточного Паратетиса: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. М., 1989. 38 с.
- Попов С. В., Амитров О. В., Невеская Л. А., Сычевская Е. К.* Таксономическое разнообразие моллюсков и рыб в морях палеогена и неогена: Глобальный и региональный уровень рассмотрения // **Экосистемные** перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. Вып. 1. С. 181–185.
- Попов С. В., Ахметьев М. А., Запорожец Н. И.* и др. История Восточного Паратетиса в позднем эоцене - раннем миоцене // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1993. Т. 1, № 6. С. 10–39.
- Попов С. В., Воронина А. А., Гончарова И. А.* Стратиграфия и двустворчатые моллюски олигоцена - нижнего миоцена Восточного Паратетиса. М.: Наука, 1993. 296 с. (Тр. ПИН РАН; Т. 256).
- Попов С. В., Ильина Л. Б., Николаева И. А.* Моллюски и **остракоды** соленовского горизонта олигоцена Восточного Паратетиса // Палеонтол. журн. 1985. № 1. С. 28–41.
- Портная В. Л.* Экология орбитоидов **эоценовых** морей юга СССР. Ст. 1 // Изв. вузов. Геология и разведка. 1976а. № 4. С. 37–43.
- Портная В. Л.* Экология орбитоидов эоценовых морей юга СССР: Условия обитания. Вт. 2 // Там же. 1976б. № 5. С. 27–32.
- Пославская Г. Г.* О некоторых условиях обитания и захоронения раннемеловой фауны междуречья Медведицы и Иловли // Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966. С. 116–122.
- Пославская Г. Г.* Опыт палеоэкологического анализа двустворчатых моллюсков лянцеолитовой зоны Маастрихта Ульяновско-Саратовского правобережья Волги // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Саратов, 1974. Вып. 9, ч. 1. С. 135–150.
- Пояркова З. Н.* О пространственной протяженности биостратиграфических подразделений низшего ранга (на примере верхнемеловых отложений северо-востока Средней Азии) // Палеобиогеографическое районирование и биостратиграфия. Новосибирск: Наука, 1977а. С. 131–148. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 347).
- Пояркова З. Н.* Позднемеловые брюхоногие северо-востока Средней Азии // Палеонтол. журн. 1977б. № 1. С. 17–31.
- Пояркова З. Н.* К палеоэкологии **позднемеловых** двустворчатых моллюсков северо-востока Средней Азии // Палеоэкология сообществ морских беспозвоночных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 64–99. (Сб. работ / Ин-т биологии моря; № 16).
- Пояркова З. Н.* Развитие сообществ **бентосных** моллюсков в ходе позднемеловых трансгрессий в северо-восточной части Среднеазиатской провинции // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 59, вып. 3. С. 68–82.
- Преображенский Б. В.* Экологическая классификация рифов // Фанерозойские рифы и кораллы СССР. М.: Наука, 1986. С. 123–133.
- Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. 314 с.
- Прозоровский В. А.* Ургонская фауна нижнего мела в Средней Азии // **Вестн. ЛГУ. Сер. 7. Геология. География.** 1989. № 4. С. 20–25.
- Прозоровский В. А., Ильин В. Д.* Органогенные постройки в нижнем барреме Туркмении // Геология и перспективы нефтегазоносное™ Средней Азии. М.: ВНИГНИ, 1972. С. 16–24. (Тр. ВНИГНИ; Вып. 122).
- Пунина Т. А.* Роль склерактиний в формировании верхнетриасовых органогенных построек Дальнегорского района Приморья // Современные и древние рифовые системы: Тез.

докл. VI симпози. по ископаемым кишечнополостным и рифам. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987а. С. 67–68.

- Пунина Т.А.** О кораллах и рифовых постройках триаса Приморья // Проблемы биостратиграфии перми и триаса востока СССР. Владивосток, 1987б. С. 74–76.
- Пяновская И.П., Геккер Р.Ф.** Скалистые берега и каменное дно мелового и палеогенового морей в Центральных Кызылкумах и их население // Организм и среда в геологическом прошлом. М.: Наука, 1966. С. 222–245.
- Пяновская И.А., Пятков К.К.** Путеводитель экскурсий пятой палеоэколого-литологической сессии, посвященной скалистым берегам и каменному дну морей геологического прошлого: Центральные Кызылкумы. Ташкент: Фан, 1968. 26 с.
- Равикович А.И., Королюк И.К., Краснов Е.В.** Распространение ископаемых органогенных построек // Ископаемые органогенные постройки, рифы, методы их изучения и нефтегазоносность. М.: Наука, 1975. С. 60–74.
- Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя.** Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука, 1980. 176 с.
- Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя.** М.: Наука, 1981. 142 с.
- Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя.** М.: Наука, 1981. 83 с.
- Расницын А.П.** Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 191–207.
- Расницын А.П.** Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценотического кризиса // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Стратиграфия и палеонтология. М.: Наука, 1989. С. 35–40.
- Раузер-Черноусова Д.М., Рейтлингер Е.А.** Экосистемный анализ в решении стратиграфических вопросов каменноугольной системы // Экостратиграфия и экология системы геологического прошлого. Л., 1976. С. 63–65.
- Ренгартен В.П.** Рудистовые фашии меловых отложений Закавказья. М., 1950. 92 с. (Тр. Ин-та геол. наук; Вып. 130. Геол. сер.; № 51).
- Репина Л.Н., Журавлева И.Т., Лучинина В.А.** Особенности эволюции раннекембрийской биоты Средней Азии // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. Вып. 1. С. 63–70.
- Рожнов С.В.** Изменение сообществ твердого морского дна на рубеже кембрия и ордовика // Палеонтол. журн. 1994. № 3. С. 70–75.
- Розанов А.Ю.** Некоторые аспекты изучения био- и палеогеографии раннего кембрия // XXVII Междунар. геол. конгр.: Докл. сов. геологов. М.: Наука, 1984. Т. 2: Палеонтология. С. 85–93.
- Розанов А.Ю.** Эволюция биосферы и скелетизация // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Стратиграфия и палеонтология. Наука, 1989. С. 18–27.
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В.** Биостратиграфия и фауна нижних горизонтов кембрия. М.: Наука, 1966. 126 с.
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В.** и др. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969. 380 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 206).
- Розанов А.Ю., Семихатов М.А.** Предисловие // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. Вып. 1. С. 5–7.
- Розман Х.С.** Граница ордовика и силура // Границы геологических систем. М.: Наука, 1976. С. 70–93.
- Романов Л.Ф.** Мезозойские пестроцветы Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев: Штиинца, 1976. 207 с.
- Романов Л.Ф., Тесленко Ю.В., Яновская Г.Г.** Ааленские органические остатки из угленосных отложений бешуйских копей в Крыму: (Биофациальные аспекты) // Биостратиграфия, палеонтология осадочного чехла Украины. Киев, 1987. С. 86–91.
- Ронов А.Б.** Общие тенденции в эволюции состава земной коры, океана и атмосферы // Геохимия. 1964. № 8. С. 715–743.
- Ронов А.Б.** Трансгрессии и регрессии морей на континентах в фанерозое: (Количественный анализ) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1994. Т. 2, № 6. С. 64–76.
- Ронов А.Б., Хаин В.Е.** Юрские литологические формации мира // Сов. геология. 1962. № 1. С. 9–34.

- Ронов А.Б., Хаин В.Е., Балуховский А.Н.** Глобальный количественный баланс седиментации на континентах и в океанах за последние 150 млн лет. // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1986. № 1. С. 3–11.
- Ронов А.Б., Хаин В.Е., Балуховский А.Н.** Атлас литолого-палеогеографических карт Мира: Мезозой и кайнозой континентов и океанов. **Л.**, 1989. 74 с.
- Руженцев В.Е. Надотряд Ammonoidea.** Аммоноидеи. Общая часть // Основы палеонтологии: Моллюски - головоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Ч. 1. С. 243–334.
- Савчинская О.В.** О конгломерате затопления в **туроне** Донецкого бассейна и его фауна // Организм и среда в геологическом прошлом. **М.:** Наука, 1966. С. 123–128.
- Савчинская О.В.** Некоторые черты поэтапного развития поздне меловой фауны Донецкого бассейна // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46, вып. 3. С. 91–102.
- Савчинская О.В.** Об условиях образования писчего мела юга Русской платформы по палео-экологическим данным // **Литология и полез.** ископаемые. 1976. № 5. С. 109–117.
- Савчинская О.В.** Условия существования поздне меловой фауны Донецкого бассейна. **М.:** Наука, 1982. 132с.
- Сакс В.Н.** Палеогеография Арктики в юрском и меловом периодах // Докл. на ежегод. чтения памяти **В.А.** Обручева. **М.; Л.:** Изд-во АН СССР, 1961а. С. 20–48.
- Сакс В.Н.** Некоторые проблемы палеогеографии юрского периода в связи с изучением белемнитовой фауны Сибири // Геология и геофизика. 1961б. № 10. С. 74–88.
- Сакс В.Н.** Некоторые общие вопросы палеогеографии мезозойской эры // Проблемы палео-зоогеографии мезозоя Сибири. **М.:** Наука, 1972. С. 5–18. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 111).
- Сакс В.Н.** Проблемы **этапности** в развитии жизни и зональная стратиграфия мезозоя // Геология в геофизика. 1976а. № 11. С. 3–15.
- Сакс В.Н.** Некоторые аспекты геологического развития севера Евразии в мезозое (в связи с плитной тектоникой) // Там же. 1976б. № 3. С. 3–11.
- Сакс В.Н., Басов В.А., Дагис А.А.** и др. **Палеозоогеография** морей **Бореального** пояса в юре и **неокоме** // **Проблемы** общей и региональной геологии. **Новосибирск.:** Наука, 1971. С. 179–211.
- Сакс В.Н., Захаров В.А., Меледина С.В.** и др. Современные представления о развитии фауны и зональной стратиграфии юры и неокома бореального пояса // Геология и геофизика. 1980. № 1. С. 9–25.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И.** Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты Севера СССР: Роды *Pachyteuthis* и *Acroteuthis*. **М.; Л.:** Наука, 1966. 216 с.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И.** Ранне- и **среднеюрские** белемниты Севера СССР: *Megateuthinae* и *Pseudodicoelitinae*. **М.:** Наука, 1975. 191 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 239).
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И.** Особенности расселения **бореальных** белемниоидей // Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979. С. 9–22.
- Сакс В.Н., Шулгина Н.И., Басов В.А.** и др. **Этапность** в развитии бореальных фаун на границе юрской и меловой систем // Тез. XVIII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. **Л.**, 1972. С. 90–92.
- Сакс В.Н., Шулгина Н.И., Захаров В.А., Иванова Е.Ф.** **Палеозоогеографическое** районирование // Границы юры и мела и берриасский ярус в **Бореальном** поясе. Новосибирск: Наука, 1972. С. 289–299.
- Салин Ю.С.** Количественные методы в палеоэкологии и биостратиграфии (на примере неогеновой **усть-камчатской** серии). **Новосибирск.:** Наука, 1972. 123 с. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 161).
- Санин В.Я.** Палеоэкологическая характеристика и условия существования фауны в раннемеловом море Анабарского района (север Сибири) // Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. Новосибирск: Наука, 1979. С. 91–110. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 411).
- Сахаров А.С.** К вопросу о южной границе **Бореальной** области в раннеоксфордское, время и о проникновении **кардиоцерасов** в Северо-Кавказский бассейн // Геология мезозойских и палеогеновых отложений Северо-Востока Кавказа. Грозный: Чеч.-Ингуш. кн. изд-во, 1977. С. 15–22. (Тр. **Сев.-Кавк.** н.-и. проектн. ин-та нефт. **пром-сти;** № 12).
- Сахаров А.С.** **Зоогеографическое** районирование Северо-Восточного Кавказа по позднеюрским аммоноидеям // Палеонтология и реконструкция геологической истории палеобасейнов: Тр.: XXIX сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. **Л.**, 1987. С. 110–117.

- Саянов В.С.* Состав, строение и происхождение **среднесарматских** биогермов Молдавской ССР // Ископаемые рифы и методика их изучения. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. С. 210–225.
- Саянов В.С., Рошка В.Х.* Неогеновые **биогермные** образования **Молдавии** // Тез. докл. IV палеоэкол. **сес.**, посвящ. ископаемым **рифогенным** образованиям Крыма и Молдавии. Кишинев: **Картя молдовеняскэ**, 1966. С. 17–21.
- Семенов В.Н.* Плиоцен: Причорноморська западина // **Стратигр.** УРСР. **Київ: Наук. думка**, 1975. Т. 10: Геоген. С. 70–81.
- Семенова Е.П.* Некоторые данные по биостратиграфии и экологии фауны палеоценовых отложений бассейна р. Чира // Тр. **Воронеж.** гос. ун-та. Геол. фак. 1955. Т. 39. С. 89–94.
- Семенова Е.П.* К условиям захоронения и обитания фауны палеоценовых отложений бассейна р. **Мышковой** (район северной части **Ергеней**) // Тр. **Воронеж.** гос. ун-та. 1959. Т. 48. С. 29–38.
- Сеславинский К.Б.* Глобальные трансгрессии и регрессии в палеозое // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1991. № 1. С. 71–79.
- Сеславинский К.Б.* Глобальные трансгрессии в фанерозое // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 3. С. 138–141.
- Синицын В.Л.* Древние климаты Евразии. **Л.:** Изд-во ЛГУ. Т. 1. 1965. 166 с.; Т. 2. 1966. 167 с.; Т. 3. 1970. 202 с.
- Сихарулидзе Г.Я.* О нижнемеловых органогенных постройках // Мезозойские кораллы СССР. М.: Наука, 1970. С. 69–74.
- Собецкий В.А.* Палеобиологические фации и методика их выделения на примере сеноманского бассейна юго-запада Русской платформы // **Палеонтол.** 1966. № 4. С. 17–30.
- Собецкий В.А.* О бионии сеноманского бассейна **Днестровско-Прутского** междуречья // Вопросы палеогеографического районирования в свете данных палеонтологии. **М.:** Недра, 1967. С. 80–88.
- Собецкий В.А.* К экологической сукцессии двустворчатых моллюсков в **позднемеловых** бассейнах юго-востока Прикаспийской впадины // Вопросы палеонтологии и стратиграфии верхнего мела и неогена южных окраин Русской платформы. Кишинев: Карта молдовеняскэ, 1971. С. 50–72.
- Собецкий В.А.* Некоторые вопросы **палеобиоценологии** позднемеловых морей юга Русской платформы // Среда и жизнь в геологическом прошлом: **Палеобиоценозы** и условия **осадконакопления**. Новосибирск: Наука, 1977. С. 7–23. (Тр. **Ин-та** геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 360).
- Собецкий В.А.* Донные сообщества и биогеография позднемеловых платформенных морей Юго-Запада СССР. **М.:** Наука, 1978. 186 с. (Тр. ПИН АН СССР; Вып. 166).
- Собецкий В.А.* Материалы к природно-климатической характеристике побережья позднемеловых морей Тургайского прогиба // Среда и жизнь в геологическом прошлом: **Палеоландшафты** морей и континентов. Новосибирск: Наука, 1987. С. 93–105. (Тр. **Ин-та** геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 686).
- Собецкий В.А., Балан Т.М., Беньямовский В.Н.* и др. Биония позднемеловых морей востока Прикаспийской впадины. **М.:** Наука, 1985. 224 с.
- Соколов Б.С.* События в биосфере // Важнейшие биотические события в истории Земли. Таллинн, 1991. С. 7–19.
- Соколов Б.С.* **Экосистемные** перестройки и эволюции биосферы // **Экосистемные** перестройки и эволюция биосферы. **М.:** Недра, 1994. Вып. 1. С. 8–13.
- Соколова Е.А.* Климатическая зональность Тихого и Атлантического океанов в Маастрихте по планктонным фораминиферам // Океанология. 1989. Т. 29, № 4. С. 625–632.
- Соловьев А.Н., Вискова Л.А., Марков А.В., Шиманский В.Н.* Предыстория кризиса морской **биоты** на рубеже мела и палеогена: (Головоногие моллюски, мшанки, морские ежи) // **Бюл.** МОИП. Отд. геол. 1995. Т. 70, вып. 1. С. 49–61.
- Соловьев А.Н., Вискова Л.А., Марков А.В.* и др. Изменение морской биоты на рубеже мезозоя и кайнозоя // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. **М.:** Недра, 1994. Вып. 1. С. 151–160.
- Справочник по систематике ископаемых организмов. **М.:** Наука 1984. 225 с.
- Старобогатов Я.И.* Проблема видообразования. **М.:** **ВИНИТИ**, 1985. 92 с. (Итоги науки и техники. **Общ. геология**; Т. 20).

- Старцева Г.Н.** К вопросу о палеоэкологии **позднеюрских** фораминифер Среднего Поволжья // Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М.: Наука, 1975. С. 201-204. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 333).
- Тейлор М.Е.** **Эвтрофирование** позднекембрийских **шельфовых** морей и массовое вымирание трилобитов // Эволюция экосистем: Тез. докл. **Междунар. симпоз.**, Москва, 26-30 сент. 1995 г. М.: ПИН РАН, 1995. С. 119-120.
- Тейс Р.В., Найдин Д.П.** **Палеотермометрия** и изотопный состав кислорода органогенных карбонатов. М.: Наука, 1973. 254 с.
- Тейс Р.В., Найдин Д.П., Сакс В.Н.** Определения позднеюрских и **раннемеловых** палеотемператур по изотопному составу кислорода в рострах белемнитов // Мезозойские морские фауны Севера и Дальнего Востока СССР и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1968. С. 51-72. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 48).
- Тимонина А.К.** Предпосылки развития экосистемного кризиса // Эволюция экосистем: Тез. докл. **Междунар. симпоз.**, Москва, 26-30 сент. 1995 г. М.: ПИН РАН, 1995. С. 120-121.
- Тимофеев П.П., Еремеев В.В.** Мезозойская и кайнозойская история осадочного чехла Атлантического океана // Литологического мезозойско-кайнозойского осадочного чехла Мирового океана. М.: Наука, 1987. С. 12-28.
- Тимофеев П.П., Еремеев В.В.** Эволюция мезозойского и кайнозойского осадконакопления Атлантического океана // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени: Седименто- и литогенез. М.: Наука, 1989. С. 6-13.
- Тимофеев П.П., Цеховский Ю.Г., Ерофеев В.С.** Тектоническая активность и ее литологические индикаторы на рубеже мела и палеогена // Литология и **полез.** ископаемые. 1987. № 5. С. 7-26.
- Толстикова Н.В.** Моллюски **алайских** и туркестанских слоев **Бадхыза**. М., Л.: Наука, 1964. 122с.
- Толстикова Н.В.** Условия существования палеогеновых моллюсков юго-восточной Туркмении // Изв. АН СССР. Сер. физ.-техн., хим. и геол. наук. 1967. № 1. С. 84-94.
- Турпаева Е.П.** Пищевые взаимоотношения между доминирующими видами в морских донных биоценозах // Тр. ИОАН СССР 1957. Т. 20. С. 171-185.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А.** Дрейф материков и климаты Земли. М.: Мысль, 1984а. 206 с.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А.** Глобальные реконструкции климата и течений Мирового океана в **фанерозое** // XXVII **Междунар. геол. конгр.**: Докл. сов. геологов. М.: Наука, 1984б. Т. 3: **Палеоокеанология**. С. 46-61.
- Фаустов С.С., Блюм Н.С., Николаев С.Д.** Корреляции палеогеографических и **эволюционных** событий с изменениями геомагнитного поля в позднем кайнозое // Эволюция экосистем: Тез. докл. **Междунар. симпоз.**, Москва, 26-30 сент. 1995 г. М.: ПИН РАН, 1995. С. 122-123.
- Фишер А. Дж.** Опреснение океанов как причина вымирания морской фауны на рубеже перми и триаса // Проблемы палеоклиматологии. М.: Мир, 1968. С. 362-370.
- Фишер А. Дж.** Два суперцикла фанерозоя // Катастрофы и история Земли: Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 133-155.
- Фортулатова Н.К., Михеев И.Г.** Строение верхнеюрских рифовых комплексов Юго-Западного Гиссара // Литология и палеогеография **биогермных** массивов (ископаемых и современных). М.: Наука, 1975. С. 156-168.
- Фортулатова Н.К., Михеев И.Г., Ибрагимов А.Г.** и др. Методы выделения рифовых фаций в верхнеюрских карбонатных отложениях Южного Узбекистана // **Фанерозой**, рифы, и кораллы СССР: Тр. V Всесоюз. симпоз. по кораллам и рифам, Душанбе, 1983 г. М., 1986. С. 149-155.
- Хабарова Т.Н.** К вопросу о палеоэкологии фораминифер и палеогеографии юрских и **раннемеловых** бассейнов некоторых районов юго-востока Русской платформы // Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М.: Наука, 1975. М. 197-201. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 333).
- Хаин В.Е., Ронов А.Б., Балуховский А.Н.** Позднемезозойские и кайнозойские литологические формации континентов и океанов: (Ранний и поздний мел) // Сов. геология. 1983. № 11. С. 79-101.
- Хакимов Ф.Х.** Верхний мел востока Средней Азии: (Стратиграфия, палеобиогеография): Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. Душанбе. 1992. 54 с.

- Халилова А.Г.** О **формо-** и видообразовании на примере барремской карликовой фауны Юго-Восточного Кавказа // Вопросы закономерностей и форм развития органического мира: Тр. VII сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. М.: Недра, 1964. С. 74–78.
- Холодов В.Н.** К проблеме эволюции осадочного процесса в истории Земли // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука, 1993. С. 123–167.
- Холодов В.Н., Зверев В.П.** Эволюция массы природных вод Земли и осадочный процесс // Докл. АН СССР. 1986. Т. 288, № 2. С. 444–447.
- Худoley К.М.** Пути расселения аммоноидей и направления течений в Тихом океане в мезозое // XXV **Междунар.** геол. конгр.: Докл. сов. геологов: Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, 1976. С. 221–231.
- Худoley К.М.** **Палеозоогеографические** таксоны, их развитие, климатическая зональность и пути миграции мезозойских аммоноидей в Тихом океане // Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм: Тр. XXI сес. Всесоюз. палеонтол. о-ва. Магадан: Кн. изд-во, 1981. С. 119–128.
- Худoley К.М.** Палеобиогеография Атлантического океана в юрском периоде // Сов. геология. 1988. № 7. С. 86–97.
- Худoley К.М.** Палеобиогеография акваторий Земли на рубеже триаса и юры // Там же. 1990. № 3. С. 51–60.
- Худoley К.М.** Палеобиогеография Земли в раннем триасе // Там же. 1991. № 12. С. 32–40.
- Худoley К.М., Прозоровская Е.Л.** Основные черты палеобиогеографии Евразии в юрском периоде // Там же. 1985. № 9. С. 65–76.
- Худoley К.М., Ржонсницкая М.А., Никифорова О.И.** Палеобиогеография Тихого океана в фанерозое // Там же. 1980. № 11. С. 43–53.
- Хэллем А.** Юрский период. Л.: Недра, 1978. 272 с.
- Цейслер В.М.** Сверлящие моллюски в альбских отложениях Крыма // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1958. Т. 33, вып. 3. С. 132–133.
- Цейслер В.М.** О перерыве между туроном и сеноманом в юго-западных отрогах Гиссарского хребта // Новые данные по геологии и нефтегазоносное™ Средней Азии. М., 1961. С. 81–84. (Тр. ВНИГНИ; Вып. 35).
- Чернов В.Г., Янин Б.Т.** Литофаги из ургонских известняков Украинских Карпат // Палеонтол. сб. 1974. № 11, вып. 1. С. 38–41.
- Чернов В.Г., Янин Б.Т., Головинова М.А.** и др. Ургонские отложения Советских Карпат. М.: Наука, 1980. 183 с.
- Чернов Ю.И.** Проблема эволюции на биоценотическом уровне организации жизни // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 464–479.
- Чумаков Н.М.** Докембрийские **тиллиты** и **тиллоиды**. М.: Наука, 1978. 202 с.
- Чумаков Н.М.** Какой климат типичен для Земли? // Природа. 1986. № 10. С. 34–45.
- Чумаков Н.М.** Проблема теплой биосферы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3, № 3. С. 3–14.
- Чумаков Н.М., Жарков М.А., Герман А.Б.** и др. Климатические пояса в середине мелового периода // Там же. 1995. Т. 3, № 3. С. 42–63.
- Швец-Тэнэнта-Гурий А.Г.** Верхнеюрские двустворчатые моллюски Юго-Западного Гиссара, их палеоэкология и стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. геол.-минерал. наук. М., 1987. 20 с.
- Швец-Тэнэнта-Гурий А.Г., Fortunatova Н.К.** Палеонтологические критерии для выделения генетических типов верхнеюрских карбонатных отложений в Юго-Западном Гиссаре // Изв. вузов. Геология и разведка. 1983. № 11. С. 117–126.
- Шевырев А.А.** Проблема происхождения раннекембрийской фауны // Палеонтол. журн. 1962. № 4. С. 43–57.
- Шевырев А.А.** Биогеография юры // Итоги науки и техники. Стратиграфия. Палеонтология. Биогеография мезозоя. М.: ВИНТИ, 1979. Т. 9. С. 29–58.
- Шевырев А.А.** Биогеография триасовых аммоноидей // Тр. ПИН АН СССР. 1990. Т. 243. С. 97–119.
- Шиманский В.Н.** Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 5–45.
- Шиманский В.Н.** Этапность развития основных групп цефалопод // Важнейшие биотические события в истории Земли. Таллинн, 1991. С. 129–134.

- Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А.** Основные вопросы систематики наутилоидей и родственными групп. **М.**, 1961. 176 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 90). Геология и геофизика. 1966. № 2. С. 15-24.
- Шульгина Н.И.** Палеозоогеография морей **Бореальной** области в **поздневолжское**, **берриаское** и **валанжинское** время // Палеобиогеография севера **Евразии** в мезозое. Новосибирск: Наука, 1974. С. 100-127. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 80).
- Шурыгин Б.Н.** Двустворчатые моллюски и биофации в позднеплинсбахском море Анабарского района // Условия существования мезозойских морских **бореальных** фаун. Новосибирск: Наука, 1979. С. 82-97. (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР; Вып. 411).
- Шурыгин Б.Н., Никитенко Е.Л.** Морские экосистемы ранне-среднеюрского бассейна Арктики // **Международ.** симпозиум "Эволюция экосистем", Москва, 26-30 сент., 1995: Тез. докл. **М.**, 1995. С. 57-58.
- Эволюция карбонатакопления в истории Земли. **М.**: Наука, 1988. 288 с.
- Экология юрской и меловой фауны Западно-Сибирской равнины. Тюмень, 1981. 126 с. (Тр. Зап.-Сиб. н.-и. геол.- развед. нефт. ин-та; Вып. 163).
- Экосистемные** перестройки и эволюция биосферы / Ред. А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов. Вып. 1. **М.**: Недра, 1994. 367 с.; Вып. 2. **М.**: ПИН РАН, 1995. 153 с.
- Янакевич А.Н.** К палеоэкологии моллюсков рифовых фаций тортона северо-западной Молдавии // **Палеонтол.** сб. 1969. Ms 6, вып. 2, С. 44-51.
- Янакевич А.Н.** Характеристика зарывающихся моллюсков из **детритово-ракушечных** известняков **биогермных** фаций тортона Молдавии // Палеонтология и стратиграфия мезокайнозоя южных окраин Русской платформы. Кишинев. Штиинца, 1973. С. 56-57.
- Янакевич А.Н.** Состав и происхождение рифовой фауны среднего миоцена Молдавии // Палеонтол. сб. 1976. № 13. С. 68-77.
- Янакевич А.Н.** **Среднемиоценовые** рифы Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1977. 116 с.
- Янакевич А.Н.** Рифовые образования северо-западной Молдавии в сравнении с отложениями среднего миоцена других регионов // Биостратиграфические исследования мезозойско-кайнозойских отложений южных окраин Русской платформы. Кишинев, 1979а. С. 141-146.
- Янакевич А.Н.** Палеогеографическая обстановка времени образования **среднемиоценовых** рифов Молдавии // **Там же.** 1979б. С. 146-153.
- Янакевич А.Н.** Среднемиоценовые брюхоногие моллюски Молдавии и условия их существования. Кишинев: Штиинца, 1987. 147 с.
- Янин Б.Т.** Сравнительная характеристика систематического состава берриасских и валанжинских двустворчатых моллюсков СССР // Геология и геофизика. 1979. № 4. С. 51-60.
- Янин Б.Т.** Палеозоогеография позднеюрских и меловых **рудистов** // Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм. Магадан: Кн. изд-во, 1981. С. 135-147.
- Янин Б.Т.** Основные этапы геологической истории рудистов средиземноморской палеозоогеографической области // Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. **М.**, 1982. С. 45-60.
- Янин Б.Т.** Юрские и меловые **рудисты**: (Стратиграфическое и географическое распространение). **М.**: Наука, 1989.
- Ясаманов Н.А.** Температуры позднеюрских морей европейской части СССР // Докл. АН СССР. 1976. 231, № 5. С. 1206-1209.
- Ясаманов Н.А.** К вопросу о глобальных изменениях температурного режима земной поверхности в кайнозое // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1982. № 10. С. 106-110.
- Ясаманов Н.А.** Древние климаты Земли. **Л.**: Гидрометеоздат, 1985. 296 с.
- Ясаманов Н.А.** Температурные условия и солёность миоценовых бассейнов Западного Закавказья // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1989. № 10. С. 24-29.
- Яцков С.В., Кузьмин А.В., Орлов А.Н., Иванов А.О.** "**Доманиковский кризис**" в развитии фауны во франском морском бассейне на Южном Тимане (северо-восток Русской платформы) // Международный симпозиум "Эволюция экосистем", Москва, 26-30 сент., 1995 г.: Тез. докл. **М.**, 1995. С. 135-136.
- Aberham M.** Guild-structure and evolution of Mesozoic benthic shelf communities // *Palaios*. 1994. Vol. 9, № 6. P. 516-545.
- Achauer C.W., Johnson J.H.** Algal stromatolites in the James Reef complex (Lower Cretaceous), Fairway Field, Texas // *J. Sediment. Petrol.* 1969. Vol. 39, N 4. P. 1466-1472.

- Adams C.G.* An outline of Tertiary **palaeogeography** // The evolving **Earth/Brit. Mus.** Natur. Hist. L.: Cambridge Univ. press, 1981. P. 221-235.
- Adams C.G., Benson R.H., Kidd R.B. et al.* The Messinian salinity crisis and evidence of late Miocene eustatic changes in the world ocean // *Nature*. 1977. Vol. 269, N 5627. P. 383-386.
- Adams C.G., Butterlin J., Samanta B.* Larger foraminifera and events at the Eocene - Oligocene boundary in the **Indo-West Pacific** region // Terminal Eocene events. Amsterdam etc.: Elsevier, 1986. P. 237-252.
- Adams C.G., Lee D.E., Rosen B.R.* Conflicting isotopic and biotic evidence for tropical **seasurface** temperatures during the Tertiary // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1990. Vol. 77, N 34. P. 289-313.
- Adegoke O.S., Tevesz M.J.S.* Gastropod predation patterns in the Eocene of Nigeria // *Lethaia*. 1974. Vol. 7, N 1. P. 17-24.
- Ager D.V.* Major marine cycles in the Mesozoic // *J. Geol. Soc. London*. 1981. Vol. 138, pt 2. P. 159-166.
- Ager D.V., Wallace P.* The distribution and significance of trace fossils in the uppermost Jurassic rocks of the Boulonnais, Northern France // *Trace fossils*. Liverpool: Seel House press, 1970. P. 1-18.
- Ager D.V., Walley C.D.* Mesozoic **brachiopod** migrations and the opening of the North Atlantic // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1977. Vol. 21, N 2. P. 85-99.
- Agusti J., Cabrera L., Domènech R. et al.* Neogene of Penedes area (prelittoral Catalan depression, NE Spain) // **Iber.** Neogene basins: Field guidebook. Sabadell, 1990. P. 187-207.
- Aigner T.* Calcareous tempestites: Storm-dominated stratification in Upper **Muschelkalk** Limestones (Middle Trias, SW Germany) // *Cyclic and event stratification*. N.Y.: Springer, 1982. P. 180-198.
- Aigner T., Hagdorn H., Mundlos R.* **Biothermal**, biostromal and **stormgenerated** coquinas in the Upper Muschelkalk // *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.* 1978. Bd. 157, H. 1/2. S. 42-52.
- Allison R.C., Marincovich L.* A Late Oligocene or Earliest Miocene molluscan fauna from Sitkinak Island, **Alaska** // *Geol. Surv. Profess.* pap. D. 1981. N 1233. P. 1-12.
- Alonso A., Mas J.R., Meléndez N.* Los **arrecifes** coralinos del Malm en la Sierra de los Cameros (La Rioja, **España**). Pt 2 // *Acta geol. hisp.* 1986. Vol. 21/22, pt 2. P. 293-306.
- Alvarez G., Busquets P., Permanyer A., Vilaplana M.* Growth dynamic and stratigraphy of Sant-Pau d'Ordal miocene path-reef (prw. of Barcelona, Catalonia) // **Мѣсьо** Bur. rech. géol. et minières. 1977. N 89. P. 367-377.
- Alvarez L.W.* Mass extinctions caused by large bolide impacts // *Phys. Today*. 1987. Vol. 40, N 7. P. 24-33.
- Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.V.* Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction; Experimental results and theoretical interpretation // *Science*. 1980. Vol. 208, N 4448. P. 1095-1108.
- Alvarez W., Alvarez L.W., Asaro F., Michel H.V.* The end of the Cretaceous: Sharp boundary or gradual transition? // *Science*. 1984. Vol. 223, N 4641. P. 1183-1186.
- Alvarez W., Asaro F., Michel H.V., Alvarez L.W.* Iridium anomaly approximately synchronous with terminal eocene extinctions // *Ibid.* 1982. Vol. 216, N 4548. P. 885-888.
- Alvarez W., Kauffman E.G., Surlyk F. et al.* Impact theory of mass extinctions and the invertebrate fossil record // *Ibid.* 1984. Vol. 223, N 4641. P. 1135-1141.
- Amano K.* Сурраеа ohioi и связанные с ней моллюски из миоценовой свиты Кадонасава. Северо-Восточная Япония // *Bull. Mizunami Fossil Mus.* 1992. N 19. P. 405-412.
- Amano K., Kanno S.* Состав и структура плиоценовых моллюсковых ассоциаций западной части Дзоецу, префектура Ниигата (Япония) // **Fossils**. 1991. N 51. P. 1-14.
- Andrews J.E., Walton W.* Depositional environments within Middle Jurassic cyster-dominated lagoons: An integrated lithobioand palynofacies study of the Duntulm formation (Great Estuarine Group, **Inner Herbides** // *Trans. Roy. Edinburgh. Earth Sci.* 1990. Vol. 81, N 1. P. 1-22.
- Arias C., Masse J.-P., Villas L.* Modalites d'installation et de developpement des plates-formes carbonates urgoniennes a la **charniere** des domaines Iberique et Betique (Espagne meridionale) durant l'**aptien inferieur**. Leur signification **géodynamique** dans le cadre de regions ouest **méditerranéennes** et du proche Atlantique // **Mém. géol.** Univ. Dijon. 1987. N 11. P. 213-223.
- Arkel W.L.* On the nature, origin and climatic significance of the coral reefs in the vicinity of Oxford // *Quart. J. Geol. Soc. London*. 1935. Vol. 91, pt 1. P. 77-110.

- Arkell W.J. Jurassic geology of the world. Edinburgh, L., 1956. XIV, 206 p.
- Arnaud M., Monleau C. Un écosystème de plate-forme sur une marge passive: interactions des contraintes tectoniques, structurales et climatiques // Bull. Cent. rech. explor. prod. Elf-Aquitaine. 1986. Vol. 10, N 2. P. 457-466.
- Arnaud-Vanneau A., Darsac C. Caractères et evolution des peuplements de foraminifères benthiques dans les principaux biotopes des plates-formes carbonatées du crétacé inférieur des Alpes du Nord (France) // Geobios. Mém. spec. Lyon. 1984. N 8. P. 19-23.
- Arthur M.A., Dean W.E., Pratt L.M. Geochemical and climatic effects of increased marine organic carbon burial at the Cenomanian-Turonian boundary // Nature. 1988. Vol. 335, N 6192. P. 714-717.
- Arthur M.A., Schlanger S.O. Cretaceous "oceanic anoxic event" as causal factors in the development of reef-reservoired giant oil fields // Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. 1979. Vol. 63, N 6, P. 870-885.
- Arthur M.A., Schlanger S.O., Jenkins H.C. The Cenomanian-Turonian oceanic anoxic event. 2. Palaeoceanographic controls on organic-matter production and preservation // Marine petroleum source rocks. Oxford: Blackwell, 1987. P. 401-420. (Geol. Soc. Spec. Publ.; N 26).
- Arthur M.A., Zachos J.C., Jones D.S. Primary productivity and the Cretaceous-Tertiary boundary event in the oceans // Cretaceous Res. 1987. Vol. 8. P. 43-54.
- Arua I., Hoque M. Fossiliferous gastropod borings from Nigeria // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1989. vol. 73, N 3/4. P. 175-183.
- Ausich W.I. A model for niche differentiation in Lower Mississippian Crinoid communities // J. Paleontol. 1980. Vol. 54, N 2. P. 273-288.
- Ausich W.I. Palaeoecology and history of the Calceocrinidae // Palaeontology. 1986. Vol. 29, N 1. P. 85-99.
- Ausich W.I., Bottjer D.J. Phanerozoic tiering in suspension feeding communities on soft on soft substrata: Implications for diversity // Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution. Princeton; San Francisco, 1985. P. 255-274.
- Ausich W.I., Bottjer D.J. Early diversification of major marine habitats // Palaeobiology: A synthesis. Oxford etc.: Blackwell, 1990. P. 41-49.
- Axelrod D.J. An interpretation of Cretaceous and Tertiary biota in Polar regions // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1984. Vol. 45. P. 105-147.
- Baba K. Комплексы ископаемых моллюсков из серии Накацу, префектура Канагава, Центральная Япония // Bull. Mizunami Fossil Mus. 1992. N 19. P. 529-542.
- Bailey R.H., Tedesco S.A. Paleocology of a Pliocene coral thicket from North Carolina: An example of temporal change in community structure and function // J. Paleontol. 1986. Vol. 60, N 6. P. 1159-1176.
- Baird G.C., Fürsich F.T. Taphonomy and biologic progression associated with submarine erosion surfaces from the German Lias // Neues Jb. Geol. Paläontol. Monatsh. 1975. Bd. 154, H. 3. S. 321-338.
- Baldi T. Paläoökologische Fazies - Analyse der burdigalhelvetischen Schichtenreihe von Budafok in der Umgebung von Budapest // Ann. Univ. "R. Eötvös". Ser. geol. 1959. Bd. 2. S. 21-38.
- Baldi T. Geobiology of the middle Miocene fauna from Szokolya (Börzsöny Mountains) // Ibid. 1961. Bd. 4. S. 3-29.
- Baldi T. Mollusc fauna of the Hungarian upper Oligocene (Egerian): Studies in stratigraphy, palaeoecology, palaeogeography and systematics. Budapest: Akad. Kiado, 1973. 511 p.
- Baldi T. The terminal Eocene and Early Oligocene events in Hungary and the separation of an anoxic, cold Paratethys // Eclog. geol. helv. 1984. Vol. 30, N 1. P. 1-27.
- Baldi T. Mid-Tertiary stratigraphy and paleogeography evolution of Hungari. Budapest: Akad. Kiado, 1986. 178 p.
- Ballogh J. Fundamentals of zoocenology. Budapest: Akad. Kiado, 1953.
- Baluk W., Radwanski A. Lower Tortonian sands at Nawodzice (southern slopes of the Holy Cross Mts.), their fauna and facies development // Acta geol. pol. 1968. Vol. 18. N 2. P. 447-471.
- Baluk W., Radwanski A. Organic communities and facies development of the Korytnica basin (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland) // Ibid. 1977. Vol. 27, N 2. P. 85-123.
- Baluk W., Radwanski A. Additional data on the organic communities and facies development of the Korytnica basin (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland) // Ibid. 1979. Vol. 29, N 3. P. 225-238.
- Baluk W., Radwanski A. New data on the Korytnica basin, its organic communities and ecological relationships between species (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland) // Ibid. 1984a. Vol. 34, N 3/4. P. 179-194.

- Baluk W., Radwański A.* Free-living bryozoan from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Górs Mountains, Central Poland) // *Ibid.* 1984b. Vol. 34, N 3/4. P. 239-251.
- Bambach R.K.* Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic // Interactions in recent and fossil benthic communities. N.Y.: Plenum press, 1983. P. 719-746.
- Bambach R.K.* Classes and adaptive variety: The ecology of diversification in marine faunas through the Phanerozoic // Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution. Princeton (N.Y.): Princeton Univ. press, 1985. P. 191-263.
- Bambach R.K.* Seefood through time: Changes in biomass, energetics, and productivity in the marine ecosystem // *Paleobiology*. 1993. Vol. 19. P. 372-397.
- Baria L.R., Stouff D.L., Harris P.M., Crevello P.D.* Upper Jurassic reefs of Smackover Formation, United States Gulf Coast // *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 1982. Vol. 66, N 10. P. 1449-1482.
- Barker P.F., Kennett J.P.* Weddell Sea palaeoceanography: Preliminary results of ODP Leg 113. Party scientific // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1988. Vol. 67, N 12. P. 75-102.
- Barron E.J.* A warm equable Cretaceous: The nature of the problem // *Earth-Sci. Rev.* 1983. Vol. 19, N 4. P. 305-338.
- Barron E.J.* Explanations of the Tertiary global cooling trend // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1985. Vol. 50, N 1. P. 45-62.
- Barron E.J.* Cretaceous plate tectonic reconstructions // *Ibid.* 1987a. Vol. 59, N 1/3. P. 3-29.
- Barron E.J.* Eocene equator-to-pole surface ocean temperatures: A significant climate problem? // *Paleoceanography*. 1987b. Vol. 2. P. 729-739.
- Barron E.J., Harrison C.G.A., Sloan J.L., Hay W.W.* Paleogeography, 180 m.y. to the present // *Eclog. geol. helv.* 1981. Vol. 74, N 2. P. 443-470.
- Barron E.J., Keller G.* Widespread Miocene deep-sea hiatuses: Coincidence with periods of global cooling // *Geology*. 1982. Vol. 10, N 11. P. 577-581.
- Barron E.J., Peterson W.H.* Model simulation of the Cretaceous ocean circulation // *Science*. 1989. Vol. 244, N 4905. P. 684-686.
- Barron E.J., Peterson W.H.* The Cenozoic ocean circulation based on ocean General Circulation Model results // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1991. Vol. 83, N 1/3. P. 1-28.
- Barron E.J., Sloan J.L., Harrison C.G.A.* Potential significance of land-sea distribution and surface albedo variations as a climatic factor: 180 m.y. to the present // *Ibid.* 1980. Vol. 30, N 1. P. 17-40.
- Barron E.J., Thompson S.L., Schneider S.H.* An ice-free Cretaceous? Results from climate model simulations // *Science*. 1981. Vol. 212, N 4494. P. 501-508.
- Becker A.* Ein Oberkreide Transgressions- und Regressionszyklus: Sein Abbild in Sedimentologie, Bathymetrie und Palökologie auf dem Cantabrischen Schelf (Nordspanien) // *Mitt. Geol. Paläontol. Inst. Univ. Hamburg*. 1988. N 67. S. 35-51.
- Beckmann J.P., Bolli H.M., Perch-Nielsen K.* et al. Major calcareous nannofossil and foraminiferal events between the Middle Eocene and Early Miocene // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1981. Vol. 36, N 3/4. P. 155-190.
- Bein A.* Rudistid fringing reefs of Cretaceous shallow carbonate platform of Israel // *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 1976. Vol. 60, N 2. P. 258-272.
- Benda L.* Das Phytoplankton des späten Apt und frühen Alb in Nordwestdeutschland: Die Diatomeen // *Geol. Jb. A.* 1982. N 65. S. 405-411.
- Bendukidze N.S.* Ecology of the Malm-reef formation of the Great Caucasus: II symp. Intern. sur les coraux et récifs coralliens fossiles // *Mém. Bur. rech. géol. et minières*. 1977. N 89. P. 313-321.
- Benkő-Czabaly L.* Les biofacies des formations récifales du Crétacé // *Acta geol. Acad. sci. hung.* 1970. T. 14, N 1/4. P. 271-286.
- Bennet K.D.* Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time // *Paleobiology*. 1990. Vol. 16, N 1. P. 11-21.
- Benson R.H.* The origin of the psychrosphere as recorded in changes of deep-sea ostracode assemblages // *Lethaia*. 1975. Vol. 8, N 1. P. 69-83.
- Benson R.H., Chapman R.E., Deck L.T.* Paleoceanographic events and deep-sea ostracods // *Science*. 1984. Vol. 224, N 4655. P. 1334-1336.
- Benton M.J.* More than one event in the late Triassic mass extinction // *Nature*. 1986. Vol. 321, N 6073. P. 857-861.
- Benton M.J.* Mass extinction: Events: End-Triassic // *Paleobiology: A synthesis*. Oxford etc.: Blackwell, 1990. P. 194-198.
- Benton M.J.* Diversification and extinction in the history of life // *Science*. 1995. Vol. 268, N 5207. P. 52-58.

- Bervenuti M., Dominici S.** Facies analysis, paleoecology and sequence stratigraphy in a Pliocene siliciclastic **succession**, San Minato (Pisa, Italy) // *Boll. Soc. paleontol. ital.* 1992. Vol. 31, N 2. P. 241-259.
- Berggren W.A.** Role of ocean gateways in climatic change // *Climate in Earth history*. Wash. (D.C.): Nat. Acad. press, 1982. P. 118-125.
- Berggren W.A., Haq B.U.** The **Andalusian Stage** (Late Miocene): **Biostratigraphy, biochronology** and paleoecology // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1976. Vol. 20, N 1/2. P. 67-129.
- Berggren W.A., Hollister C.D.** Plate tectonics and **paleocirculation** commotion in the ocean // *Tectonophysics*. 1977. Vol. 38, N 1/2. P. 11-48.
- Berggren W.A., Miller K.G.** Cenozoic bathyal and abyssal calcareous benthic foraminiferal zonation // *Micropaleontology*. 1989. Vol. 35, N 4. P. 308-320.
- Berggren W.A., Van Cowering J.A.** The Late Neogene. Amsterdam: Elsevier, 1974. 216 p.
- Berner R.A., Lasaga C., Garrels R.M.** The carbonate-silicate geochemical cycle and its effect on atmospheric carbon dioxide over the past 100 million years // *Amer. J. Sci.* 1983. Vol. 283, N 7. P. 641-683.
- Bernier P., Gaillard C.** **Bioconstructions** du Jura Meridional // *Geobios. Mém. spec.* 1980. T. 4. P. 55-75.
- Berry W.B.N., Wilde P.** Progressive ventilation of the oceans - an explanation for the distribution of the lower Paleozoic black shales // *Amer. J. Sci.* 1978. Vol. 278. P. 257-275.
- Berry W.B.N., Wilde P., Quinby-Hunt M.S.** Paleozoic (Cambrian through Devonian) anoxic biotopes // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1989. Vol. 74, N 1/2. P. 3-13.
- Beu A.G.** Molluscan generic diversity of New Zealand Neogene stages: Extinction and biostratigraphic events // *Ibid.* 1990. Vol. 77, N 3/4. P. 279-288.
- Biodynamics of the Messinian salinity crisis / Ed. R.H. Benson // *Ibid.* 1976. Vol. 20. P. 1-170.
- Biotic interactions in recent and fossil benthic communities / Ed. M.J.S. Tevesz, P.L. McCall. N.Y.: Plenum press, 1983. 837 p. (Top. Geobiol.; Vol. 3).
- Blanc P.L., Fontugne M.R., Duplessy J.C.** The **time-transgressive** initiation of boreal ice-caps: Continental and oceanic evidence reconciled // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1983. Vol. 42, N 3/4. P. 211-224.
- Bloos G.** Shell beds in the Lower Lias of South Germany - facies and origin // *Cyclic and event stratification*. N.Y.; B.: Springer, 1982. P. 223-239.
- Boeckschoten G.J.** Paleoecology of some Mollusca from the Tielrode sands (Pliocene, Belgium) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1967. Vol. 3, N 3. P. 311-362.
- Boersma A., Premoli-Silva I.** **Paleocene** planktonic foraminiferal **biogeography** and the paleoceanography of the Atlantic Ocean // *Micropaleontology*. 1983. Vol. 29, N 4. P. 355-381.
- Boersma A., Premoli-Silva I.** Terminal Eocene events: Planktonic foraminifera and isotopic evidence // *Terminal Eocene events*. Amsterdam etc.: Elsevier, 1986. P. 213-223.
- Bohn-Havas M.** **Tortonische** Molluskenfauna des **Östlichen** Mecsek-Gebirges // *Ann. Hung. Geol. Inst.* 1973. Vol. 13, fasc. 4. P. 951-1140.
- Bohn-Havas M.** Reconstruction of paleoenvironment of a Miocene area in Hungary based on molluscs // *Ann. Geol. Pays Hellen.* 1984. T. 32. P. 17-23.
- Bohn-Havas M.** A study of Othnangian molluscs **from** the Eastern Borsod basin (N. Hungary) // *Geol. hung. Ser. Paleontol.* 1985. N 48. P. 97-174.
- Bosellini A., Rossi D.** Triassic carbonate buildups of the Dolomites, Northern Italy // *Reefs in time and space*. Rome, 1974. P. 209-233. (Soc. econ. paleontol. and miner. **Spec. publ.**; N 18).
- Bosellini F.R., Russo A.** Stratigraphy and facies of an Oligocene fringing reef (Castro Limestone, Salento Peninsula, Southern Italy) // *Facies*. 1992. Vol. 26. P. 145-165.
- Bosence D.W.J., Pedley M.H.** Sedimentology and **paleoecology** of a Miocene coralline algal biostroma from the Maltese Islands // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1982. Vol. 38, N 1. P. 9-43.
- Bottjer D.J.** Structure of Upper Cretaceous chalk benthic communities, Southwestern Arkansas // *Ibid.* 1981. Vol. 34, N 3/4. P. 225-256.
- Bottjer D.J.** Paleoecology of epizoahs and borings on some Upper Cretaceous chalk oysters from the Gulf Coast // *Lethaia*. 1982. Vol. 15, N 1. P. 75-84.
- Bottjer D.J., Ausich W.I.** Phanerozoic development of tiering in soft substrata suspension-feeding communities // *Paleobiology*. 1986. Vol. 12, N 4. P. 400-420.
- Bottjer D.J., Jablonski D.** **Paleoenvironmental** patterns in the evolution of Post-Paleozoic benthic marine invertebrates // *Palaaios*. 1988. Vol. 3, N 6. P. 540-560.

- Boucot A.J.** Community evolution and rates of cladogenesis // Evolutionary biology. N.Y.: Plenum press, 1978. Vol. 11. P. **545–655**.
- Boucot A.J.** Does evolution take place in an ecological vacuum? II // J. Paleontol. 1983. Vol. 57, N 1. P. 1-30.
- Boucot A.J.** Periodic extinctions within the Cenozoic // Nature. 1988. Vol. 331, N 6155. P. **395–396**.
- Boucot A.J.** Palaeoecology: Evolution of communities // **Palaeobiology: A synthesis**. N.Y.: Blackwell, 1990a. P. 391-394.
- Boucot A.J.** **Phanerozoic** extinctions: How **similar** are they to each other? // Extinction events in Earth history. B. et al.: Springer, 1990b. P. **5–30**. (Lecture notes in Earth sci.; Vol. 30).
- Bourbon M., Graciansky P.C., De Roux M.** Indices **bathymetriques fournis** par les Crinoïdes pedicules * sur le bord de la marge tethysienne: (**Briançonnais** et **subbriançonnais** au Jurassique et au Crétacé) // Bull. Soc. geol. Fr. Ser. 7. 1980. T. 22, N 5. P. 713-718.
- Boyajian G.F.** Phanerozoic trends in background extinction: Consequence of an aging fauna // Geology. 1986. Vol. 14, N 11. P. 955-958.
- Braga J.C., Lopez-Lopez J.R.** **Serpulid** bioconstrictions at the Triassic-Liassic boundary in Southern **Spain** // **Facies**. 1989. Vol. 21. P. 1-10.
- Braga J.C., Martin J.M.** Neogene coralline-algal **growthforms** and their palaeoenvironments in the Almanzora river valley (Almería, S.E. Spain) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1988. Vol. 67, N 3/4. P. 285-303.
- Braga J.C., Martin J.M., Alcaia B.** Coral reefs in coarse-terrigenous **desimentary** environments (Upper **Tortonian**, Granada Basin, southern Spain) // Sediment. Geol. 1990. Vol. 66, N 1/2. P. **135–150**.
- Bralower T.J., Thierstein H.R.** Low productivity and slow deep-water circulation in mid-Cretaceous oceans // Geology. 1984. Vol. 12, N 10. P. **614–618**.
- Bramlette M.N.** Massive extinctions in biota at the end of Mesozoic time // Science. 1965. Vol. 148, N 3678. P. **1698–1699**.
- Bramlette M.N., Martini E.** The great change in calcareous nannoplankton fossils between the Maestrichtian and Danian // Micropaleontology. 1964. Vol. 10, N 3. P. 291-322.
- Brandt K.** Glacioeustatic cycles in the Early **Jurassic**? // Neues Jahrb. Geol. **Paläontol.** Monatsh. 1986. H. 6. S. 257-274.
- Brasier M.D.** An outline history of seagrass communities // Palaeontology. 1975. Vol. 18, N 4. P. 681-702.
- Brasier M.D.** The Cambrian radiation event // The origin of major invertebrate groups. N.Y.: Acad. press, 1979. P. **103–159**.
- Brasier M.D.** **Paleoceanography** and changes in the biological cycling of phosphorus across the Precambrian - Cambrian boundary // Origin and early evolution of the **Metazoa**. N.Y.; L.: Plenum press, 1992. P. **483–523**.
- Brett G.E.** Paleoecology and evolution of marine hard substrate communities: An overview // Palaios. 1988. Vol. 3, N 4. P. **374–378**.
- Breyer R.** Les associations des rudistes du Coniacien de Gattigues (Gard, SE-France) et leurs significations paléocologiques dans le contexte **sédimentaire** // **Zème** Congress **français** de sédimentologie, Paris, **20–22** nov., 1989; Livre resumes. P., 1989. P. 47-50.
- Brinkhuis H., Zachariasse W.J.** **Dinoflagellate** cysts, sealevel changes and planktonic foraminifers across the Cretaceous-Tertiary boundary at El **Haria**, northwest Tunisia // Mar. Micropaleontol. 1988. Vol. **13**, N 2. P. 153-191.
- Bromley R.G., Ekdale A.A.** Composite ichnofabrics and tiering of burrows // Geol. Mag. 1986. Vol. **123**, N 1. P. **59–65**.
- Brookfield M.E.** The palaeoenvironment of the **Abbotsbury** Ironstone (Upper Jurassic) of Dorset // Palaeontology. 1973a. Vol. 16, N 2. P. 261-274.
- Brookfield M.E.** The life and death of *Torquirhynchia incostans* (Brachiopoda, Upper Jurassic) in England // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1973b. Vol. **13**, N 4. P. **241–259**.
- Brooks C.E.P.** Climate through the ages. L., 1926. **321** p.
- Brunton F.R., Dixon O.A.** Siliceous sponge-microbe biotic associations and their recurrence through the Phanerozoic as reefmound constructors // **Palaios**. 1994. Vol. 9, N 4. P. **370–387**.
- Bryan J.R.** A Paleocene coral-algal-sponge **reef** from southwestern Alabama and the ecology of Early Tertiary reefs // **Lethaia**. 1991. Vol. 24, N 4. P. **423–438**.
- Bryan J.R., Jones D.S.** Fabric of the **Cretaceous–Tertiary** marine macrofaunal transition at Bragg, Alabama // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1989. Vol. 69, N 3/4. P. **279–301**.

- Buchardt B.** Oxygen isotope ration from shell material from the Danish Middle Paleocene (Selandian) deposits and their interpretation as paleotemperature indicators // *Ibid.* 1977. Vol. 22, N 3. P. 209–230.
- Budd A.F., Johnson K.G., Edwards J.C.** Miocene coral assemblages in Anguilla, B.W.I., and their implications for the interpretation of vertical succession on fossil reefs // *Palaios*. 1989. Vol. 4, N 3. P. 264–275.
- Buffetau E.** Selective extinctions and terminal Cretaceous events // *Nature*. 1985. Vol. 310, N 5975. P. 276.
- Buffetau E.** Why the Maastrichtian regression did not cause terminal Cretaceous mass extinctions // *Mem. Soc. géol. fr.* 1987. N 150. P. 75–80.
- Bugrova I.J.** The facies zonation and scleractinians of the early Hauterivian reef complex of Biološhoy Balkhan // *Cretaceous Res.* 1990. Vol. 11, N 3. P. 229–236.
- Bujak J.P., Williams G.L.** Dinoflagellate diversity through time // *Mar. Micropaleontology*. 1979. Vol. 4, N 1. P. 1–12.
- Buser S., Ramovš A., Turnšek D.** Triassic reefs in Slovenia // *Facies*. 1982. Vol. 6. P. 15–24.
- Butterfield N.J.** Burgess shale-type fossils from a Lower Cambrian shallow-shelf sequence in north-western Canada // *Nature*. 1994. Vol. 369, N 6480. P. 477–479.
- Caffau M., Pirini R.C., Plenica M., Pugliese N.** Rudist fauna and microfossils of the Late Senonian (Monte Grisa Area, karst of Trieste, Italy) // *Geol. rom.* 1992. Vol. 28. P. 163–171.
- Caldera K., Rampino M.R., Volk T., Zachos J.C.** Biogeochemical modelling at mass extinction boundaries: Atmospheric carbon dioxide and ocean alkalinity at the K/T boundary // *Extinction events in Earth history*. B. etc.: Springer, 1990. P. 333–345. (Lecture notes in Earth sci.; Vol. 30).
- Camoin G., Bernet-Rollande M.C., Philip J.** Rudist-coral frameworks associated with submarine volcanism in the Maastrichtian of the Pachina area (Sicily) // *Sedimentology*. 1988. Vol. 35, N 1. P. 123–138.
- Camoin G., Debrenne F., Gandin A.** Premières images des communautés microbiennes dans le écosystème cambrien // *C.r. Acad. sci. Sér.* 2. 1989. T. 308. N 16. P. 1451–1458.
- Camoin G., Maurin A.-F.** Rôles des micro-organismes (bactéries, cyanobactéries) dans la genèse des "Mud Mound" Exemples du Turonien des Jebels Biréno et Mrhila (Tunisie) // *Ibid.* 1988. T. 307. P. 401–407.
- Camoin G., Philip J., Bernet-Rollande M.-C.** Stratigraphie et paléobiogéographie des récifs à Rudistes du Sénonien supérieur du Sud-Est de la Sicile. Relations avec le volcanisme sous-marin // *C.r. Acad. sci.* 1983. T. 296, N 14. P. 1093–1096.
- Campsie J., Johnson G.L., Jones J.E., Rich J.E.** Episodic volcanism and evolutionary crises // *Eos: Trans. Amer. Geophys. Union*. 1984. Vol. 65, N 45. P. 796–800.
- Carr T.R., Paul R.K., Clark D.L.** Conodont paleoecology and biofacies analysis of the Lower Triassic Haynes Formation in the Cordilleran Miogeocline // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 1984. N 196. P. 283–293.
- Carter B.D.** Echinoid biofacies and lithofacies distributions in the upper Eocene of the Dougherty Plain, Southwestern Georgia // *Southeast. Geol.* 1989. Vol. 30, N 3. P. 175–191.
- Carter R.M.** Adaptations of British Chalk Bivalvia // *J. Paleontol.* 1972. Vol. 46, N 3. P. 325–340.
- Cavelier C., Chateauneuf J.J., Pomerol Ch. et al.** The geological events at the Eocene / Oligocene boundary // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1981. Vol. 36, N 3/4. P. 223–248.
- Chaix Ch., Moisset P., Saint-Martin J.-P.** Reflexions sur les biocénoses et paléobiocénoses en milieu récifal (Messinien d'Algérie) // *Bull. Mes. nat. hist. natur.* 1986. Vol. C8, N 2. P. 219–230.
- Challis G.R.** Miocene echinoid biofacies of the Maltese Islands // *Ann. geol. Pays Hellen. Hors. sér.* 1979. T. 1. P. 253–262.
- Cheetham A.H.** Functional morphology and biofacies distribution of cheilostome Bryozoa in the Danian Stage (Paleocene) of Southern Scandinavia // *Smithsonian Contrib. Paleobiol.* 1971. N 6. P. 1–88.
- Chiési F., Schein E., Roux M.** Variation de la durée du mois synodique enregistrées par la coquille des Pectinidés depuis 200 millions d'années // *C.r. Acad. Sci. Ser.* 2. 1995. Vol. 321, N 5. P. 353–359.
- Chinzei K.** Neogene molluscan faunas in the Japanese Islands: An ecologic and zoogeographic synthesis // *Veliger*. 1978. Vol. 21, N 2. P. 155–170.
- Chinzei K.** Ecological parallelism in shallow marine benthic associations of Neogene molluscan faunas of Japan // *Geobios. Mem. spec.* 1984. N 8. P. 135–143.
- Chinzei K., Iwasaki Y.** Paleoecology of shallow sea molluscan faunas in the Neogene deposits of Northeast Honshu, Japan // *Trans. Proc. Paleontol. Soc. Jap. N.S.* 1967. Vol. 67. P. 93–113.

- Chumakov N.M.** Glacial events of the past and their geological significance // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1985. Vol. 51, N 1/4. P. 319-346.
- Clark D.L.** The Arctic Ocean and **post-Jurassic** paleoclimatology // *Climate in Earth history*. Wash. (D.C.): Nat. Acad. press, 1982. P. 133-138.
- Clark D.L., Kitchell J.A.** Terminal Cretaceous extinctions and the Arctic spillover model // *Science*. 1981. Vol. 212, N4496. P. 577.
- Clemens W.A., Archibald J.D., Hickey L.J.** Out with a whimper not a **bang** // *Paleobiology*. 1981. Vol. 7, N 3. P. 293-298.
- Cloud I.** Metazoan evolution and the origin of the Metazoa // *Evolution and environments*. New Haven; L.: Yale Univ. press, 1968. P. 28-65.
- Coates A.G.** Cretaceous Tethian **coral-rudist** biogeography related to the evolution of the Atlantic Ocean // *Organisms and continents through time*. N.Y., 1973. P. 169-174. (Spec. Pap. in *Palaeontol.*; N 12).
- Coates A.G.** Jamaican Cretaceous coral assemblages and their relationships to rudist frameworks // *Mem. Bur. rech. geol. et minières*. 1977. N 89. P. 336-341.
- Coates A.G., Kaufman E.G.** Stratigraphy and paleontology **paleoenvironment** of a Cretaceous coral thicket, **Lamy, New Mexico** // *J. Paleontol.* 1973. Vol. 47. P. 953-968.
- Cocks L.R.M., McKerrow W.S.** Review of the distribution of the commoner animals in Lower Silurian marine benthic communities // *Palaeontology*. 1984. Vol. 27, N 4. P. 663-670.
- Colbath Sh.L.** Gastropod predation and depositional environment of two molluscan communities from the Miocene Astoria formation at Beverly Beach State Park, Oregon // *J. Paleontol.* 1985. Vol. 59, N 4. P. 849-869.
- Collins D., Briggs D., Conway Morris S.** New Burgess shale fossil sites reveal Middle Cambrian faunal complex // *Science*. 1983. Vol. 222, N 4620. P. 163-167.
- Collins L.S.** The faunal structure of a mid-Cretaceous rudist reef core // *Lethaia*. 1988. Vol. 21, N 3. P. 271-280.
- Conway Morris S.** Cambrian **Lagerstätten**: Their distribution and significance // *Philos. Trans. Roy. Soc. London. B*. 1985. Vol. 311, N 1148. P. 49-65.
- Conway Morris S.** The community structure of the Middle Cambrian Phyllopod bed (Burgess Shale) // *Palaeontology*. 1986. Vol. 29, N 3. P. 423-467.
- Conway Morris S.** Burgess shale faunas and the Cambrian explosion // *Science*. 1989a. Vol. 246, N 4928. P. 339-346.
- Conway Morris S.** The persistence of Burgess shale-type faunas // *Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth Sci.* 1989b. Vol. 80, N 3/4. P. 271-283.
- Conway Morris S.** Late **Precambrian-Early Cambrian** Metazoan diversification // *Palaeobiology: A synthesis*. Oxford: Blackwell, 1990. P. 30-36.
- Conway Morris S., Bengtson S.** Cambrian predators: Possible evidence from boreholes // *J. Paleontol.* 1994. Vol. 68, N 1. P. 1-23.
- Conway Morris S., Peel J.S., Higgins A.K. et al.** Burgess shale-like fauna from the Lower Cambrian of North Greenland // *Nature*. 1987. Vol. 326, N 6109. P. 181-183.
- Cooper M.R.** Eustacy during the Cretaceous; its implications and importance // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1977. Vol. 22. P. 1-60.
- Copper P.** **Frasnian / Famenian mass extinction and cold-water oceans** // *Geology*. 1986. Vol. 14, N 10. P. 835-839.
- Copper P.** Ecological succession in Phanerozoic reef ecosystems: Is it real? // *Palaios*. 1988. Vol. 3, N 2. P. 136-151.
- Copper P.** Organisms and carbonate substrates in marine environments // *Geosci. Canada*. 1992. Vol. 19, N 3. P. 97-112.
- Corliss B.H., Aubry M.P., Berggren W.A. et al.** The Eocene / Oligocene boundary event in the deep sea // *Science*. 1984. Vol. 226, N 4676. P. 806-810.
- Courtillot V.** Mass extinctions in the last 300 million years: One impact and seven flood basalts? // *Isr. J. Earth Sci.* 1994. Vol. 43, N 3/4. P. 255-266.
- Courtillot V.E., Cisowski S.** The Cretaceous-Tertiary boundary events: External or internal causes? // *Eos: Trans. Amer. Geophys. Union*. 1987. Vol. 68, N 14. P. 193-200.
- Cowen R.** The role of algal symbiosis in reefs through time // *Palaios*. 1988. Vol. 3, N 2. P. 221-227.
- Crame J.A.** Late Mesozoic bipolar bivalve faunas // *Geol. Mag.* 1986. Vol. 123, N 6. P. 611-618.
- Crame J.A.** *Palaeoecology: Trophic structure* // *Palaeobiology: A synthesis*. Oxford: Blackwell, 1990. P. 385-391.

- Cretaceous-Tertiary** boundary events symposium / Ed. W.K. Christensen, T. Birkelund. Copenhagen, 1979.
- Cretaceous-Tertiary** extinctions and possible terrestrial and extraterrestrial causes // *Syllogeus*. 1982. N 39. P. 1-151.
- Crimes T.R., Fedonkin M.A. Evolution and dispersal of deepsea traces // *Palaios*. 1994. Vol. 9, N 1. P. 74-93.
- Crnjaković M., Plitkomorski sedimenti donje krede planine Medvednice // *Acta geol. (SERJ)*. 1989. Vol. 19, N 2. P. 61-93.
- Crocket J.H., Officer Ch.B., Wezel F.C., Johnson G.D. Distribution of noble metals across the Cretaceous - Tertiary boundary at Gubbio, Italy: Iridium variation as a constraint on the duration and nature of Cretaceous / Tertiary boundary events // *Geology*. 1988. Vol. 16, N 1. P. 77-80.
- Croft M., Shaak G.D. Ecology and stratigraphy of the echinoids of the Ocala Limestone (Late Eocene) // *Tulane Stud. Geol. Paleontol.* 1985. Vol. 18, N 4. P. 127-143.
- Crumière J.-P., Crumière-Airaud Ch. Sedimentary records around the Cenomanian / Turonian oceanic anoxic event (C.T.O.A.E.) on the northern Tethyan marain // *Geochronique*. 1989. N 30. P. 49.
- Cubaynes R. Place respective des communautés de pectinidés et de gryphées dans les sequences klüpfeliennes du Domérien du Quercy // *Geobios. Mém. spéc.* 1984. N 8. P. 39-45.
- Cuffey J. Bryozoan contributions to reefs and bioherms through geologic time // *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Stud. Geol.* 1977. N 4. P. 181-194.
- Cugny P. Analyse des données multidimensionnelles et discrimination entre fossiles allochtones et autochtones: Exemples dans divers paléoenvironnements du Crétacé inférieur de la péninsule Ibérique et d'Afrique du Nord // *Bull. Mus. nat. hist. natur.* 1986. Vol. C8, N 2. P. 185-193.
- Cuif J.-P. R61e des solérosponges dans la faune récifale du Trias des dolomites (Italie du Nord) // *Geobios*. 1974. T. 7, N 2. P. 139-153.
- Czapowski G., Studencka B. Studium desymentologiczno-paleontologiczne osadów barierowych dolnego sarmatu w rejonie Chmielnika południowe obrzeżenie gor Świetokrzyskich // *Prz. geol.* 1990. T. 38, N 3. P. 117-127.
- Dabrio C.J., Esteban M., Martin J.M. The coral reef of Nijar, Messinian (Uppermost Miocene), Almeria Province S.E. Spain // *J. Sediment. Petrol.* 1982. Vol. 51, N 2. P. 521-539.
- Daley B. Marinoinvertebrate assemblages from the Bembridge Marls (Oligocene) of the Isle of Wight, England, and their environmental significance // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1972. Vol. 11, N 1. P. 11-32.
- Damborenea S.E. Early Jurassic bivalvia of Argentina. Pt 2. Superfamilies Pteriacea, Buchiacea and part of Pectinacea // *Palaeontographica A*. 1987. Vol. 99, N 4/6. P. 113-216.
- Demarcq G. Importance des megafaunes marines benthiques dans l'évolution paléothermique de la Méditerranée au Neogene // *Ann. Geol. Pays Hellen.* 1984a. T. 32. P. 87-95.
- Demarcq G. Bioprovinces et migrations au cours du Neogene en Méditerranée d'après les megafaunes marines benthiques // *Ibid.* 1984b. T. 32. P. 271-280.
- Demarcq G. Paleothermic evolution during the Neogene in Mediterranean through the marine megafauna // *Ann. Inst. Geol. Publ. Hung.* 1987. Vol. 70. P. 371-375.
- Demarcq G. The serravallian crisis in Mediterranean: A paleobiological appoint to the "Nemesis" periodic impacts // *Global events and Neogene evolution Mediterr.: IX Congr. RCMNS, Barcelona, Nov. 19-24, 1990: Abstr. Sabadell, 1990. P. 125-126.*
- Demarcq G., Balleisio R., Rage J.-C. et al. Données paléoclimatiques du Néogène de la vallée du Rhône (France) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1983. Vol. 42, N 3/4. P. 247-272.
- Demarcq G., Demarcq H. Découverte d'un biostrome recent a Crassostrea (Bivalves) dans une mangrove du Senegal // *C.r. Acad. sci. Sér. 2*. 1990. T. 310. P. 651-654.
- Dercourt J., Foucault A., Renard M. Liaisons entre les phenomenes globaux, les changements de milieu et les grandes crises du monde vivant // *Bull. Cent. rech. explor.-prod. Elf-Aquitaine*. 1986. Vol. 10, N 2. P. 285-311.
- De Ricqlès A. Un "big bang" zoologique au Cambrien? // *Recherche*. 1992. T. 23, N 240. P. 224-227.
- Dhondt A.V. The unusual cenomanian oyster *Psychodonte bauriculatum* // *Geobios. Mém. spec.* 1984. N 8. P. 53-61.
- D'Hondt S. The impact of the Cretaceous-Tertiary boundary // *Palaios*. 1994. Vol. 9, N 3. P. 1-111.
- D'Hondt S., Pilson M.E.Q., Sigurdsson H. et al. Surface-water acidification and extinction at the Cretaceous - Tertiary boundary // *Geology*. 1994. Vol. 22, N 11. P. 983-986.

- Dodd J.R., Stanton R.J., Jr.** Paleosalinites within a Pliocene bay, Kettleman Hills, California: A study of the resolving power of isotopic and faunal techniques // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1975. Vol. 85, N 1. P. 51–64.
- Dohmann C.** Mikrofaziell-palokologische Analyse eines Algen-Schwamm-Bioherms aus dem mittleren Oxford von Sengenthal // *Mitt. Bayer. Staatssamml. Palaontol. und hist. Geol.* 1991. N 31. S. 3–25.
- Donovan D.T., Jones E.J.W.** Causes of world-wide changes in sea level // *J. Geol. Soc. London.* 1979. Vol. 136, pt 2. P. 187–192.
- Donovan S.K.** Indium anomalous no longer? // *Nature.* 1987. Vol. 326, N 6111. P. 331–332.
- Donovan S.K.** Mass extinctions: Astronomical or earthly causes? // *Rocks and Miner.* 1989. Vol. 64, N 6. P. 463–466.
- Downie C.** The geological history of the microplankton // *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 1967. Vol. 1, N 1/4. P. 269–281.
- Doyle P.** Lower Jurassic - Lower Cretaceous Belemnite biogeography and development of the Mesozoic Boreal realm // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1987. Vol. 61, N 3/4. P. 237–254.
- Dresnay R. du.** Le milieu récifal fossile du Jurassique inférieur (Lias) dans le domaine des Chaînes atlasiques du Maroc // *Mém. Bur. Rech. géol. et minières.* 1977. N 89. P. 296–312.
- Dronov V., Gazdzicki A., Melnikova G.** Die triadischen Riffe im südostlichen Pamir // *Facies.* 1982. Vol. 6. P. 107–128.
- Droser M.L., Bottjer DJ.** Trends in depth and extent of bioturbation in Cambrian carbonate marine environments, western United States // *Geology.* 1988. Vol. 16, N 3. P. 233–236.
- Droser M.L., Bottjer DJ.** Ordovician increase in extent and depth of bioturbation: Implications for understanding early Paleozoic ecospace utilization // *Geology.* 1989. Vol. 17, N 9. P. 850–852.
- Duff K.L.** Palaeoecology of a bituminous shale - the Lower Oxford Clay of central England // *Palaeontology.* 1975. Vol. 18, N 3. P. 443–482.
- Dullo W.-Ch., Lein R.** Facies and environment of the Leckkogel beds (Carnian; Alps) // *Facies.* 1982. Vol. 6. P. 25–36.
- Dzik J.** Some terebratulid populations from the Lower Kimmeridgian of Poland and their relations to the biotic environment // *Acta palaeontol. pol.* 1979. Vol. 24, N 4. P. 473–492.
- Dzik J.** Evolution of 'small' shelly fossils" assemblages of the Early Paleozoic // *Ibid.* 1994. Vol. 39, N 3. P. 247–313.
- Edson G.M.** The ancient Atlantic reef trend // *Ocean'88: Proc.: Partnership mar. interests, Baltimore, Md., Oct. 31 - Nov. 2, 1988. N.Y., 1988. Vol. 1. P. 219–222.*
- Ekdale A.A., Bromley R.C.** Sedimentology and ichnology of the Cretaceous-Tertiary boundary in Denmark: Implications for the causes of the terminal Cretaceous extinction // *J. Sediment. Petrol.* 1984. Vol. 54, N 3. P. 681–703.
- El Arabi H., Canerot J., Charrière A.** Dynamique récifale et tectonique distensive en blocs bascules: l'exemple des récifs liasiques du bloc du Guigou (Causse moyen atlasique - Maroc) // *Arch. sci.* 1987. Vol. 40, N 3. P. 259–271.
- Elder W.P.** The paleoecology of the Cenomanian-Turonian (Cretaceous) stage boundary extinction at Black Mesa, Arizona // *Palaios.* 1987. Vol. 2, N 1. P. 24–40.
- Elder W.P.** Molluscan extinction patterns across the Cenomanian-Turonian stage boundary in the western interior of the United States // *Paleobiology.* 1989. Vol. 15, N 3. P. 299–320.
- Eldredge N.** Stability, diversity and speciation in Paleozoic epeiric seas // *J. Paleontol.* 1974. Vol. 48, N 3. P. 540–548.
- Eliuk L.S.** Siliceous sponge communities, biological zonation, and Recent sea-level change on the Arctic margin: Ice Island results: Discussion // *Canad. J. Earth Sci.* 1991. Vol. 28, N 3. P. 459–462.
- Emiliani C., Kraus E.B., Shoemaker E.M.** Sudden death at the end of the Mesozoic // *Earth and Planet. Sci. Lett.* 1981. Vol. 55, N 3. P. 317–334.
- Enos P.** Reefs, platforms, and basins of middle Cretaceous in northeast Mexico // *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 1974. Vol. 58, N 5. P. 800–809.
- Erikson D.J., III, Dickson S.M.** Global trace-element biogeochemistry at the K/T boundary: Oceanic and biotic response to a hypo-thetical meteorite impact // *Geology.* 1987. Vol. 15, N 11. P. 1014–1017.
- Erwin D.H.** Carboniferous-Triassic gastropod diversity patterns and the Permo-Triassic mass extinction // *Paleobiology.* 1990a. Vol. 16, N 2. P. 187–203.

- Erwin D.H.** Mass extinction: Events: End-Permian // **Palaeobiology**: A synthesis. Oxford etc.: Blackwell, 1990b. P. 187-194.
- Envin D.H.** The great Paleozoic crisis: Life and death in the Permian. N.Y.: Columbia Univ. press, 1993. 327 p.
- Envin D.H., Valentine J.W., Sepkoski J.J., Jr.** A comparative study of diversification events: The early Paleozoic versus the Mesozoic // *Evolution*. 1987. Vol. 41, N 6. P. 1177-1186.
- Esteban M.** Significance of the Upper Miocene coral reefs of the Western Mediterranean // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1979/1980. Vol. 29, N 12. P. 169-188.
- Estes J.A., Stenberg P.D.** Predation, herbivory, and kelp evolution // *Paleobiology*. 1988. Vol. 14, N 1. P. 19-36.
- Etter W.** Benthic diversity patterns in J₂ oxygenation gradients: An example from the Middle Jurassic of Switzerland // **Lethaia**. 1995. Vol. 28, N 3. P. 253-270.
- Extinction events in Earth history / Ed. E.G. Kauffman, O.H. Walliser, B. etc.: Springer, 1990. 432 p. (Lecture notes, in Earth sci.; Vol. 30).
- Fatrius F., Friedrichsen H., Jacobshagen V.** Paläotemperaturen und Paläoklimat in Obertrias und Lias der Alpen // **Geol. Rdsch.** 1970. Bd. 59, H. 2. S. 805-826.
- Fagerstrom J.A.** A structural model for reef communities // *Palaios*. 1988. Vol. 3, N 2. P. 217-220.
- Fagerstrom J.A.** The history of Devonian - Carboniferous reef communities: Extinctions, effects, recovery // **Facies**. 1994. Vol. 30. P. 177-192.
- Farrow C.E.** Bathymetric zonation of Jurassic trace fossils from the coast of Yorkshire, England // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1966. Vol. 2, N 2. P. 103-151.
- Feldman R.M.** Stratigraphy and paleoecology of the Fox Hills Formation (Upper Cretaceous) of North Dakota // *North Dak. Geol. Surv. Bull.* 1972. Vol. 61. P. 1-65.
- Feldman R.M., Palubniak D.S.** Palaeoecology of Maestrichtian oyster assemblages in the Fox Hills Formation // **Geol. Assoc. Canada. Spec. Pap.** 1975. N 13. P. 211-233.
- Fernandez-Mendiola P.A.** Microfacies types in Aptian-Albian carbonate platforms, central Basque-Cantabrian basin, Northern Spain // **KOBIE**. 1988. N 17. P. 25-47.
- Fernandez-Mendiola P.A., Garcia-Mondejar J.** Sedimentation of a Lower Cretaceous (Aptian) coral mound complex, Zaraya Mountains, northern Spain // *Geol. Mag.* 1989. Vol. 126, N 4. P. 423-434.
- Fischer A.G.** Brackish oceans as the cause of the Permo-Triassic marine faunal crisis // *Problems in paleoclimatology*. L. etc.: Interscience, 1964. P. 566-577.
- Fischer A.G.** Reefs of the Alpine Triassic // **J. Paleontol.** 1969. Vol. 43, N 3. P. 887.
- Fischer A.G.** Climatic oscillation in the biosphere // *Biotic crises in ecological and evolutionary time*. N.Y.: Acad. press, 1981. P. 103-131.
- Fischer A.G.** The two Phanerozoic supercycles // *Catastrophes and Earth history: The new uniformitarianism*. Princeton: Princeton Univ. press, 1984. P. 129-150.
- Fischer A.G., Arthur M.A.** Secular variations in the pelagic realm // **Soc. Econ. Paleontol. Miner. Spec. Publ.** 1977. Vol. 25. P. 19-50.
- Flessa K.W., Thomas R.H.** Modelling the biogeographic regulation of evolutionary rates // *Phanerozoic diversity pattern: Profiles in macroevolution*. Princeton: Princeton Univ. press, 1985. P. 355-376.
- Floris S.** The coral bankes of the Danian of Denmark // *Acta palaeontol. pol.* 1980. Vol. 25, N 34. P. 531-540.
- Flügel E.** Paleocology and microfacies of Permian, Triassic and Jurassic algal communities of platform and reef carbonates from the Alps // *Bull. Centres rech. explor.-prod. Elf-Aquitaine*. 1979. Vol. 3, N 2. P. 569-587.
- Flügel E.** Evolution of Triassic reefs: Current concepts and problems // *Facies*. 1982. Vol. 6. P. 297-328.
- Flügel E., Flügel-Kahler E.** Phanerozoic reef evolution: Basic questions and data base // *Ibid.* 1992. Vol. 26. P. 167-278.
- Flügel E., Flügel-Kahler E., Martin J.M., Martin-Algarra A.** Middle Triassic reefs from Southern Spain // *Ibid.* 1984. Vol. 11. P. 173-218.
- Flügel E., Kochansky-Devidé V., Ramovš A.** A Middle Permian calcisponge (algal) cement reef: Straža near Bled, Slovenia // *Ibid.* 1984. Vol. 10. P. 179-256.
- Flügel E., Stanley G.D.** Reorganization, development, and evolution of post-Permian reefs and reef organisms // *Palaeontographic, buildup: Evolution during the Ladinian and Carnian* // *Riv. ital. paleontol.* 1980. Vol. 86, N 3. P. 469-542.

- Fois E., Gaetani M.* The recovery of reef-building communities and role of Chidarians in carbonate sequences of the Middle **Triassic** (Anisian) in the Italian Dolomites // *Palaeontogr. Amer.* 1984. Vol. 54. P. 191-200.
- Forman M.J., Schlanger S.O.* Tertiary reef and associated limestone facies from **Louisiana** and Guam // *J. Geol.* 1957. Vol. 65, N 6. P. 611-627.
- Fossils and **climate** / Ed. **P.J. Brenchley**. Chichester. etc.: Wiley, 1984.
- Foster R.J.* Eocene **echinoids** and the Drake Passage // *Nature*. 1980. Vol. 249, N 5459. P. 751.
- Frakes L.A.* Mesozoic - Cenozoic climatic history and causes of the glaciation // **Mesozoic** and Cenozoic Oceans. Wash. (D.C.): Boulder (**Colo.**), 1986. P. 33-48.
- Frakes L.A., Francis J.E.* A guide to Phanerozoic cold polar climates from high-latitude ice-rifting in the Cretaceous // *Nature*. 1988. Vol. 333, N 6173. P. 547-549.
- Freneix S.* Faunes de bivalves du Senonien de Nouvelle-Calédonie: Analyses **paléobiogéographique, biostratigraphique, paléocéologique** // *Ann. paléontol. Invertébrés*. 1981. T. 67, fasc. 1. P. 13-32.
- Freneix S., Saint-Martin J.-P., Moissette P.* Huitres du Messinien d'Oranie (**Algérie** Occidentale) et paléobiologie de l'ensemble de la faune de bivalves // *Bull. Mus. nat. hist. natur.* 1988. T. 10. P. 1-21.
- Frey R.W.* Paleoecology and depositional environment of Fort Hays limestone member, Niobrara Chalk (Upper Cretaceous), westcentral Kansas // *Paleontol. Contrib. Univ. Kans.* 1972. Art. 58. P. 1-72.
- Freytet P.* Édifices **récifaux développés** dans un environnement **détritique**: exemple des biostromes à **Hippurites** (Rudistes) du Senonien inférieur du sillon languedocien (région de **Narbonne**, Sud de la France) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1973. Vol. 13, N 1. P. 65-67.
- Friebe J.G.* Temperature brackish water **serpulid-bryozoan-forminiferal** biostromes from a Rocky Shore (Middle Miocene, Austria) // *Terra nova*. 1993. T. 5, suppl. 1. P. 11.
- Frost S.H.* Cenozoic reef systems of Caribbean: Prospects for paleoecology synthesis // *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Stud. Geol.* 1977. Vol. 4. P. 93-109.
- Fursich F.T.* **Härtunde** und Kondensation im Dogger von Calvadov // *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.* 1971. Bd. 138, N 3. S. 313-342.
- Fursich F.T.* Trace fossils as environmental indicators in the Corallian of England and Normandy // *Lethaia*. 1975. Vol. 8, N 2. P. 151-172.
- Fursich F.T.* Fauna-substrate relationships in the Corallian of England and Normandy // *Ibid.* 1976a. Vol. 9, N 4. P. 343-356.
- Fursich F.T.* The use of **macroinvertebrate** associations in interpreting Corallian (Upper Jurassic) environments // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 1976b. Vol. 20, N 3. P. 235-256.
- Fursich F.T.* Corallian (Upper Jurassic) marine **benthic** associations from England and Normandy // *Palaeontology*. 1977. Vol. 20, N 2. P. 337-385.
- Fursich F.T.* Salinity - controlled benthic associations from the Upper Jurassic of Portugal // *Lethaia*. 1981. Vol. 14, N 3. P. 203-223.
- Fursich F.T.* Rhythmic bedding and shell bed formation in the Upper Jurassic of East Greenland // *Cyclic and event stratification*. B.; N.Y.: Springer, 1982. P. 223-239.
- Fursich F.T.* Distribution patterns of benthic associations in offshore shelf deposits (Upper Jurassic, Central East Greenland) // *Geobios. Mém. spec.* 1984a. N 8. P. 75-84.
- Fursich F.T.* Palaeoecology of boreal invertebrate faunas from the Upper Jurassic central East Greenland // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1984b. Vol. 48, N 24. P. 309-364.
- Fursich F.T.* Benthic macroinvertebrate associations from the Boreal Upper Jurassic of Milne Land, central East Greenland // *Crønlund Geol. Unders. Bull.* 1984c. N 149. P. 1-72.
- Fursich F.T.* Paleoecology and evolution of Mesozoic **salinitycontrolled** benthic macroinvertebrate associations // *Lethaia*. 1993. Vol. 26, N 4. P. 327-346.
- Fursich F.T., Freytag S., Röhl J., Schmid A.* Palaeoecology of benthic associations in **salinity-controlled** marginal marine environments: Examples from the lower Bathonian (Jurassic) of the **Causses** (Southern France) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1995. Vol. 113, N 24. P. 135-172.
- Fursich F.T., Jablonski D.* Late Triassic naticid drillholes: Carnivorous gastropods gain a major adaptation but fail to radiate // *Science*. 1984. Vol. 224. P. 78-80.
- Fursich F.T., Kauffman E.C.* Palaeoecology of marginal marine sedimentary **cyclas** in the Albian Bear River formation on southwestern Wyoming (USA) // *Palaeontology*. 1984. Vol. 27, N 3. P. 501-536.

- Fürsich F.T., Kennedy W.J., Palmer T.J.** Trace fossil at a **regional** discontinuity surface: The Austin-Taylor (Upper Cretaceous) contact in central Texas // *J. Paleontol.* 1981. Vol. 55, N 3. P. 537-551.
- Fursich F.T., Kirkland J.I.** Biostratigraphy and paleoecology of a Cretaceous brackish lagoon // *Palaios*. 1986. Vol. 1. P. 543-560.
- Fursich F.T., Oschmann W.** Storm shell beds of *Nanogyra virgula* in the Upper Jurassic of France // *Neues Jb. Geol. und Paläontol.* Abh. 1986. Bd. 172, N 2. S. 141-161.
- Fursich F.T., Palmer T.J.** Open Crustacean burrows associated with **hardgrounds** in the Jurassic of the Cotswolds, England // *Proc. Geol. Assoc.* London. 1975. Vol. 86, pt 2. P. 171-181.
- Fursich F.T., Schmidt-Kittler N., Ramalho M.** Biofacies analysis of Upper Jurassic marginally marine environments of Portugal. 1. The carbonate dominated facies at Cobo Espichel, Estremadura // *Geol. Rdsch.* 1980. Bd. 69, H. 3. S. 943-981.
- Fursich F.T., Sykes R.M.** Palaeobiogeography of the European Boreal realm during Oxfordian (Upper Jurassic) times: A quantitative approach // *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.* 1977. Bd. 155, H. 2. S. 137-161.
- Fursich F.T., Wendt J.** Biostratigraphy and paleoecology of the Cassian Formation (Triassic) of the Southern Alps // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1977. Vol. 22, N 4. P. 257-323.
- Fursich F.T., Werner W.** Salinity zonation of **benthic** associations in the Upper Jurassic of the Lusitanian basin (Portugal) // *Geobios. Mém. spéc.* 1984. N 8. P. 85-92.
- Fursich F.T., Werner W.** Benthic associations and their environmental significance in the Lusitanian basin (Upper Jurassic, Portugal) // *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.* 1986. Bd. 172, N 3. S. 271-329.
- Fursich F.T., Werner W.** Palaeoecology of coralline spongecoral meadows from the Upper Jurassic of Portugal // *Paläontol. Ztsshr.* 1991. Bd. 65, N 1/2. S. 35-69.
- Gaemers P.A.M.** Biostratigraphy, paleoecology and paleogeography of the mainly marine Ager Formation (Late Paleocene - Early Eocene) in the **Tremp** Basin, central-south Pyrenees, Spain // *Leidse Geol. Meded.* 1978. Vol. 51, N 2. P. 151-231.
- Gaetani M., Fois E., Jadoul F., Nicora A.** Nature and evolution of Middle Triassic carbonate buildups in the Dolomites (Italy) // *Mar. Geol.* 1981. Vol. 44. P. 25-57.
- Gaetani M., Gorza M.** The Anisian (Middle Triassic) carbonate bank of **Camorelli** (Lombardy, Southern Alps) // *Facies.* 1989. Vol. 21. P. 41-56.
- Gallard C.** Les formations à Spongiaires des **calcaires lites** (Oxfordien supérieur du Jura méridional) // *Doc. Lab. Fac. Sci. Lyon.* 1971. N 45. P. 19-130.
- Gaillard C., Rio M., Rolin Y., Roux M.** Fossil chemosynthetic communities related to vents or seeps in sedimentary basins: The **pseudobioherms** of southeastern France compared to other world examples // *Palaios*. 1992. Vol. 7, N 4. P. 461-465.
- Gaillard Ch., Rolin Y.** **Paléoiopcaenoses** susceptibles d'être liées à des soires sous-marines en milieu sédimentaire. L'exemple des **pseudobiohermes** des **Terres Noires** (S.E. France) et des tepee buttes de la Pierre Shale Formation (Colorado, USA) // *C.r. Acad. sci. Sér.* 2. 1986. T. 303, N 16. P. 1503-1508.
- Gallagher W.B.** Selective extinction and survival across the Cretaceous / Tertiary boundary in the northern Atlantic Coastal Plain // *Geology.* 1991. Vol. 19, N 10. P. 957-970.
- Ganapathy R.** A major meteorite impact on the Earth 65 million years ago: Evidence from the Cretaceous - Tertiary boundary clay // *Science.* 1980. Vol. 209, N 4459. P. 921-923.
- Ganapathy R.** Evidence for a major meteorite impact on the earth 34 million years ago: Implication for Eocene extinctions // *Ibid.* 1982. Vol. 216, N 4548. P. 885-886.
- Garcia-Hernandez M.** Biozonation du **Crétacé inférieur** à l'aide des **foraminifères benthiques** et des algues **Dasycladacées** dans le **Prébétique** occidental (**Cordillères bétiques**, Espagne) // *Geobios.* 1981. T. 14, N 2. P. 261-267.
- Garrison R.E., Kennedy W.J., Palmer T.J.** Early lithification and hardgrounds in Upper Albian and **Cenomanian calcarenites**, Southwest England // *Cretaceous Res.* 1987. Vol. 8, N 2. P. 103-140.
- Gartner S., Keany J.** The terminal Cretaceous event: A geologic problem with an oceanographic solution // *Geology.* 1978. Vol. 6. P. 708-712.
- Gartner S., McGuirk J.P.** Terminal Cretaceous extinction: Scenario for a catastrophe // *Science.* 1979. Vol. 206, N 4424. P. 1272-1276.
- Ghiold J.** The sponges that spanned Europe // *New Sci.* 1991. Vol. 129, N 1754. P. 58-62.
- Ghose B.K.** Paleoecology of the **Cenozoic reefal foraminifers** and algae - a brief review // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1977. Vol. 22, N 3. P. 231-256.

- Gili E.* Palaeoecological significance of **rudist** constructions: A case study from **les Collades de Basturs** (Upper **Cretaceous, South-Central Pyrenees**) // **Geol. rom.** 1992. Vol. 28. P. 319-325.
- Ginsburg L.* **Régressoires marines ou catastrophes cosmiques: comment juger les théories sur l'extinction des Dinosaurés** // **Bull. Cent. rech. explor.-prod. Elf-Aquitaine.** 1986. Vol. 10, N 2. P. 433-436.
- Gontsharova I.A., Popov S.V.* **Paleogeographic connections of the Eastern Paratethys in the early Miocene based on molluscs** // **Glob. events and Neogene evol.** **Mediten.:** IX Congr. RCMNS, Barcelona, Nov. 19-24, 1990: Abstr. Sabadell, 1990. P. 163-164.
- Gordon W.A.* **Biogeography of Jurassic Foraminifera** // **Bull. Geol. Soc. Amer.** 1970. Vol. 81, N 6. P. 1689-1704.
- Gordon W.A.* Marine life and ocean surface currents in the Cretaceous // **J. Geol.** 1973. Vol. 81, N 3. P. 269-284.
- Gordon W.A.* Origin of the Mesozoic boreal realm // **Geol. Mag.** 1975. Vol. 112, N 2. P. 199-201.
- Gordon W.A.* Ammonoid provincialism in space and time // **J. Paleontol.** 1976. Vol. 50, N 3. P. 521-535.
- Griffi K., Chapman D.J.* Survival of phytoplankton under prolonged darkness: Implications for the Cretaceous-Tertiary boundary darkness hypothesis // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1988. Vol. 67, N 34. P. 305-314.
- Griffi K., Chapman D.J.* Modeling **Cretaceous-Tertiary** boundary events with extant photosynthetic plankton: Effects of impact-related acid rain // **Lethaia.** 1990. Vol. 23, N 4. P. 379-383.
- Grigg R.W.* **Paleoceanography of Coral reefs in the Hawaiian-Emperor chain** // **Science.** 1988. Vol. 240, N 4860. P. 1737-1743.
- Grosheny D., Babiot J.-F.* **Paléocéologie des associations d'ostracodes d'une formation carbonatée a rudistes en environnement péri-deltaïque: l'exemple du santonien de la Cadière d'Azur (Sud-Est France)** // **Mar. Micropaleontol.** 1989. T. 13, N 4. P. 375-386.
- Grosheny D., Philip J.* **Dynamique biosédimentaire de banes a rudistes dans un environnement pérideltaïque: la formation de la Cadière d'Azur (Santonien, SE France)** // **Bull. Soc. géol. France.** 1989. T. 5, N 6. P. 1253-1269.
- Gruszczynski M.* Ecological succession in Upper Jurassic hardgrounds from Central Poland // **Acta palaeontol. pol.** 1979. Vol. 24, N 4. P. 429-450.
- Gruszczynski M.* Hardgrounds and ecological succession in the light of early diagenesis (Jurassic, Holy Cross Mts., Poland) // **Ibid.** 1986. Vol. 31, N 34. P. 163-212.
- Gundo If E.* Fauna, **Ökologie** and Stratigraphie der mittelsantonien **Schreibkreide von Lägerdorf (SW-Holstein)** // **Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg.** 1966. H. 35. S. 115-150.
- Gutowski J., Machalski M.* A new littoral locality within the Middle Miocene (Badenian) **Korytnica Basin (Holy Cross Mountains, Central Poland)** // **Acta geol. pol.** 1984. Vol. 34, N 3/4. P. 195-201.
- Gwinner M.P.* Origin of the Upper Jurassic limestones of the Swabian Alb (Southwest Germany) // **Contrib. Sedimentol.** 1976. N 5. P. 1-75.
- Gygi R., Persoz F.* The epicontinental sea of Swabia (**southern Germany**) in the Late Jurassic - factors controlling sedimentation // **Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.** 1987. Bd. 176, N 1. S. 49-65.
- Hagdorn H.* The Bank der **kleinen Terebrateln** (Upper Muschelkalk, Triassic) near Schwabisch Hall (**SW-Germany**) - a tempestite condensation horizon // **Cyclic and event stratification. B.; N.Y.:** Springer, 1982. P. 263-285.
- Hallam A.* A sedimentary and faunal study of the Blue Lias of Dorset and Glamorgan // **Philos. Trans. Roy. Soc. London.** 1960. Vol. 243. P. 44.
- Hallam A.* **Brachiopod** life assemblages from the marlstone rock-bed of Leicestershire // **Palaeontology.** 1961a. Vol. 4, pt 4. P. 653-659.
- Hallam A.* Cyclothem, transgressions and faunal change in the Lias of **North-West Europe** // **Trans. Edinburgh Geol. Soc.** 1916b. Vol. 18, pt 2. P. 124-174.
- Hallam A.* Brachiopod life assemblages from the Marlstone Rock bed of Leicestershire // **Palaeontology.** 1962. Vol. 4, pt 4. P. 653-659.
- Hallam A.* An environmental study of the Upper **Domerian** and Lower Toarcian in Great Britain // **Philos. Trans. Roy. Soc. London. B.** 1967. Vol. 252. P. 393-445.
- Hallam A.* Faunal realms an facies in the **Jurassic** // **Palaeontology.** 1969a. Vol. 12, pt 1. P. 1-18.
- Hallam A.* **Tectonism** and eustasy in the Jurassic // **Earth-Sci. Rev.** 1969b. Vol. 5, N 1. P. 45-68.
- Hallam A.* Provinciality in Jurassic faunas in relations to facies and **palaeogeography** // **Faunal provinces in space and time.** Liverpool: Seel House press, 1971a. Vol. 4. P. 129-152. (**Geol. J. Spec. iss.**).

- Hallam A.** Facies analysis of the Lias in West Central Protugal // *Neues Jb. Geol. und Paläontol.* Abh. 1971b. Bd. 139, H. 2. S. 226–265.
- Hallam A.** Diversity and density characteristics of Pliensbachian–Toarcian molluscan and brachiopod faunas of the North Atlantic margins // *Lethaia*. 1972. Vol. 5, N 4. P. 389–412.
- Hallam A.** Jurassic environments. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1975a. Vol. 9. 269 p.
- Hallam A.** Coral patch reefs in the Bajocian (Middle Jurassic) of Lorraine // *Geol. Mag.* 1975b. Vol. 112, N 4. P. 383–392.
- Hallam A.** Stratigraphic distribution and ecology of European Jurassic bivalves // *Lethaia*. 1976. Vol. 9, N 3. P. 245–259.
- Hallam A.** Jurassic bivalve biogeography // *Paleobiology*. 1977. Vol. 3, N 1. P. 58–73.
- Hallam A.** Eustatic cycles in the Jurassic // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1978. Vol. 23, N 12. P. 1–32.
- Hallam A.** The end-Triassic bivalve extinction event // *Ibid.* 1981a. Vol. 35, N 1. P. 1–44.
- Hallam A.** Relative importance of plate movements eustasy, and climate in controlling major biogeographical changes since the Early Mesozoic // *Vicariance biogeography: A critique*. N.Y.: Columbia Univ. press, 1981b. P. 303–340.
- Hallam A.** Bio-graphic relations between the northern and southern continents during the Mesozoic and Cenozoic // *Geol. Rdsch.* 1981c. Bd. 70, H. 2. S. 583–595.
- Hallam A.** A revised sea-level curve for the Early Jurassic // *J. Geol. Soc. London.* 1981d. Vol. 138, pt 6. P. 735–743.
- Hallam A.** Diversity changes of marine organisms through the Phanerozoic // *Nature*. 1981e. Vol. 293, N 5832. P. 428.
- Hallam A.** Plate tectonics, biogeography and evolution // *Ibid.* 1981g. Vol. 293, N 5827. P. 31–32.
- Hallam A.** The Jurassic climate // *Climate in Earth history*. Wash. (D.C.): Nat. Acad. press, 1982. P. 159–163.
- Hallam A.** Early and Mid-Jurassic molluscan biogeography and the establishment of the central Atlantic seaway // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1983. Vol. 43, N 34. P. 181–193.
- Hallam A.** Pre-Quaternary sea-level changes // *Annu. Rev. Earth and Planet. Sci.* 1984a. Vol. 12. P. 205–243.
- Hallam A.** The causes of mass extinctions // *Nature*. 1984b. Vol. 308, N 5961. P. 686–687.
- Hallam A.** Continental humid and arid zones in the Jurassic and Cretaceous // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1984c. Vol. 47, N 3/4. P. 195–223.
- Hallam A.** Jurassic molluscan migration and evolution in relation to sea level changes // *Lect. Notes Earth Sci.* 1985a. Vol. 1. P. 4–5.
- Hallam A.** A review of Mesozoic climates // *J. Geol. Soc.* 1985b. Vol. 143, pt 3. P. 433–445.
- Hallam A.** The Pliensbachian and Tithonian extinction events // *Nature*. 1986. Vol. 319, N 6056. P. 765–768.
- Hallam A.** End-Cretaceous mass extinction event: Argument for terrestrial causation // *Science*. 1987. Vol. 288, N 4831. P. 1237–1242.
- Hallam A.** The case for sea-level change as a dominant causal factor in mass extinction of marine invertebrates // *Philos. Trans. Roy. Soc. London B.* 1989. Vol. 325, N 1228. P. 437–455.
- Hallam A.** Earth-bound causes // *Palaeobiology: A synthesis*. Oxford etc.: Blackwell, 1990. P. 160–164.
- Hallam A.** Phanerozoic sea-level changes. N.Y.: Columbia Univ. press, 1992. 226 p. •
- Hallam A., Perch-Nielsen K.** The biotic record of events in the marine realm at the end of the Cretaceous: Calcareous, siliceous and organic-walled microfossils and macroinvertebrates // *Tectonophysics*. 1990. Vol. 171, N 1/4. P. 347–357.
- Hallock P., Glenn E.Ch.** Larger foraminifera: A tool for paleoenvironmental analysis of Cenozoic carbonate depositional facies // *Palaios*. 1986. Vol. 1, N 1. P. 55–64.
- Hamdi B., Rozanov A.Yu., Zhuravlev A.Yu.** Latest middle Cambrian metazoan reef from northern Iran // *Geol. Mag.* 1995. Vol. 132, N 4. P. 367–373.
- Hancock J.M.** The sequence of facies the Upper Cretaceous of northern Europe compared with that in the Western Interior // *Geol. Assoc. Canada Spec. Pap.* 1975. Vol. 13. P. 83–118.
- Hancock J.M., Kauffman E.G.** The great transgressions of the Late Cretaceous // *J. Geol. Soc.* 1979. Vol. 136, N 2. P. 175–186.
- Hansen H.J., Gwozdz R., Hansen J.M. et al.** The diachronous C/T plankton extinction in the Danish Basin // *Global B.* Springer, 1986. P. 381–384.

- Hansen T.A.** Extinction of Late Eocene to Oligocene molluscs: Relationship to shelf area, temperature changes, and impact events // *Palaios*. 1987. Vol. 2, N 1. P. 69-75.
- Hansen T.A.** Early Tertiary radiation of marine mollusca and the long-term effects of the Cretaceous-Tertiary extinction // *Paleobiology*. 1988. Vol. 14, N 1. P. 37-51.
- Hansen T.A., Ferrand R.B., Montgomery H.A. et al.** Sedimentology and extinction patterns across the Cretaceous-Tertiary boundary interval in East Texas // *Cretaceous Res.* 1987. Vol. 8, N 3. P. 229-252.
- Hansen T.A., Upshaw B.** Aftermath of the Cretaceous-Tertiary extinction: Rate and nature of the early Paleocene molluscan rebound // *Extinction events in Earth history*. B. etc.: Springer, 1990. P. 401-409. (Lect. Notes Earth Sci.; Vol. 30).
- Haq B.U., Hardenbol J., Vail P.R.** Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic // *Science*. 1987. Vol. 235, N 4793. P. 1156-1166.
- Had B.U., Premoli-Silva L., Lohma G.P.** Calcareous plankton paleobiogeographic evidence for major climatic fluctuations in the early Cenozoic Atlantic Ocean // *J. Geophys. Res.* 1977. Vol. 82, N 27. P. 3861-3876.
- Harper E.M., Palmer T.J., Alphey J.R.** Evolutionary response by bivalves to changing Phanerozoic sea-water chemistry // *Geol. Mag.* 1997. Vol. 134, N 3. P. 403-407.
- Harries P., Kauffman E.G.** Patterns of survival and recovery following the Cenomanian-Turonian (Late Cretaceous) mass extinction in the Western Interior basin United States // *Extinction events in Earth history*. B. etc.: Springer, 1990. P. 277-298. (Lect. Notes Earth Sci.; Vol. 30).
- Han C.P., McKelvey B.C.** Tertiary marine molluscs from the *Pagodroma* tillite, Prince Charles Mountains, East Antarctica // VI Intern. Symp. Antarct. Earth Sci., Ranzan-machi, 9-13 Sept., 1991: Abstr. Tokyo, 1991. P. 219.
- Hattin D.E.** Stratigraphy and depositional environment of Greenhorn Limestone (Upper Cretaceous) of Kansas // *Kans. Geol. Surv. Bull.* 1975. Vol. 209. P. 1-128.
- Hattin D.E.** Carbonate substrates of the late Cretaceous sea, Central Great Plains and southern Rocky mountains // *Palaios*. 1986. Vol. 1, N 4. P. 347-367.
- Hattin D.E., Cobban W.A.** Upper Cretaceous stratigraphy, paleontology, and paleoecology of western Kansas // *Mountain Geol.* 1977. Vol. 14, N 3/4. P. 175-218.
- Heckel Ph.H.** Carbonate buildups in the geologic records: A review // *Reefs in time and space*. 1974. P. 155-208. (Soc. Econ. Paleontol. Spec. Publ.; Vol. 18).
- Henbest N.** Geologists hit back at impact theory of extinctions // *New Sci.* 1989. Vol. 122, N 1662. P. 34-35.
- Henrich R.** Middle Triassic carbonate margin development: Hochstaufen - Zwieselmassif, northern calcareous Alps, Germany // *Facies*. 1982. Vol. 6. P. 85-106.
- Hickman C.J.S.** The Oligocene marine molluscan fauna of the Eugene formation in Oregon // *Mus. Nat. Hist. Univ. Ore. Bull.* 1969. N 16. P. 1-112.
- Hickman C.J.S.** Composition, structure, ecology, and evolution of six Cenozoic deep-water mollusk communities // *J. Paleontol.* 1984. Vol. 58, N 5. P. 1215-1234.
- Hinculov L.A., Baltres A., Ticleanu N.** Fauna de moluste bessarabiene de la Zmeuratu (județul Vâlcea): Contribuții la studiul taphonomic și paleoecologic al asociaticii de fosile // *Dări seamă ședinț. Inst. geol. Paleontol.* 1972. (1973). Vol. 59. P. 49-70.
- Hocutt Ch.H.** Evolution of the Indian Ocean and the drift of India: A vicariant event // *Hydrobiologia*. 1987. Vol. 150, N 3. P. 203-223.
- Hodell D.A., Elmstrom K.M., Kennet J.P.** Latest Miocene benthic $\delta^{18}\text{O}$ changes, global ice volume, sea level and the "Messinian salinity crisis" // *Nature*. 1986. Vol. 320, N 6061. P. 411-414.
- Hoedemaeker Ph.J.** The Neocomian boundaries in the Tethyan Realm based on the distribution of ammonites // *Cretaceous Res.* 1990. Vol. 11, N 3. P. 331-342.
- Hoffman A.** Synecology of macrobenthic assemblages of the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Poland) // *Acta geol. pol.* 1977. Vol. 27, N 2. P. 227-280.
- Hoffman A.** A consideration upon macrobenthic assemblages of the Korytnica clays (Middle Miocene, Holy Cross Mountains, Central Poland) // *Ibid.* 1979. Vol. 29, N 3. P. 345-352.
- Hoffman A.** Neutral model of Phanerozoic diversification: Implications for macroevolution // *Neues Jb. Geol. and Paläontol. Abh.* 1986a. Bd 172, N 2. S. 219-244.
- Hoffman A.** Mass extinctions, diversification, and the nature of paleontology // *Rev. esp. paleontol.* 1986b. Vol. 1. P. 101-107.
- Hoffman A.** What, if anything, are mass extinctions? // *Philos. Trans. Roy. Soc. London B.* 1989a. Vol. 325, N 1228. P. 253-261.

- Hoffman A.* Mass extinctions: the view of a sceptic // *J. Geol. Soc.* 1989b. Vol. 146, N 1. P. 21-35.
- Hoffman A., Pisera A., Ryszkiewicz M.* Predation by **muricid** and **naticid** gastropods on the Lower **Tortonian** mollusks from the **Korytnica** clays // *Acta geol. pol.* 1974. Vol. 24, N 1. P. 249-260.
- Hoffman A., Pisera A., Studencki W.* Reconstruction of a **Miocenekelp** - associated **macrobenthic** ecosystem // *Ibid.* 1978. Vol. 28, N 3. P. 377-387.
- Hoffman A., Szubzda B.* Paleocology of some molluscan assemblages from the Badenian (Miocene) marine sandy facies of Poland // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1976. Vol. 20, N 4. P. 307-332.
- Hoffman M., Krobicki M.* Oyster buildup within the disaerobicfacies mudstones (Middle Jurassic, Central Poland) - example of benthic Island colonization // *Ann. Soc. geol. pol.* 1989. Vol. 59, N 3/4. P. 299-319.
- Höfling R.* **Faziesverteilungen** und Fossilvergesselschaftungen im karkarbonatischen Rachwasser-Milieu der **alpinen Oberkreide (Gosau-Formation)** // *München. geowiss. Abh.* 1985. Bd. 3. S. 1-124.
- Holder H., Hollmann R.* **Bohrgänge** mariner Organismen in jurassischen Hart- und **Felsböden** // *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh.* 1969. Bd. 133, H. 1. S. 79-88.
- Holser W.T.* Gradual and abrupt shifts in ocean chemistry during **Phanerozoic** time // *Patterns change Earth evol. Rep. Dahlem Workshop, Berlin, May 1-6, 1983.* B. etc., 1984. P. 123-143.
- Holser W.T., Schonlaub H.-P., Boeckelmann K., Magaritz M.* The Permian - **Triassic** of the **Gartnerkofel-1 Core (Carni Alps, Austria)**: Synthesis and conclusions // *Abh. Geol. Bundesanstalt.* 1991. Bd. 45. S. 213-232.
- Honda Yu.* A Miocene molluscan fauna from the Owase group, Kii Peninsula, Couthwest Honshu // *Bull. Mizunami Fossil Mus.* 1992. N 19. P. 413-426.
- Houša V., Nekvasilová O.* Epifauna cemented to corals and bivalves from the Tithonian of **Stramberk** (Czechoslovakia) // *Čas. miner. a geol.* 1987. Vol. 32, N 1. P. 47-58.
- House M.R.* The ammonoid time scale and ammonoid evolution // **Geochronology** and the geologic record. L., 1985. P. 273-283.
- House M.R.* Ammonoid extinction events // *Philos. Trans. Roy. Soc. London B.* 1989. Vol. 325. P. 307-326.
- Howarth M.K.* **Palaeogeography** of the Mesozoic // *The evolving Earth. L.:* Cambridge Univ. press, 1981. P. 197-220.
- Hsu K.J.* Terrestrial catastrophe caused by impact at the end of the Cretaceous // *Nature.* 1980. Vol. 285. P. 201-203.
- Hsü K.J.* Evolutionary and environmental consequences of a terminal Cretaceous event: **Cretaceous-Tertiary** extinctions and possible terrestrial and extraterrestrial causes // *Syllogus.* 1982. N 39. P. 140-142.
- Hsu K.J.* Sedimentary petrology and biologic evolution // *J. Sediment. Petrol.* 1986. Vol. 56, N 5. P. 729-732.
- Hsu K.J.* Catastrophic extinctions and the inevitability of the improbable // *J. Geol. Soc.* 1989. Vol. 146, N 5. P. 749-754.
- Hsü K.J., He Q., McKenzie J.A. et al.* Mass mortality and its environmental and evolutionary consequences // *Science.* 1982. Vol. 216, N 4543. P. 249-256.
- Hsu K.J., Montadert L., Bernoulli D. et al.* History of the Mediterranean salinity crisis // *Nature.* 1977. Vol. 267, N 5610. P. 399-403.
- Hsu K.J., Oberhansli H., Gao J.Y. et al.* "**Strangelove** ocean" before the Cambrian explosion // *Ibid.* 1985. Vol. 316, N 6031. P. 809-811.
- Hsu K.J., Ryan W.B.F., Cita M.B.* Late Miocene desiccation of the Mediterranean // *Ibid.* 1973. Vol. 242, N 5395. P. 240-244.
- Hubbard A.E., Glinsky N.L.* Mass extinctions as statistical phenomena: An examination of the evidence using tests and bootstrapping // *Paleobiology.* 1992. Vol. 18, N 2. P. 148-160.
- Huber B.T.* Foraminiferal biogeography of the Late Cretaceous southern high latitudes // *Geol. evol. Antract.: Proc. V Intern. Symp. Antract. Earth Sci., Cambridge, 23-28 Aug., 1987.* Cambridge etc., 1990. P. 609-615.
- Huber S., Koch R.* **Mikrofazies** und Diagenese der **Karbonatgesteine** des tieferen Malsms (ox 1 - ki 2.3) in der **Bohrung** Saulgau GB 3 // *Abh. Geol. Landesamt. Baden-Wurtemberg.* 1989. N 13. S. 53-87.
- Hudson J.D.* The recognition of **salinity-controlled** molluscs assemblages in the Great Estuarine Series (Middle Jurassic) of the Inner Herbrides // *Palaeontology.* 1963a. Vol. 6, pt 2. P. 318-326.

- Hudson J.D.* The ecology and stratigraphical distribution of the invertebrate fauna of the Great Estuarine series // *Ibid.* 1963b. Vol. 6, pt 2. P. 327-348.
- Hudson J.D.* Aspects of brackish-water facies and faunas from the Jurassic of north-west Scotland // *Proc. Geol. Assoc.* 1980. Vol. 91, pt 1/2. P. 99-105.
- Hudson J.D., Clements R.G., Riding J.B., Wakefield M.J.* Jurassic paleosalinities and brackish-water communities: A case study // *Palaios.* 1995. Vol. 10, N 5. P. 392-407.
- Hudson J.D., Palframan D.F.B.* The ecology and preservation of the Oxford Clay fauna at Woodham, Buckinghamshire // *Quart. J. Geol. Soc. London.* 1969. Vol. 124, pt 4. P. 387-418.
- Hudson J.D., Palmer T.J.* A euryhaline cyster from the Middle Jurassic and the origin of the true oysters // *Palaeontology.* 1976. Vol. 19, pt 1. P. 79-93.
- Hurst J.M.* Community parallelism in Caradoc (Ordovician) and Ludlow (Silurian) clastic sediments of the Welsh Borderland, England (abstr.) // *J. Paleontol.* 1977. Vol. 51, suppl. 2. P. 15-16.
- Hut P., Alvarez W., Elder W.P. et al.* Comet showers as a cause of mass extinctions // *Nature.* 1987. Vol. 329, N 6135. P. 118-126.
- Imlay R.W.* Palaeoecology of Jurassic seas in the western interior of United States // *Mem. Geol. Soc. Amer.* 1957. Vol. 2, N 67. P. 469-504.
- Ishihara Sh.* Paleontological study of molluscan assemblages of the Miocene Moniwa Formation, Northeast Japan and description of their Pectinidae // *Rep. Geol. Surv. Jap.* 1991. N 272. P. 1-249.
- Iwasaki Y.* The Shiobara-type molluscan fauna: An ecologic analysis of fossil molluscs // *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Ser.* 2. 1970. Vol. 17, N 3. P. 351-444.
- Jablonski D.* Marine regressions and mass extinction: A test using the modern biota // *Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution.* Princeton (N.J.): Princeton Univ. press, 1985. P. 335-354.
- Jablonski D.* Causes and consequences of mass extinctions: A comparative approach // *Dynamics of extinction.* N.Y.: Wiley, 1986a. P. 183-229.
- Jablonski D.* Evolutionary consequences of mass extinctions // *Patterns and process. hist. life: Rep. Dahlem Workshop.* Berlin, 16-21 June, 1985. B. etc., 1986b. P. 313-329.
- Jablonski D.* Background and mass extinctions the alternation of macroevolutionary regions // *Science.* 1986c. Vol. 231, N 4734. P. 129-133.
- Jablonski D.* The biology of mass extinctions: A palaeontological view // *Philos. Trans. Roy. Soc. London.* 1989. Vol. 325, N 1228. P. 357-368.
- Jablonski D., Bottjer D.J.* Soft-bottom epifaunal suspension-feeding assemblages in the evolution of benthic communities // *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities.* N.Y.: Plenum press, 1983. P. 747-872.
- Jablonski D., Bottjer D.J.* Environmental patterns in the origins of higher taxa: The post-Paleozoic fossil record // *Science.* 1991. Vol. 252, N 5014. P. 1831-1833.
- Jablonski D., Flessa K.W.* The taxonomic structure of shallow - water marine faunas: Implications for Phanerozoic extinctions // *Malacologia.* 1986. Vol. 27, N 1. P. 43-66.
- Jablonski D., Raup D.M.* Selectivity of end-Cretaceous marine bivalve extinctions // *Science.* 1995. Vol. 268, N 5209. P. 389-391.
- Jablonski D., Sepkoski J.J., Jr., Bottjer D.J., Sheehan P.M.* Onshore - offshore patterns in the evolution of Phanerozoic shelf communities // *Science.* 1983. Vol. 222, N 4628. P. 1123-1125.
- Jaeger H.* The Faunenwende Mesozoikum / Känozoikum - nüchtern betrachtet // *Ztschr. geol. Wiss.* 1986. Bd. 14, N 6. S. 629-656.
- James N.P.* Reef environment // *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Mem.* 1983. N 33. P. 346-462.
- James N.P., Bone Y.* Paleocology of cool-water, subtidal cycles in mid-Cenozoic limestones, Eucla Platform, Southern Australia // *Palaios.* 1994. Vol. 9, N 5. P. 457-476.
- James N.P., Debrenne F.* Lower Cambrian bioherms: Pioneer reefs of the Phanerozoic // *Acta palaeontol. pol.* 1980. Vol. 25, N 3/4. P. 655-668.
- Jansa L.F., Termier G., Termier H.* Les biohermes a algues, spongiaires et coraux des series carbonates de la flexure bordiere du "paleoshelf" au large du Canada oriental // *Rev. Micropaleontol.* 1982. Vol. 25, N 3. P. 181-219.
- Jarvis I.* Paleobiology of Upper Cretaceous belemnites from the phosphatic chalk of the Anglo-Paris basin // *Palaeontology.* 1980. Vol. 23, pt 4. P. 889-891.
- Jarvis I., Carson G.A., Cooper M.K.E. et al.* Microfossil assemblages and the Cenomanian - Turonian (late Cretaceous) oceanic anoxic event // *Cretaceous Res.* 1988. Vol. 9, N 1. P. 3-103.
- Jefferies R.P.S.* The palaeoecology of the Actinocamax plenus subzone (lower Turonian) in the Anglo-Paris basin // *Palaeontology.* 1962. Vol. 4. P. 609-647.

- Jenkins H.C.* Cretaceous anoxic events from continents to oceans // *J. Geol. Soc.* 1980. Vol. 137, N 2. P. 171-188.
- Jenkins H.C.* The early **Toarcian** (Jurassic) anoxic event: Stratigraphic, sedimentary, and geochemical evidence // *Amer. J. Sci.* 1988. Vol. 288. P. 101-151.
- Jimenez A.P., Braga J.C., Martin J.M.* Oyster distribution in the Upper **Tortonian** of the **Almanzora Corridor** (Almeria, S.E. **Spain**) // *Geobios.* 1991. Vol. 24, N 6. P. 725-734.
- Johansen M.B.* Background extinction and mass extinction of the brachiopods from the chalk of Northwest Europe // **Palaios.** 1989a. Vol. 4, N 3. P. 243-250.
- Johansen M.B.* Adaptive radiation, survival and extinction of brachiopods in the Northwest European upper Cretaceous - lower Paleocene chalk // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1989b. Vol. 74, N 3/4. P. 147-204.
- Johnson C.C., Kauffman E.G.* Originations, radiations and extinctions of Cretaceous rudistid bivalve species in the Caribbean Province // *Extinction events in Earth history. B. etc.,* 1990. P. 303-324. (*Lect. Notes Earth Sci.*; Vol. 30).
- Johnson M.E., Hayes M.L.* Dichotomous facies on a Late Cretaceous Rocky island as related to wind and wave patterns (Baja California, Mexico) // **Palaios.** 1993. Vol. 8, N 4. P. 385.
- Johnson M.E., McKerrow W.S.* The Sutton stone: An Early Jurassic rocky shore deposit in South Wales // *Palaeontology.* 1995. Vol. 38, N 3. P. 529-541.
- Jones D.S., Mueller P.A., Bryan J.R. et al.* Biotic, geochemical, and **paleomagnetic** changes across the Cretaceous Tertiary boundary at Broggs, Alabama // *Geology.* 1987. Vol. 15, N 4. P. 311-315.
- Jones D.S., Nicol D.* Origination, survivorship, and extinction of rudist taxa // *J. Paleontol.* 1986. Vol. 60, N 1. P. 107-115.
- Kaiho K.* A low extinction rate of intermediate-water **benthic** foraminifera at the Cretaceous / Tertiary boundary // *Micropaleontology.* 1992. Vol. 18, N 3. P. 229-259.
- Kaltenegger W., Preisinger A., Rögl F.* Palaotemperaturbestimmungen an **aragonitschaligen** Mollusken aus dem alpinen Mesozoicum // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1971. Vol. 10, N 4. P. 273-285.
- Kammer Th.W., Brett C.E., Boardman D.R., Mapes R.H.* Ecologic stability of the dysaerobic biofacies during the Late Paleozoic // *Lethaia.* 1986. Vol. 19, N 2. P. 109-201.
- Kaneps A.G.* Gulf Stream: velocity fluctuations during the Late Cenozoic // *Science.* 1979. Vol. 204, N 4390. P. 297-301.
- Kauffman E.G.* Cretaceous Thyasira from the Western Interior of North America. Wash. (D.C.), 1967. 180 p. (*Publ. Smithsonian Inst.*; Vol. 152, N 1).
- Kauffman E.G.* Cretaceous Thyasira of North American Interior // *Treatise on invertebrate paleontology.* Lawrence (Kans.), 1969. Pt N, vol. 1: Mollusca, 6: Bivalvia. N 184-205.
- Kauffman E.G.* Cretaceous bivalvia // **Paleobiogeography.** Amsterdam: Elsevier, 1973. P. 353-384.
- Kauffman E.G.* Cretaceous assemblages, communities, and associations: Western interior United States and Caribbean islands // *Principles of benthic community analysis.* Miami, 1974. P. 12.1-12.27. (*Corp. Sed. Lab. Univ. Miami. Sedimentia*; Vol. 4).
- Kauffman E.G.* Geological and biological overview: Western interior Cretaceous basin // *Mount. Geol.* 1977. Vol. 14, N 3/4. P. 75-99.
- Kauffman E.G.* Benthic environments and **paleoecology** of the Posidonienschiefer (Toarcian) // *Neues Jb. Geol. und Palaontol. Abh.* 1978a. Bd. 157, N 1/2. S. 18-36.
- Kauffman E.G.* Short-lived benthic communities in the Solnhofen and Nusplingen limestones // *Neues Jb. Geol. und Palaontol. Monatsh.* 1978b. H. 12. S. 717-724.
- Kauffman E.G.* Plate tectonics, global sea level changes, and the sedimentary record: Examples from the Cretaceous // **Proc. Symp. Qinghai - Xizang (Tibet) Plateau,** Beijing, China, May 25-June 1, 1980. Beijing, 1980. P. 317-318.
- Kauffman E.G.* Ecology and **depositional** environments of chalk-marl and limestone-shale rhythms in the Cretaceous of North America // *Cyclic and event stratification. B. etc.:* Springer, 1982a. P. 97-98.
- Kauffman E.G.* The community structure of Shell Islands on oxygen depleted substrates in Mesozoic dark shales and laminated carbonates // *Ibid.* 1982b. P. 502-503.
- Kauffman E.G.* The fabric of Cretaceous marine extinctions // *Catastrophes and Earth history: The new uniformitarianism.* Princeton (N.J.): Princeton Univ. press, 1984. P. 156-254.
- Kauffman E.G.* High-resolution event stratigraphy: Regional and global Cretaceous bioevents // *Lect. Notes Earth Sci.* 1986. Vol. 8. P. 279-335.

- Kauffman E.G., Hattin D.E., Powell J.D.** Stratigraphic, paleontologic, and paleoenvironmental analysis of the Upper Cretaceous rocks of **Cimarron County, North-Western Oklahoma** // **Geol. Soc. Amer. Mem.** 1977. N 149. P. 1-150.
- Kauffman E.G., Johnson C.C.** The morphological and ecological evolution of Middle and Upper Cretaceous reef-building **rudistids** // **Palaios**. 1988. Vol. 3, N 2. P. **194-216**.
- Kauffman E.G., Sohl N.F.** Structure and evolution of Antillean Cretaceous rudist frameworks // **Verh. Naturforsch. Ges. Basel**. 1974. Bd. 84, N 1. S. **399-467**.
- Kauffman E.G., Walliser O.H.** Global bioevents: Abrupt changes in the global biota // **Episodes**. 1988. Vol. 11, N4. P. **289-292**.
- Kecskeméti K A.** A Nagyegyháza - Csordakút - Mányi - Medence **eocen Mollusca faunája** // **Magy. föld. intéz. evk.** 1990. Vol. 71, N 1. P. 1-269.
- Keheila E.A., El-Ayyat A.A.M.** Lower eocene carbonate facies, environments and sedimentary cycles in Upper Egypt: Evidence for global sea-level changes // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1990. Vol. 81, N 1/2. P. **33-47**.
- Keigwin L.D.** **Paleoceanographic** change in the Pacific at the Eocene - **Oligocene** boundary // **Nature**. 1980. Vol. 287. N 5784. P. 722-725.
- Keigwin L.D.** Isotopic **paleoceanography** of the Caribbean and East Pacific role of Panama - uplift in late Neogene time // **Science**. 1982. Vol. 217, N 4557. P. **350-353**.
- Keigwin L.D.** Toward a high-resolution chronology for latest Miocene **paleoceanographic** events // **Paleoceanography**. 1987. Vol. 2, N 6. P. **639-660**.
- Keller G.** Paleoclimatic analyses of middle Eocene through Oligocene planktic foraminiferal faunas // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1983. Vol. 43, N 1/2. P. **73-94**.
- Keller G.** Stepwise mass extinctions and impact events: Late Eocene to Early Oligocene // **Mar. Micropaleontol.** 1986a. Vol. 10, N 4. P. 267-293.
- Keller G.** Late Eocene impact events and stepwise mass extinction // **Terminal Eocene events. Amsterdam etc.: Elsevier**, 1986b. P. **403-412**.
- Keller G.** Extended period of **K/T** boundary mass extinction in the marine realm // **Lunar Planet. Inst. and Nat. Acad. Sci. Contrib.** 1988a. N 673. P. 88-89.
- Keller G.** Biotic turnover in **benthic** foraminifera across the Cretaceous - Tertiary boundary at El Kef, **Tunisia** // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1988b. Vol. 66, N 3/4. P. **153-172**.
- Keller G.** Extended period of extinctions across the **Cretaceous/Tertiary** boundary in **planktonic foraminifera** of continental-shelf sections: Implications for impact and **volcanism** theories // **Bull. Geol. Soc. Amer.** 1989. Vol. 101, N 11. P. 1408-1419.
- Keller G., D'Hondt S.L., Orth C.J.** Late Eocene impact microspherules: Stratigraphy age, and geochemistry // **Meteoritics**. 1987. Vol. 22. P. **25-60**.
- Keller G., D'Hondt S.L., Vallier T.L.** Multiple microtektite horizons in upper Eocene marine sediments? // **Science**. 1983. Vol. 224, N 4646. P. 309-310.
- Keller G., Stinnesbeck W., Lopez-Oliva J.G.** Age, deposition and biotic effects of the **Cretaceous/Tertiary** boundary event at **Mimbral**, NE Mexico // **Palaios**. 1994. Vol. 9, N 2. P. **144-157**.
- Kelley P.H., Hansen Th.A.** Evolution of the naticid gastropod predator - prey system: An evaluation of the hypothesis of escalation // **Ibid.** 1993. Vol. 8, N 4. P. 358.
- Kelly S.R.A.** **Turnus(?) davidsoni** (de Loriol), the earliest British pholadid wood-boring bivalve, from the Late Jurassic of Oxfordshire // **Proc. Geol. Assoc.** 1988. Vol. 99, N 1. P. **43-47**.
- Kemper E.** **Palaögeographie** und Umweltfaktoren zur Zeit des **späten Apt** und **frühen Alb** in Europe: Das späte Apt und **frühe** Alb Nordwestdeutschlands, Versuch der umfassenden Analyse einer Schichtenfolge // **Geol. Jb. (A)** 1982a. Bd. 65. S. **641-653**.
- Kemper E.** Apt und Alb - Beginn einer neuen Zeit: Das Späte Apt und frühe Alb Nordwestdeutschlands // **Ibid.** 1982b. Bd. 65. S. **681-693**.
- Kemper E.** Das **Klima der Kreide** - Zeit // **Ibid.** 1987. Bd. 96. S. **5-185**.
- Kennedy W.J.** Thoughts on the evolution and extinction of Cretaceous ammonites // **Proc. Geol. Assoc.** 1989. Vol. 100, N 3. P. 251-279.
- Kennedy W.J., Garrison R.E.** Morphology and genesis of nodular phosphates in the Cenomanian Glauconitic Marl of south-east England // **Lethaia**. 1975. Vol. 8, N 4. P. **339-360**.
- Kennedy W.J., Klinger H.C.** Hiatus concretions and **hardground** horizons in the Cretaceous of Zululand (South Africa) // **Palaeontology**. 1972. Vol. 15, pt 4. P. 539-549.
- Kennel J.P.** Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the **circum** - Antarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography // **J. Geophys. Res.** 1977. Vol. 82, N 27. P. **3853-3860**.

- Kennet J.P., Houtz R.E., Andrews P.B. et al.** Development of the **Circum-Antarctic Current** // Science. 1974. Vol. 186, N 4159. P. 144–147.
- Kennet J.P., Janecek Th.R.** Abyssal circulation and benthic foraminiferal changes near the **Paleocene/Eocene** boundary // **Paleoceanography**. 1987. Vol. 2, N 6. P. 741–761.
- Kennet J.P., Shackleton N.J.** Oxygen isotope evidence for the development of the **psychrosphere** 38 Myr. ago // **Nature**. 1976. Vol. 260. P. 513–515.
- Kennet J.P., Von der Borch C., Baker P.A. et al.** Palaeotectonic implications of increased late Eocene-early Oligocene volcanism from South Pacific DSDP sites // **Ibid.** 1985. Vol. 316, N 6028. P. 507–511.
- Ketcher K., Allmon W.D.** Environment and mode of deposition of a Pliocene coral bed: coral thickets and storms in the fossil record // **Palaios**. 1993. Vol. 8, N 1. P. 3-17.
- Keto L.S., Jacobsen S.B.** Nd and Sr isotopic variations of Early Paleozoic oceans // **Earth and Planet. Sci. Lett.** 1987. Vol. 84, N 1. P. 27–41.
- Kidwell S.M.** Taphonomic comparison of passive and active continental margins: Neogene shell beds of the Atlantic Coastal Plain and Northern Gulf of California // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1988. Vol. 63, N 1/3. P. 201-223.
- Kidwell S.M., Jablonski D.** Taphonomic feedback: Ecological consequences of shell accumulation // **Biotic interaction in recent and fossil benthic communities**. N.Y.: Plenum press, 1983. P. 195-248.
- Kikuchi Y., Nikaido A., Sugaya M.** Hard substratum boring shells from the Pliocene **Kume** Formation in **Ibaraki** Prefecture, northern Kanto, Japan // **Annu. Rep. Inst. Geosci. Univ. Tsukuba**. 1991. N 17. P. 48–51.
- Kirschvink J.L., Rosanov A.Yu.** **Magnetostratigraphy** of Lower Cambrian strata from the Siberian platform: A paleomagnetic pole and a preliminary polarity timescale // **Geol. Mag.** 1984. Vol. 121, N 3. P. 198–203.
- Kitchell J.A.** Biological selectivity of extinction // **Extinction events in Earth history**. B. etc.: Springer, 1990. P. 31–43. (**Lect. Notes Earth Sci.**; Vol. 30).
- Kitchell J.A., Clark D.L.** Late **Cretaceous-Paleocene paleogeography** and **paleocirculation**: Evidence of North Polar **upwelling** // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1982. Vol. 40, N 2. P. 135-165.
- Kitchell J.A., Clark D.L., Gombros A.M., Jr.** Biological selectivity of extinction: A link between background and mass extinction // **Palaios**. 1986. Vol. 1. P. 504–511.
- Knoll A.H.** Did emerging continents trigger metazoan evolution? // **Nature**. 1978. Vol. 276. P. 701-703.
- Knoll A.H.** Evolution and extinction in marine realm: Some constraints imposed by phytoplankton // **Philos. Trans. Roy. Soc. London**. 1989. Vol. 325, N 1228. P. 279–289.
- Knoll A.H.** **Proterozoic** and Early Cambrian **protists**: Evidence for accelerating evolutionary tempo (**Proterozoic/Cambrian eucaryotes**) // **Proc. Nat. Acad. Sci. US**. 1994. Vol. 91, N 15. P. 6743–6750.
- Kobluk D.R.** The record of cavity - dwelling (coelobiontic) organisms in the Paleozoic // **Canad. J. Earth Sci.** 1981. Vol. 18, N 2. P. 181-190.
- Kobluk D.R.** Pre-Cenozoic fossil record of **cryptobionts** and their presence in early reefs and mounds // **Palaios**. 1988a. Vol. 3, N 2. P. 243–250.
- Kobluk D.R.** Cryptic faunas in reefs: Ecology and geologic importance // **Ibid.** 1988b. Vol. 3, N 4. P. 379–390.
- Kojumdjieva E.** **Les Gastéropodes** perceurs et leurs victimes du Miocene de Bulgarie du Nord-Ouest // **Bull. geol. Inst. Ser. paleontol.** 1974. Vol. 23. P. 5–24.
- Kojumdjieva E.** **Paléocéologie** des **communautés** des mollusques du Miocene en Bulgarie du Nord-Ouest. 1. Methodes et **généralités** // **Geol. Balcan.** 1976a. Vol. 6, N 1. P. 31-52.
- Kojumdjieva E.** **Paléocéologie** des **communautés** des Mollusques du Miocene en Bulgarie du Nord-Ouest. 2. **Communautés** des **Mollusques** du **Badénien** (Miocene **moyen**) en Bulgarie du Nord-Ouest // **Ibid.** 1976b. Vol. 6, N 2. P. 63–94.
- Kojumdjieva E.** **Paléocéologie** des communautés des Mollusques du Miocene en Bulgarie du Nord-Ouest. 3. Communautés des Mollusques du **Volnynien** (**Samatien inférieur**) // **Ibid.** 1976c. Vol. 3, N 3. P. 53–68.
- Kojumdjieva E.** **Paléocéologie** des communautés des Mollusques du Miocene en Bulgarie du Nord-Ouest. 4. Communautés des Mollusques du **Bessarabien** et du **Chersonien** (**Sarmatien moyen** et supérieur) // **Ibid.** 1976d. Vol. 6, N 4. P. 37-56.

- Kojumadgieva E.** Paléocologie des communautés des Mollusques du Miocene en Bulgarie du Nord-Ouest. 5. Certains particularités des communautés // *Ibid.* 1977. Vol. 7, N 1. P. 81-96.
- Kowalewski M.** A hermeneutic analysis of the shell-drilling gastropod predation on mollusks in the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland) // *Acta geol. pol.* 1990. Vol. 40, N 3/4. P. 183-213.
- Kozur H.** Die Faunenänderungen nahe der Perm/Trias and Trias/Jura - Crenz und ihre möglichen Ursachen // *Freiburg. Forschungh. C.* 1980. Bd. 357. S. 111-134.
- Krach W.** Paleokologiczne warunki w basenie paleocénskim w Karpatach i nad Wisla // *Biul. Inst. Geol.* 1974. T. 7, N 281. S. 59-65.
- Krach W.** The Baden reef formations in Roztocze Lubelskie // *Pr. geol. PAN.* 1981. T. 121. P. 1-115.
- Kraus O., Ott E.** Eine ladinische Riff-Fauna im Dobratsch - Gipfelkalk (Kärnten, Österreich) und Bemerkungen zum Faziesvergleich von Nordalpen und Drauzug // *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. Hist. Geol.* 1968. H. 8. S. 263-290.
- Krautter M.** Der Oberjura von Calanda im nordöstlichen Keltiberikum (Provinz Teruel, Spanien). 2. Die Schwammfazies im Kimmeridgium // *Arb. Inst. Geol. und Paläontol. Univ. Stuttgart.* 1990. N 85. S. 103-109.
- Kremp G.O.W.** Was mass extinction of some organism in the transitional period of the Cretaceous-Paleogene caused by expansion of the Earth? // *Zap. Karpaty. Ser. Paleontol.* 1993. Vol. 17. P. 161-181.
- Kriz J., Čech S.** *Protocallista* burrows from the Bohemian Upper Cretaceous // *Čas. miner. a geol.* 1974. Sv. 19, 5. 4. S. 419-423.
- Kummel B.** Paleocology of Lower Triassic formations of southeastern Idaho and adjacent areas // *Mam. Geol. Soc. Amer.* 1957. N 67. P. 437-467.
- Kummel B.** Lower Triassic (Scythian) molluscs // *Atlas of palaeobiogeography.* Amsterdam: Elsevier, 1973. Vol. 22. P. 233-255.
- Lamold M.A.** The Cretaceous-Tertiary boundary crisis at Zumaya (Northern Spain). Micro-paleontological data // *Extinction events in Earth history.* B. etc.: Springer, 1990. P. 393-399. (Lect. Notes Earth Sci.; Vol. 30).
- Lang B.** Die Schwamm - Biohermfazies der Nordlichen Frankenalb (Urspring: Oxford, Malm): Mikrofazies, Palökologie, Palaontologie // *Facies.* 1989. Vol. 20. P. 199-274.
- Larson D.W., Rhoads D.C.** The evolution of infaunal communities and sedimentary fabrics // *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities.* N.Y.: Plenum. press, 1983. P. 627-648.
- Lathuilière B.** Bioconstructions bajocienes a madrèporaires et fades associés dans l'île Cremieu (Jura du Sud, France) // *Geobios.* 1982. Vol. 15, N 4. P. 491-504.
- Laws R.A.** Late Triassic depositional environments and molluscan associations for west-central Nevada // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1982. Vol. 37, N 24. P. 131-148.
- Leary P.N., Carson G.A., Cooper M.K.E. et al.** The biotic response to the late Cenomanian oceanic anoxic event; integrated evidence from Dover, SE England // *J. Geol. Soc.* 1989. Vol. 146, N 2. P. 311-317.
- Leary P.N., Rampino M.K.** A multi-causal model of mass extinctions: Increase in trace metals in the oceans // *Extinctions events in Earth history.* B. etc.: Springer, 1990. P. 45-55. (Lect. Notes Earth Sci.; Vol. 30).
- Lee Y.G.** Paleontological study of the Tertiary molluscan fauna in Korea // *Sci. Rep. Inst. Geosci. Univ. Tsukuba. Sect. B.* 1992. Vol. 13. P. 15-125.
- Leggett J.K.** British Lower Paleozoic black shales and their palaeoceanographic significance // *J. Geol. Soc.* 1980. Vol. 137, pt 2. P. 139-156.
- Leggett J.K., McKerrow W.S., Cocks L.R.M., Rickards R.B.** Periodicity in the early Palaeozoic marine realm // *Ibid.* 1981. Vol. 138, pt 2. P. 167-176.
- Leinfelder R.R.** A modern-type Kimmeridgian reef (Ota Limastone, Portugal): Implications for Jurassic reef model // *Facies.* 1992. Vol. 26. P. 11-34.
- Leinfelder R.R., Krautter M., Laternser R. et al.** The origin of Jurassic reefs: Current research developments and results // *Ibid.* 1994. Vol. 31. P. 1-4.
- Lescinsky H.L., Ledesma-Vázquez J., Johnson M.E.** Dynamics of late Cretaceous rocky shores (Rosario foamation) from Baja California, Mexico // *Palaios.* 1991. Vol. 6, N 2. P. 126-141.
- Levinton J.S.** The big bang of animal evolution // *Sci. Amer.* 1992. Vol. 267, N 5. P. 84-91.
- Lewy Z.** Transgressions, regressions and relative sea changes on the cretaceous shelf of Israel and adjacent countries: A critical evaluation of cretaceous global sea level correlations // *Paleoceanography.* 1990. Vol. 5, N 4. P. 619-637.

- Lindberg D.R.** Marine biotic interchange between the northern and southern hemispheres // **Paleobiology**. 1991. Vol. 17, N 3. P. 308–324.
- Lipps J.H.** Plankton evolution // **Evolution**. 1970. Vol. 24, N 1. P. 1–22.
- Lipps J.H.** Extinction dynamics in pelagic ecosystems // **Dynamics of extinction**. N.Y.: Wiley, 1986. P. 87–104.
- Livermore RA., Smith A.G., Briden J.C.** Paleomagnetic constraints on the distribution of continents in the Late Silurian and Early Devonian // **Philos. Trans. Roy. Soc. London B**. 1985. Vol. 309, N 1138. P. 29–56.
- Lloyd C.R.** The mid-Cretaceous earth: **Paleogeography**, ocean circulation and temperature, atmospheric circulation // **J. Geol.** 1982. Vol. 90, N 4. P. 393–413.
- Lobitzer H.** The Steinplatte carbonate platform/basin-complex (Norian/"Rhaetian", Northern Calcareous Alps) // **Abh. Geol. Bundesanstalt**. 1980. Bd. 34. S. 294–299.
- Loga S.** Die Muschelriffe von Orgon: Eine Betrachtung des Urgon an der **Typuslokalität** // **Aufschluss**. 1990. Bd. 41, N 4. S. 227–230.
- Lommerzheim A.** **Biofazielle** Analyse des **Makrobenthos** der **Bohrung** Metelen 1001 (Santon/Campan; Münsterland, NW-Deutschland) // **Facies**. 1991. Vol. 24. P. 135–146.
- Lualdi A.** Early Sinemurian hardgrounds in the Ligurian Alps, Northwestern Italy (Prepiemontese domain, Arnasco - Castelbianco unit) // **Eclog. geol. helv.** 1986. Vol. 79, N 2. P. 365–384.
- MacArthur R.H.** On the relative abundance of species // **Amer. Natur.** 1960. Vol. 94. P. 25–36.
- Machalski M.** Life position of the oyster **Deltoideum** delta (Smith) from the **Kimmeridgian** of Poland, and its environmental significance // **Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.** 1989. H. 10. S. 603–614.
- Machalski M., Walaszczyk I.** Faunal condensation and mixing in the uppermost **Maastrichtian/Danian** Greensand (Middle Vistula Valley, Central Poland) // **Acta geol. pol.** 1987. Vol. 37, N 1/2. P. 75–91.
- Mack J.D., Colburn I.P.** Environment and ecology of paleogene coralline algae from limestones of the western Santa Monica Mountains: Abstr. Calif. Paleontol. Conf., Berkeley, **Calif.**, 1993 // **Paleo Bios**. 1993. Vol. 14, N 4. P. 9.
- McCulloch M.T., De Deckker P.** Sr isotope constraints on the Mediterranean environment at the end of the Messinian salinity crisis // **Nature**. 1989. Vol. 342, N 6245. P. 62–65.
- McGhee G.R.** Evolutionary replacement of ecological equivalents in Late Devonian benthic marine communities // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1981. Vol. 3, N 3/4. P. 267–283.
- McGhee G.R., Jr.** The Late Devonian extinction event: Evidence for abrupt ecosystem collapse // **Paleobiology**. 1988. Vol. 14, N 3. P. 250–257.
- McGhee G.R., Jr.** The Frasnian-Famennian mass extinction record in the Eastern United States // **Extinction events in Earth history**. B. etc.: Springer, 1990. P. 161–168. (Lect. Notes Earth Sci.; Vol. 30).
- McGowran B.** Late Eocene perturbations foraminiferal biofacies and evolutionary **overturn**, Southern **Australia** // **Paleoceanography**. 1987. Vol. 2, N 6. P. 715–721.
- McGowran B., Beecroft A.** Foraminiferal biofacies in a **siliciclastic** neritic sediment, Late Eocene, South **Australia** // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1986. Vol. 52, N 3/4. P. 321–345.
- McKenzie K.** "Shallow Tethys 2" symposium // **Terra Cognita**. 1986. Vol. 6, N 4. P. 647–650.
- McKerrow W.S., Jahnsom R.T., Jakobson M.E.** Palaeoecological studies in the Great Oolite at **Kirtlington, Oxfordshire** // **Paleoontology**. 1969. Vol. 12. P. 56–83.
- McKinney M.L.** Mass extinction patterns of marine invertebrate groups and some implications for a causal phenomenon // **Paleobiology**. 1985. Vol. 11, N 2. P. 227–233.
- McKinney M.L.** **Taxonomic** selectivity and continuous variation in mass and background extinctions of marine taxa // **Nature**. 1987. Vol. 325, N 7000. P. 143–145.
- McKinney M.L.** Periodic mass extinctions: Product of biosphere growth dynamics? // **Hist. Biol.** 1989. Vol. 2. P. 273–287.
- MacKinnon D.J.** The influence of **Australasian-Antarctic** plate tectonics and palaeoceanographic development on the morphology and inferred life habits of New Zealand Neogene brachiopods // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1987. Vol. 58, N 1/2. P. 63–73.
- McLaren D.J.** Impacts that changed the course of evolution // **New Sci.** 1983. Vol. 100. P. 588–593.
- McLaren D.J.** Abrupt extinctions // **Dynamics of extinction**. N.Y. etc.: Wiley, 1986. P. 37–46.
- McLaren D.J.** Mass extinctions are rapid events // **Palaaios**. 1996. Vol. 11, N 5. P. 409–410.
- McLean D.J.** Deccan Traps mantle degassing in the terminal Cretaceous marine extinctions // **Cretaceous Res.** 1985a. Vol. 6. P. 235–259.

- McLean DM.* Mantle degassing unification of the trans - K-T geological record // **Evol. Biol.** 1985b. Vol. 19. P. 287-313.
- McLean DM.* **K-transition** into chaos // **Geol. Educ.** 1988. Vol. 36, N 4. P. 237-243.
- McLeod K.G.* Bioturbation, inoceramid extinction, and **mid-Maastrichtian** ecological change // **Geology.** 1994. Vol. 22, N 2. P. 139-142.
- MacLeod N., Keller G.* Hiatus distributions and mass extinctions at the **Cretaceous/Tertiary** boundary // **Geology.** 1991. Vol. 19, N 5. P. 497-501.
- MacLeod N., Kenneth G.* Extinction of inoceramid bivalves in Maastrichtian strata of the Bay of Biscay region of France and Spain // **J. Paleontol.** 1994. Vol. 68, N 5. P. 1048-1066.
- McRoberts Ch.A., Newton C.R.* Selective extinction among end-Triassic European bivalves // **Geology.** 1995. Vol. 23, N 2. P. 102-104.
- Malinowska L.* Paleozoogeography and paleoecology of the Lower Kimmeridgian of Poland // **Bull. Pol. Acad. Sci. Earth Sci.** 1986. Vol. 34, N 2. P. 165-173.
- Mamedzade R.N.* Contribution to the ecology the Upper Cretaceous bivalves of Little Caucasus // **Acta geol. hung.** 1987. Vol. 30, N 1/2. P. 93-98.
- Mdsker J.P., Carter B.D.* Paleocology and paleogeography of an extensive rhodolith facies from the Lower Oligocene of South Georgia and North **Florida** // **Palaios.** 1987. Vol. 2, N 2. P. 181-188.
- Marasti R.* Bivalvi polisiringi del Pliocene, viventi nel **Mediterraneo: distribuzione e osservazioni.** 1 // **Acta natur. Ateneo parm.** 1990. T. 26, N 3/4. P. 129-152.
- Marasti R.* Bivalvi polisiringi del Pliocene, viventi nel Mediterraneo: distribuzione e osservazioni. 2 // **Ibid.** 1991. T. 27, N 1/4. P. 39-63.
- Marcopoulou-Diacantoni A.* Biofacies au **moyen des Échinides** du Miocene **supérieur** dand l'Île de Crete (**Grèce**): (Recherche biostratigraphique et paleontologique) // **Ann. Geol. Pays Hellen.** Tome h.s. 1979a. Vol. 3. P. 745-753.
- Marcopoulou-Diacantoni A.* Sur quelques Polypiers fossiles du **Tortonien** de Crete. Signification **paléocéologique** et **paléogéographique** // **Ibid.** 1979b. Vol. 2. P. 735-743.
- Margulis L., Lopez B.L., Awramik S.M., Sagan D.* Community living long before man fossil and living microbial mats and early life // **Sci. Total Environ.** 1986. Vol. 56. P. 379-397.
- Marincovich L.* Molluscan evidence for early middle Miocene **macine** glaciation in southern Alaska // **Bull. Geol. Soc. Amer.** 1990. Vol. 102, N 11. P. 1591-1599.
- Marincovich L., Jr., Moriya Sh.* Early Middle Miocene molluscs and benthic foraminifers from **Kodiak Island, Alaska** // **US Geol. Surv. Bull.** 1992. N 1999. P. 163-169.
- Martin J.M., Braga J.C., Rivas P.* Coral successions in Upper **Tortonian** reefs in SE Spain // **Lethaia.** 1989. Vol. 22, N 3. P. 271-286.
- Martin R.E.* Secular increase in nutrient levels through the **Phanerozoic**: Implications for productivity, biomass, and diversity of the marine biosphere // **Palaios.** 1996. Vol. 11, N 3. P. 209-219.
- Martin-Closas C., Serra-Kiel J.* Two examples of evolution controlled by large scale abiotic processes: Eocene nummulitids of the South-Pyrenean Basin and Cretaceous Charophyta of Western Europe // **Lect. Notes Earth Sci.** 1986. Vol. 8. P. 375-380.
- Martinius A.W., Molenaar N.* A coral-mollusc (Goniaraea - Crassatella) dominated **hardground** community in a **siliciclastic-carbonate** sandstone (the Lower Eocene Roda Formation, Southern Pyrenees, Spain) // **Palaios.** 1991. Vol. 6, N 2. P. 142-155.
- Masse J.-P.* **Les constructions & Madrepores urgoniens (Barrémien - Bédoulien)** de Provence (SE de la France) // **Mém. Bur. rech. géol. et minières.** 1977. N 89. P. 322-335.
- Masse J.-P., Philip J.* Cretaceous **coral-rudist** buildups of France // **Soc. Econ. Paleontol. Miner. Spec. Publ.** 1981. Vol. 30. P. 399-426.
- Masse J.-P., Philip J.* **L'évolution des Rudistes** au regard des principaux **événements géologiques** du **Crétacé** // **Bull. Cent. rech. explor.-prod. Elf-Aquitaine.** 1986. Vol. 10, N 2. P. 437-456.
- Masse J.-P., Walter B.* Les **brizioaires** du **crétacé inférieur** provincial. Biostratigraphie et **paléocéologie** // **Geobios.** 1974. Vol. 7, N 3. P. 183-210.
- Mathews R.K., Poore R.Z.* Tertiary $\delta^{18}\text{O}$ record and glacial-eustatic sea-level fluctuations // **Geology.** 1980. Vol. 8, N 10. P. 501-504.
- Mayer L.A., Shipley Th.H., Winterer E.L.* Equatorial Pacific seismic reflectors as indicators of global **oceanographic** events // **Science.** 1986. Vol. 233, N 4765. P. 761-764.
- Maynard S.J.* The causes of extinction // **Philos. Trans. Roy. Soc. London.** 1989. Vol. 325, N 1228. P. 241-252.

- Mercader C.G.L., Palaeoenvironments and sedimentologie** des formations **fécifiales á Rudistes** du **Sénonien inférieur** de Sainte-Anne d'Evenos, Massif du Grow **Cerveau** Var. S.E. France // **Geol. Mediter.** 1986. T. 12/13, N 1/2. P. 65-127.
- Michael E. Zur Palökologie und Faunenführung im** westlichen Bereich des **norddeutschen** Unterkreide-Meeress // **Geol. Jb. A.** 1974. Bd. 19. S. 67.
- Michalik J.** Systematics and ecology of **Zeilleria Bayle** and other **brachiopods** in the **uppermost** Triassic of the West Carpathians // **Geol. Sb. Bratisl.** 1977. Vol. 28, N 2. P. 323-346.
- Michalik J.** Uppermost Triassic short-lived **bioherm** complexes in the **Fatric**, Western Carpathians // **Facies.** 1982. Vol. 6. P. 129-146.
- Michalik J., Jendrejakova O.** Organism communities and biofacies of the **Fatra** formation (Uppermost Triassic, **Fatric**) in the West Carpathians // **Geol. Carpathica.** **Geol. Zb.** 1978. Vol. 29, N 1. P. 113-137.
- Michalik J., Jordan M., Radulovic V. et al.** **Brachiopod** fauna of the **Triassic-Jurassic** boundary in the Mediterranean Tethys // **Ibid.** 1991. Vol. 42, N 1. P. 59-63.
- Michalik J., Sotdk J.** Lower Cretaceous shallow marine buildups in the Western Carpathians and their relationship to pelagic facies // **Cretaceous Res.** 1990. Vol. 11, N 3. P. 211-227.
- Middlemiss F.A.** Brachiopod ecology and Lower **Greensand** palaeogeography // **Palaeontology.** 1962. Vol. 5, pt 2, P. 253-267.
- Middlemiss F.A.** Distribution of Lower Cretaceous brachiopods and its relation to climate // **Fossil and climate.** N.Y.: Wiley, 1984. P. 165-170.
- Miller A.I., Sepkoski J.J., Jr.** Modeling bivalve diversification: the effect of interaction on a macroevolutionary system // **Paleobiology.** 1988. Vol. 14, N 4. P. 364-370.
- Miller K.G., Katz M.E.** **Oligocene** to Miocene **benthic foraminiferal** and abyssal circulation changes in the North Atlantic // **Micropaleontology.** 1987. Vol. 33, N 2. P. 97-149.
- Miller K.G., Mountain G.S., Tucholke fi. fi.** Oligocene glacioeustasy and erosion on the margins of the North Atlantic // **Geology.** 1985. Vol. 13, N 1. P. 10-13.
- Miller M.F., Byers Ch.W.** Abundant and diverse early Paleozoic infauna indicated by the **stratigraphic** record // **Ibid.** 1984. Vol. 12, N 1. P. 40-43.
- Miller W.** Hierarchical concept of reef development // **Neues Jb. Geol. und Paläontol.** Abh. 1991. Bd. 182, N 1. S. 21-35.
- Moissette P.** **Bryozoans** associated with coralline algae in the Messinian of Western Algeria // **Glob. events and Neogene evol. Mediterr.:** IX Congr. RCMNS, Barcelona, Nov. 19-24, 1990: Abstr. Sabadella, 1990. P. 251.
- Monastersky R.** Counting the dead: Did the dinosaurs and their contemporaries die out with a bang or a whimper? // **Sci. News.** 1992. Vol. 141, N 5. P. 72-75.
- Montanari A., Asaro F., Michel H.V., Kennet J.P.** Iridium anomalies of Late Eocene age at Massignano (Italy), and ODP Site 689 B (Maud Rise, Antarctic) // **Palaios.** 1993. Vol. 8, N 5. P. 420-437.
- Morris K.A.** A classification of Turassic marine shale sequences: An example from the Toarcian (Lower Jurassic) of Great Britain // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1979. Vol. 26, N 1/2. P. 117-126.
- Morris K.A.** Comparison of major sequences of organic-rich mud deposition in the British Jurassic // **J. Geol. Soc.** 1980. Vol. 137, pt 2. P. 157-170.
- Morris P.H.** Distribution and palaeoecology of Middle Jurassic foraminifera from the Lower Inferior Oolite of the Cotswolds // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1982. Vol. 37, N 24. P. 319-347.
- Morris P.J.** Coordinated stasis and ecological locking // **Palaios.** 1995. Vol. 10, N 2. P. 101-102.
- Morter A.A.** **Purbeck-Wealden** beds **mollusca** and their relationship to ostracod **biostratigraphy**, stratigraphical correlation and palaeoecology in the Weald and adjacent areas // **Geol. Assoc. Proc.** 1984. Vol. 95, N 3. P. 217-234.
- Mostler H., Rossner R.** **Mikrofazies** und **Palökologie** der höheren **Werfener** Schichten (**Untertrias**) der **Nördlichen Kalkalpen** // **Facies.** 1984. Vol. 10. P. 87-144.
- Mount J.F., Signor Ph.W.** Faunas and facies - fact and artifact: **Paleoenvironmental** control on the distribution of Early Cambrian faunas // **Origin and early evolution of the Metazoa.** N.Y.; L.: Plenum press, 1992. P. 27-51.
- Moussavian I.** On cretaceous **bioconstructions**: Composition and evolutionary trends of crust-building associations // **Facies.** 1992. Vol. 26. P. 117-144.
- Myrow P.M.** **Thalassionoides** and the Enigma of Early Paleozoic open-framework burrow systems // **Palaios.** 1995. Vol. 10, N 1. P. 58-74.

- Nauss A.L., Smith P.L.* Lithiotis (Bivalvia) **bioherms** in the Lower Jurassic of east-central Oregon, U.S.A. // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1988. Vol. 65, N 3/4. P. 253–258.
- Negra M.E.H.* **Paléoenvironnement** et conditions de **genèse** du complexe **sénonien récifal** a rudistes du **Jebel el Kebar, Tunisie centrale** // **Bull. Soc. geol. France. Ser. 8.** 1987. T. 3, N 2. P. 317–326.
- Nekvasilová O., Žit J.* Upper Cretaceous epibionts cemented to gneiss boulders (Bohemia Cretaceous Basin, Czechoslovakia) // **Cas. miner. a geol.** 1988. Vol. 33, N 3. P. 251–270.
- Nêraudeau D.* Lateral variations of size-frequency distribution in a fossil echinoid community and their palaeoecological **significance** // **Lethaia.** 1991. Vol. 24, N 3. P. 299–309.
- Newell N.D.* Crises in the history of life // **Sci. Amer.** 1963. Vol. 208, N 2. P. 76–92.
- Newell N.D.* Mass extinctions at the end of the Cretaceous period // **Science.** 1965. Vol. 149, N 3687. P. 922–924.
- Newell N.D.* Revolutions in the history of life // **Uniformity and simplicity. Boulder (Colo.), 1967. P. 63–91.** (Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.; N 89).
- Newell N.D.* An outline history of tropical organic reefs // **Amer. Mus. Novit.** 1971. N 2465. P. 1–37.
- Newell N.D.* The evolution of reefs // **Sci. Amer.** 1972. Vol. 226, N 6. P. 54–65.
- Newmann M.E.J., Roberts B.W.* Mass extinction: Evolution and the effects of external influences on unfit species // **Proc. Roy. Soc. London B.** 1995. Vol. 260, N 1357. P. 31–37.
- Newton C.R.* Late Triassic bivalves of the Martin Bridge limestone, Hells Canyon, Oregon: taphonomy, paleoecology, **paleozoogeography** // **US Geol. Surv. Profess. Pap.** 1986. N 1435. P. 7–17.
- Newton C.R.* **Biogeographic** complexity in Triassic bivalves of the **Wallowa terrane**, northwestern United States: Oceanic islands, not continents, provide the best analogues // **Geology.** 1987. Vol. 15, N 12. P. 1126–1129.
- Newton C.R., Whalen M.T., Thompson J.B. et al.* Systematics and paleoecology of Norian (Upper Triassic) bivalves from a tropical island arc: Wallowa terrane, Oregon // **J. Paleontol.** 1987. Vol. 61, suppl. 4. P. 1–83.
- Nichols D.* Changes in the chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms // **Philos. Trans. Roy. Soc. London B.** 1959. Vol. 242. P. 347–437.
- Nicol S.A.* A down-slope Upper Triassic reef mound: Alfenz limestone, Hochschwab mountains, Northern calcareous Alps // **Facies.** 1987. Vol. 16. P. 23–36.
- Nicosia U.* Ammonites / epizoans relationships in the **Kimmeridgian** of the Central Apennines // **Geol. rom.** 1986. Vol. 25. P. 155–164.
- Nitzopoulos G.* **Faunistisch-ökologische**, stratigraphische und sedimentologische Untersuchungen am **Schwammstotzen** - Komplex bei Spielberg am **Hanenkamm** (Ob. Oxfordien, Südliche Frankenalb) // **Stuttgart. Beitr. Naturk. Ser. B. Geol. and Paläontol.** 1974. Bd. 16, N 1. S. 1–143.
- Nobuhara T.* Bathyal molluscan assemblages in the **Plio-Pleistocene** in the **Kakegawa** area, Shizuoka prefecture, Central Japan; their relationships with water masses // **Bull. Mizunami Fossil Mus.** 1992. N 19. P. 515–528.
- Nyong E.E., Olsson R.K.* A **paleoslope** model of Campanian to lower **Maastrichtian** foraminifera in the North American basin and adjacent continental margin // **Mar. Micropaleontol.** 1984. Vol. 8. P. 437–534.
- Oberhansli H., Müller-Merz E., Oberhansli R.* Eocene **paleoceanographic** evolution at 20–30°S in the Atlantic Ocean // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1991. Vol. 83, N 1/3. P. 173–215.
- Obradovic J., Stojadinovic P., Mirkovic B. et al.* **Jadranska karbonatna platforma** i neke njene karakteristike u priobalnom delu Crne Gore // **Глас. Прир. муз. Београду.** 1985/1986. T. 40/41. S. 65–82.
- Officer Ch.B.* Extinctions, indium, and shocked minerals associated with the Cretaceous / Tertiary transition // **J. Geol. Educ.** 1990. Vol. 38, N 5. P. 402–425.
- Officer Ch.B., Drake C.L.* The Cretaceous-Tertiary transition // **Science.** 1983. Vol. 219, N 4591. P. 1383–1390.
- Officer Ch.B., Drake C.L.* Terminal Cretaceous environmental events // **Ibid.** 1985. Vol. 227, N 4691. P. 1161–1167.
- Officer Ch.B., Drake C.L.* **Cretaceous/Tertiary** extinctions: We know the answer, but what is the question? // **Eos.** 1989. Vol. 70, N 25. P. 659–661.
- Officer Ch.B., Hallam A., Drake C.L., Devine J.D.* Late Cretaceous and paroxysmal **Cretaceous/Tertiary** extinctions // **Nature.** 1987. Vol. 326, N 6109. P. 143–149.
- Ogasawara K.* Notes on origin and migration of the **Omma-Manganzanian** fauna, Japan // **Paleontol. Soc. Jap. Spec. Pap.** 1986. N 29. P. 227–244.

- Ogasawara K., Naito K.** The **Omma-Manganian** molluscan fauna from **Akumigun**, Jamagata prefecture, Japan // Saito Ho on Kai Mus. Hist. Res. Bull. 1983. N 51. P. 41–61.
- Oglesby R.J., Saltzman B.** Extending the EBM: The effect of deep ocean temperature on climate with applications to the Cretaceous // Global and Planet. Change. 1990. Vol. 2, N 3/4. P. 237-259.
- Olsson R.K., Liu Ch.** Controversies on the placement of **Cretaceous-Paleogene** boundary and the **K/P** mass extinction of **planktonic** foraminifera // Palaios. 1993. Vol. 8, N 2. P. 127–139.
- Origin and early evolution of the Metazoa / Ed. J.H. Lipps, **Ph.W. Signor. N.Y.;** L.: Plenum press, 1992. 570 p.
- Oschmann W.** Upper Kimmeridgian and Protlandian marine macrobenthic associations from Southern England and Northern France // Facies. 1988. Vol. 18. P. 49-82.
- Oschmann W.** Environmental cycles in the late Jurassic northwest European epeiric basin: Interaction with atmospheric and **hydrospheric** circulations // Sediment. Geol. 1990. Vol. 69, N 3/4. P. 313–332.
- On E.** **Segmentierte Kalkschwämme (Sphinctozoa)** aus der Alpenen **Mittltrias** und ihre Bedeutung als **Riffbildner im Wettersteinkalk** // **München.** Bayer. Akad. Wiss. 1967. H. 131. S. 1-90.
- Ozawa T., Tomida S.** Тепловодная морская **малакофауна** Дзуси позднего миоцена - раннего плиоцена, Япония // Bull. **Mizunami** Fossil Mus. 1992. N 19. P. 427–440.
- Palaeobiology: A synthesis. Oxford etc.: Blackwell, 1990. 583 p.
- Palmer T.J.** The Hampen Marly and White Limestone formations: Florida-type carbonate lagoons in the Jurassic of Central England // Palaeontology. 1979. Vol. 22, N 1. P. 189-228.
- Palmer T.J.** Cambrian to Cretaceous changes in hardground communities // Lethaia. 1982. Vol. 15, N 4. P. 309–323.
- Palmer T.J., Fursich F.T.** The ecology of a Middle Jurassic hardground and crevice fauna // Palaeontology. 1974. Vol. 17, N 3. P. 507-524.
- Palmer T.J., Fursich F.T.** Ecology of sponge reefs from the Upper Bathonian of Normandy // **Ibid.** 1981. Vol. 24, pt 1. P. 1-24.
- Pandey O.P., Negi J.G.** Global volcanism, biological mass extinctions and the galactic vertical motion of the solar system // Geophys. J. Roy. Astron. Soc. 1987. Vol. 89, N 3. P. 857-867.
- Pantič N., Grubić A., Sladič-Trifunović M.** The importance of Mesozoic floras and faunas from intraoceanic carbonate platforms for interpretation of **palaeogeographic** and geodynamic events in the Tethys // Bull. Soc. paleontol. ital. 1983. Vol. 22, N 1/2. P. 5-14.
- Papp A.** Fazies und **Gliederung** des **Sarmats** in Wiener Becken // Mitt. Geol. Wien. 1956. Bd. 47. S. 35-98.
- Parrish J.T.** Upwelling and petroleum source beds, with reference to Paleozoic // Bull. **Amer. Assoc. Petrol. Geol.** 1982. Vol. 66. P. 750–774.
- Parrish J.T., Curtis R.L.** Atmospheric circulation, upwelling and organic rich rocks in the Mesozoic and Cenozoic eras // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1982. Vol. 40, N 1/3. P. 31–66.
- Parrish J.T., Siegler A.M., Scotese C.R.** Rainfall patterns and the distribution of coals and evaporites in the Mesozoic and Cenozoic // **Ibid.** 1982. Vol. 40, N 1/3. P. 67-102.
- Parsons D.G.** Palaeoecology of foraminiferid assemblages across late Cretaceous phosphogenic cycles, southwest Atlas, Morocco // **Ibid.** 1989. Vol. 69, N 3/4. P. 193–212.
- Pashin J.C., Etensohn F.R.** Paleocology and sedimentology of the dysaerobic Bedford fauna (late Devonian), Ohio and Kentucky (USA) // **Ibid.** 1992. Vol. 91, N 1/2. P. 21-34.
- Patterson C., Smith A.B.** Periodicity in extinction: The role systematics // Ecology. 1989. Vol. 70, N 4. P. 802–811.
- Paul C.R.C., Mitchell S.F.** Is famine a common factor in marine mass extinctions? // Geology. 1994. Vol. 22, N 8. P. 679–682.
- Pavlovec R.** Palaeoecology of **nummulitines** // **Boll. Soc. paleontol. ital.** 1983. Vol. 22, N 1/2. P. 15-19.
- Pedersen G.K.** Changes in the bivalve assemblage of an early Jurassic mudstone sequence (the **Fjerritslev** formation in the Gassum 1 well, Denmark) // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1986. Vol. 53, N 2/4. P. 139–168.
- Pedley H.M.** A paleoecological study of the Upper Coralline limestone, Terebratula - Aphlesia bed (Miocene, Malta) based on **Bryozoan** growth-form studies and **Brachipod** distribution // **Ibid.** 1976. Vol. 20, N 3. P. 209-234.
- Perch-Nielsen K.** Geologic events and the distribution of calcareous nannofossils - some speculations // Bull. Cent rech. **explor.-prod. Elf-Aquitaine.** 1986a. Vol. 10, N 2. P. 421–432.
- Perch-Nielsen K.** Calcareous nannofossil events at the Eocene / **Oligocene** boundary // Terminal Eocene events. Amsterdam etc.: Elsevier, 1986b. P. 275-282.

- Perch-Nielsen K., McKenzie J., He Q.** Biostratigraphy and isotopic geochemistry and the "catastrophic" extinctions of calcareous nannoplankton at the Cretaceous / Tertiary boundary // *Spec. Pap. Geol. Soc. Amer.* 1982. Vol. 190. P. 353-371.
- Perkins B.F.** Cretaceous reefs on the Gulf of Mexico region // *J. Paleontol.* 1969. Vol. 43, N 3. P. 894-895.
- Pfeiffer.** Paleontology and microfacies of a platform margin in the **Carnic Alps** (Austria, Middle Triassic) // *Facies.* 1988. Vol. 19. P. 33-59.
- Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution / Ed. J.W. Valentine. Princeton: Princeton Univ. press, 1985. 441 p.
- Philip J.** **Paleoécologie** des formations a rudistes du **Crétacé** supérieur: L'exemple du **sud-est** de la France // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1972. Vol. 12, N 3. P. 205-222.
- Philip J.** Stratigraphie et **paleoécologie** des formations a Rudistes du **Cénomani**: L'exemple de la Provence // *Geol. Mediterr.* 1978. Vol. 5, N 1. P. 155-167.
- Philip J.** **Paléobiogéographie** des Rudistes et **géodybamique** des marges **mésogéennes** au Cretace supérieur // *Bull. Soc. géol France. Ser. 7.* 1982. Vol. 24, N 5/6. P. 995-1006.
- Piccoli G., Massari D.G.** I molluschi dello stratotipo del **Priaboniano** e il loro significato paleoecologico // *Mém. Bur. rech. géol. et minieres.* 1968. Vol. 58. P. 245-252.
- Piccoli G., Savazzi E.** Five shallow **benthic** mollusc **faunas** from the Upper Eocene (Baron, **Priabona, Garowe, Nangulan, Takashima**) // *Bull. Soc. paleontol. ital.* 1983. Vol. 22. N 1/2. P. 31-47.
- Pickerill R.K.** Comment on "Exceptional fossil record: Distribution of **soft-tissue** preservation through the **Phanerozoic**" // *Geology.* 1994. Vol. 22, N 2. P. 183-184.
- Pikija M., Šikić K., Tišljar J., Sikid L.** Biolitični i **prateći** karbonatni facijesi **sarmata** u **području Krašić** - **Ozalj** (središnja **Hrvatska**) // *Geol. vjesnik.* 1989. Vol. 42. P. 15-28.
- Pirrie D., Marshall J.D.** **High-paleolatitude** Late Cretaceous paleotemperatures: New data from James Ross Island, **Antarctica** // *Geology.* 1990. Vol. 18, N 1. P. 31-34.
- Pisera A.** Paleocology and lithogenesis of the Middle Miocene (Badenian) **algal vermetid** reefs from the Roztocze Hills, southeastern Poland // *Acta geol. pol.* 1985. Vol. 35, N 1/2. P. 89-155.
- Pisera A.** Boring and nestling organisms from Upper Jurassic coral colonies from the northern Poland // *Acta palaeontol. pol.* 1987. Vol. 32, N 1/2. P. 83-104.
- Pisera A.** **Miocenskie** rafy Paratetydy // *Paleontol. a batymetria: Mater. XVI Konf. paleontol. Karpatach Rzeszowskich, Kamionka k. Rzeszowa, 7-9 paźdz., 1991. Sek. paleontol. PT geol. Krakow, 1991. S. 43-45.*
- Pisera A., Studenski W.** Middle Miocene **rhodoliths** from the **Korytnica** basin (southern Poland): Environmental significance and paleontology // *Acta palaeontol. pol.* 1989. Vol. 34, N 3. P. 179-209.
- Pitrat C.W.** **Phytoplankton** and the late Paleozoic wave of extinction // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1970. Vol. 8. P. 49-55.
- Platel J.-P.** Un modele d'organisation des biotopes a rudistes: l'**Angoumien** de l'**Aquitaine** septentrionale // *Bull. Soc. linnéenne Bordeaux.* 1974. T. 4, N 1. P. 3-13.
- Plaziat J.C.** **Huitres** de mangrove et peuplements littoraux de l'**Éocène inférieur** des **Corbières** // *Geobios.* 1970. Vol. 3, N 1. P. 7-29.
- Pleničar M.** The living environment of the Cretaceous fauna in the Northwestern Dinarides // *Boll. Soc. paleontol. ital.* 1983. Vol. 22, N 1/2. P. 49-51.
- Pleničar M.** Senonijske **rudistne** biostrome **severno** od **Kocevja** // *Razr. Slov. Akad. znan. in umen. Razr. naravosl. vede.* 1985. T. 26. S. 247-258.
- Pleničar M., Sribar L.** **Le récif** de rudistes pres de **Stranice** (N.O. de la Yougoslavie) // *Geol. rom.* 1992. Vol. 28. P. 305-317.
- Pollack J.B., Toon O.B., Ackerman Th.P., McKay Ch.P.** Environmental effects of an impact-generated dust cloud: **implications** for the Cretaceous - **Tertiary** extinctions // *Science.* 1983. Vol. 219, N 4582. P. 287-289.
- Pomerol Ch.** La transition **Éocène-Oligocène** est - elle un **phénomène** progressif ou brutal? // *Bull. Soc. géol. France. Ser. 8.* 1985. Vol. 1, N 2. P. 263-267.
- Pomerol Ch., Premoli-Silva I.** The **Eocene-Oligocene** transition events and boundary // *Terminal Eocene events. Amsterdam etc.: Elsevier, 1986. P. 1-24.*
- Pomoni-Papaïannou F., Flügel E., Koch R.** Depositional environments and diagenesis of upper Jurassic subsurface sponge - and Tubiphytes reef limestones: **Altensteig I well**, Western Molasse Basin, Southern Germany // *Facies.* 1989. N 21. P. 263-283.

- Pozaryska K., Brochwic-Lewinski W.** The nature and origin of Mesozoic and Early **Cenozoic** marine faunal province: Some reflections // Mitt. **Geol.-Paläontol. Inst.** Univ. Hamburg. 1975. H. 44. S. 207-216.
- Prauss M., Riegel W.** Evidence from **phytoplankton** associations for causes of black shale **fromation** in epicontinental seas // Neues Jb. **Geol. und Paläontol.** Monatsh. 1989. H. 11. S. 671-682.
- Prinn R.G., Fegley B., Jr.** Bolide impacts, acid rain, and biospheric traumas at the Cretaceous - Tertiary boundary // **Earth and Planet. Sci. Lett.** 1987. Vol. 83. P. 1-15.
- Prozorovskiy V.A.** The Urgonian facies of Central Asia // **Cretaceous Res.** 1990. Vol. 11, N 3. P. 253-260.
- Pugaczewska H.** Les organismes sédentaires **sur les** rostrés des **belemnites** du Crétacé **supérieur** // Acta palaeontol. pol. 1965. Vol. 10. P. 73-109.
- Purser B.H.** **Syn-sedimentary** marine lithification of Middle Jurassic limestones in the Paris Basin // **Sedimentology.** 1969. Vol. 12, N 3/4. P. 205-230.
- Quinn J.F.** On the statistical detection of cycles in extinctions in the marine fossil record // **Paleobiology.** 1987. Vol. 13, N 4. P. 465-478.
- Quinn J.F., Signor Ph.W.** Death stars, ecology, and mass extinctions // **Ecology.** 1989. Vol. 70, N 4. P. 824-834.
- Radwańska U., Radwański A.** A new species of inarticulate **brachiopods**, *Discinisca polonica* sp.n. from the **Korytnica** Basin (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland) // Acta **geol.** pol. 1984. Vol. 34, N 3/4. P. 253-269.
- Radwański A.** Boring animals in Miocene littoral environments of southern Poland // Bull. Acad. pol. sci. Sér. sci. géol., géogr. 1964. Vol. 12. P. 57-62.
- Railsback L.B., Anderson Th.F.** Control of Triassic seawater chemistry and temperature on the evolution of post-Paleozoic aragonite-secreting faunas // **Geology.** 1987. Vol. 15, N 11. P. 1002-1005.
- Rampino M.R., Stothers R.B.** Flood basalt **volcanism** during the past 250 million years // **Science.** 1988. Vol. 241, N 4866. P. 663-668.
- Rampino M.R., Volk T.** Mass extinctions, atmospheric sulphur and climatic warming at the **K/T** boundary // **Nature.** 1988. Vol. 332, N 6159. P. 63-65.
- Randazzo A.F., Kosters M., Kones D.S., Portell R.W.** Paleogeology of shallow-marine carbonate environments, middle Eocene of Peninsula Florida // **Sediment. Geol.** 1990. Vol. 66, N 1/2. P. 1-11.
- Rasmussen H.W.** **Echinoid** and crustacean burrows and their diagenetic significance in the **Maastrichtian-Danian** of Stevns Klint, Denmark // **Lethaia.** 1971. Vol. 4. P. 191-216.
- Raup DM.** Species diversity in the Phanerozoic: An interpretation // **Paleobiology.** 1976. Vol. 2, N 4. P. 289-297.
- Raup DM.** Biological extinction in earth history // **Science.** 1986. Vol. 231, N 4745. P. 1528-1533.
- Raup DM.** Mass extinction: A commentary // **Palaeontology.** 1987. Vol. 30, N 1. P. 1-13.
- Raup DM.** Impact as a general cause of extinction: a **feasibility** test // **Lunar Planet. Inst. Contrib.** 1988. N 673. P. 148-149.
- Raup DM.** The case for **extraterrestrial** causes of extinction // **Philos. Trans. Roy. Soc. London.** 1989. Vol. 325, N 1228. P. 421-435.
- Raup DM.** Large-body impact and extinction in the Phanerozoic // **Paleobiology.** 1992. Vol. 18, N 1. P. 80-88.
- Raup D.M., Boyajian G.E.** Patterns of generic extinction in the fossil record // **Ibid.** 1988. Vol. 14, N 2. P. 109-125.
- Raup D.M., Sepkoski J.J.** Mass extinctions in the marine fossil record // **Science.** 1982. Vol. 215, N 4539. P. 1501-1503.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., Jr.** Periodic extinction of families and genera // **Ibid.** 1986. Vol. 231. P. 833-836.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., Jr.** Testing for periodicity of extinction // **Ibid.** 1988. Vol. 241. P. 94-96.
- Rawson P.F.** Early Cretaceous ammonite **biostratigraphy** and **biogeography** // **The Ammonoidea.** L.; N.Y.: Acad. press, 1981. P. 499-520. (Syst. Assoc. Spec. Vol.; N 18).
- Rea D.K., Schrader H.** Late Pliocene onset of glaciation: Ice rafting and diatom stratigraphy of North Pacific DSOP cores // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1985. Vol. 49, N 3/4. P. 313-325.
- Rea D.K., Zachos J.C., Owen R.M., Gingerich Ph.D.** Global change at the **Paleocene-Eocene** boundary: Climatic and evolutionary consequences of tectonic events // **Ibid.** 1990. Vol. 79, N 1/2. P. 117-128.

- Reeside J.B., Jr.* **Paleoecology** of the Cretaceous seas of the Western Interior of the United States // *Mem. Geol. Soc. Amer.* 1957. N 67. P. 505-541.
- Reid R.E.H.* Origin of the Mesozoic "Boreal" realm // *Geol. Mag.* 1973. Vol. 110, N 1. P. 67-69.
- Reid R.P., Ginsburg R.N.* The role of framework in Upper **Triassic** path reefs in the Yukon (Canada) // *Palaios*. 1986. Vol. 1. P. 590-600.
- Reid R.P., Tempelman-Kluit D.J.* Upper Triassic tethyan-type reefs in the Yukon // *Bull. Canad. Petrol. Geol.* 1987. Vol. 35, N 3. P. 316-332.
- Reiskind J.* Marine concretionary faunas of the uppermost **Bearpaw** shale (**Maestrichtian**) in eastern Montana and southwestern Saskatchewan // *Geol. Assoc. Canada. Spec. Pap.* 1975. N 13. P. 235-252.
- Revert J., Pajaund D.* Intérêt des **thécidées berriasiennes** sur une surface **indurée** de la **région** de Tlemcen (**Ouest-Algérien**) // *Ann. Soc. geol. Nord.* 1975. Vol. 95, N 1. P. 37-46.
- Rhoads D.C., Speden I.G., Waage K.M.* Trophic group analysis of Upper Cretaceous (Maestrichtian) bivalve assemblages from South Dakota // *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 1972. Vol. 56, N 6. P. 1100-1113.
- Rhoads D.C., Young D.K.* The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic **structure** // *J. Mar. Res.* 1976. Vol. 28, N 2. P. 150-178.
- Rhodes M.C., Thayer Ch.W.* Mass extinctions: **Ecological** selectivity and primary production // *Geology*. 1991. Vol. 19, N 9. P. 877-880.
- Rhodes M.C., Thayer Ch.W.* Effects of turbidity on suspension feeding: are brachiopods better than bivalves? **Brachiopods** through time // *Proc. II Intern. brachiopod* congr. Rotterdam, 1991. P. 191-196.
- Rice A.* Shock pressures in ingeous processes: Implications for **K/T** events // Extinction events in Earth history. B. etc.: Springer, 1990. P. 59-83. (**Lect. Notes Earth Sci.**; Vol. 30).
- Rich P.V., Rich T.H., Wagstaff E. et al.* Evidence for low temperatures and biologic diversity in Cretaceous high latitudes of Australia // *Science*. 1988. Vol. 242, N 4884. P. 1403-1406.
- Ricou L.E., Mercier de Lepinay B., Marcoux J.* Evolution of the Tethyan seaways and implications for the oceanic circulation around the **Eocene-Oligocene** boundary // Terminal Eocene events. Amsterdam etc.: Elsevier, 1986. P. 387-394.
- Riedel P.* Facies and development of the "Wilde **Kirche**" reef complex (Rhaetian, Upper Triassic, Karwendelgebirge, **Austria**) // *Facies*. 1988. Vol. 18. P. 205-218.
- Ridby S., Milsom C.* Benthic origins of **zooplankton**: An environmentally determined **macroevolutionary** effect // *Geology*. 1996. Vol. 24, N 1. P. 52-54.
- Roberson D.Sh.* The **paleoecology**, distribution and significance of circular **bioherms** in the Edwards Limestone of central Texas // *Baylor Geol. Stud. Bull.* 1972. N 23. P. 1-35.
- Robinson N.D.* Biogenic acid **rain** during the Late Cretaceous as a possible cause of extinctions // *J. Geol. Soc.* 1995. Vol. 152, N 1. P. 4-6.
- Rögl F., Steininger F.F.* Neogene **Paratethys**, Mediterranean and **Indo-Pacific** seaways // *Fossils and climate*. N.Y. etc.: Wiley, 1984. P. 171-200.
- Rolin Y., Gaillard Ch., Roux M.* **Écologie** des **pseudobiohermes** des **Terres Noires** jurassiques lies a des **paleo-sources sous-marines**: Le site orfordien de Beauvoisin (Drome, Bassin du Sud-Est, France) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1990. Vol. 80, N 2. P. 79-105.
- Rollins H.B., Donahue J.* Towards a theoretical basis of paleoecology: Concepts of community dynamics // *Lethaia*. 1975. Vol. 8, N 4. P. 255-270.
- Roniewicz E.* **Aragonite** Jurassic corals from erratic boulders on the South Baltic Coast // *Ann. Soc. geol. pol.* 1984. Vol. 54, N 1/2. P. 65-77.
- Roniewicz E., Roniewicz P.* Hardground in the coraliferous **Kimmeridgian** deposits of the Holy Cross Mts, Central Poland // *Acta geol. pol.* 1968. Vol. 18, N 2. P. 375-385.
- Roniewicz E., Roniewicz P.* Upper Jurassic coral assemblages of the Central Polish Uplands // *Ibid.* 1971. Vol. 21, N 3. P. 399-423.
- Ross Ch.A., Ross J.R.P.* Late Paleozoic **depositional** sequences are synchronous and worldwide // *Geology*. 1985. Vol. 13, N 3. P. 194-197.
- Roth P.H.* Mesozoic calcareous nannofossil evolution: Relation to **paleoceanographic** events // *Paleoceanography*. 1987. Vol. 2. P. 601-611.
- Roth P.H.* Ocean circulation and calcareous **nannoplankton** evolution during the Jurassic and Cretaceous // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1989. Vol. 74, N 1/2. P. 111-126.
- Rouchy J.-M., Saint-Martin J.-P., Maurin A., Bernet-Rollande M.-C.* Evolution et antagonisme des **communautés bioconstructrices** animées et **végétales** à la fin du Miocene en **Méditerranée** occidentale: **Biologie** et **sédimentologie** // *Bull. Cent. rech. explor.-prod. Elf-Aquitaine*. 1986. Vol. 10, N 2. P. 333-348.

- Rowland S.M.* Were there frameworks reefs in the Cambrian? // *Geology*. 1984. Vol. 12, N 3. P. 181-183.
- Rowland S.M., Gangloff A.* Structure and paleoecology of Lower Cambrian reefs // *Palaios*. 1988. Vol. 3, N 2. P. 111-135.
- Rozanov A.Yu.* Some problems concerning the **Precambrian-Cambrian** transition and the Cambrian faunal radiation // *J. Geol. Soc.* 1992. Vol. 149. P. 593-598.
- Rozanov A.Yu., Zhuravlev A.Yu.* The Lower Cambrian fossil record of the Soviet Union // *Origin and early evolution of the Metazoa*. N.Y.; L.: Plenum press, 1992. P. 205-282.
- Ruggieri G., Sprovieri R.* Messinian salinity crisis and its paleogeographical implications // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1976. Vol. 20, N 1/2. P. 13-21.
- Runnegar B.* The Cambrian explosion: Animals or fossils? // *J. Geol. Soc. Austr.* 1982. Vol. 29, N 4. P. 395-411.
- Russell D.A.* The biotic crisis at the end of the Cretaceous period // *Sylogus*. 1977. N 12. P. 11-23.
- Ryan W.B.F., Cita M.B., Rawson M.D.* et al. A paleomagnetic assignment of Neogene stage boundaries and the development of isochronous datum planes between the Mediterranean, the Pacific and Indian Oceans in order to investigate the response of the World Ocean to the Mediterranean salinity crisis // *Rev. ital. paleontol.* 1974. Vol. 80. P. 631-688.
- Sageman B.B.* The benthic boundary biofacies model: **Hartland** shale member, Greenhorn Formation (Cenomanian), western interior, north America // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1989. Vol. 74, N 1/2. P. 87-100.
- Sageman B.B., Craig R.B.* Diversity and species abundance patterns in Late Cenomanian black shale biofacies, Western Interior, US // *Palaios*. 1997. Vol. 12, N 5. P. 449-466.
- Sahni A.* Cretaceous-Tertiary boundary events: Mass extinctions, iridium enrichment and Deccan volcanism // *Curr. Sci. (India)*. 1988. Vol. 57, N 10. P. 513-519.
- Saint-Martin J.P.* Le **phénomène récifal messinien** en Oranie (Algérie) // **Géobios. Mém. spéc.** 1984. N 8. P. 159-166.
- Saint-Martin J.P.* Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc // **Mém. Mus. nat. hist. natur.** 1990. Vol. 56. P. 1-351.
- Saint-Martin J.P., Moissette P., Freneix S.* **Paléocéologie** des assemblages de Bivalves dans les récifs messiniens d'Oranie occidentale (Algérie) // *Bull. Soc. géol. France. Ser. 8.* 1985. Vol. 1, N 2. P. 280-283.
- Saint-Martin J.P., Rouchy J.-M.* Les plates-formes **carbonatées** messiniennes en **Méditerranée occidentale**: leur importance pour la reconstitution des variations du niveau marin au Miocène terminal // *Bull. Soc. géol. France.* 1990. Vol. 6, N 1. P. 83-94.
- Sancetta C.* Cycles, steps and **CO₂**: **Paleoceanography** in the United States from 1983-1986 // *Rev. Geophys.* 1987. Vol. 25, N 6. P. 1363-1375.
- Sandberg P.A.* An oscillating trend in Phanerozoic non-skeletal carbonate mineralogy // *Nature*. 1983. Vol. 305. P. 19-22.
- Sanders H.L.* Marine benthic diversity: a comparative study // *Amer. Natur.* 1968. Vol. 102, N 925. P. 243-282.
- Sartorio D.* Caprinid patch reef in the cansiglio inner platform carbonate sequence (Southern Alps): A record of the Earliest Aptian marine transgression // *Riv. ital. paleontol. e stratigr.* 1986. Vol. 92, N 3. P. 383-399.
- Saunders J.B., Bernoulli D., Müller-Merz E.* et al. Stratigraphy of the late Middle Eocene to Early Oligocene in the Bathcliff section, Barbados, West Indies // *Micropaleontology*. 1984. Vol. 30, N 4. P. 390-425.
- Savazzi E.* Commensalism between a boring **mytilid** bivalve and a soft bottom coral in the upper Eocene of northern Italy // **Paläontol. Ztschr.** 1982. Bd. 56, N 3/4. S. 165-175.
- Savin S.M.* The history of the Earth's surface temperature during the past 100 million years // *Annu. Rev. Earth and Planet. Sci.* 1977. Vol. 5. P. 319-344.
- Savin S.M., Douglas R.G., Keller G.* et al. Miocene benthic foraminiferal isotope records: A synthesis // *Mar. Micropaleontol.* 1981. Vol. 6, N 5/6. P. 423-450.
- Savin S.M., Douglas R.G., Stehli F.G.* Tertiary marine paleotemperatures // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1975. Vol. 86. P. 1499-1514.
- Savrdra Ch.E., Bottjer D.J.* Trace-fossil model for reconstructing oxygenation histories of ancient marine bottom waters: Application to Upper Cretaceous **Niobrara** Formation, Colorado // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1989. Vol. 74, N 1/2. P. 49-74.

- Schafer P. Fazielle Entwicklung und **palökologische Zonierung** zweier **Obertriadischer Rif-strukturen** in den Nordlichen Kalkalpen (**Oberrät-Riff-Kalke**, Salzburg) // *Facies*. 1979. Vol. 1. P. 3-245.
- Schafer P. Development of ecologic coral reefs during the Latest Triassic (Rhaetian) of the Northern Limestone Alps // *Palaeontogr. Amer.* 1984. Vol. 54. P. 210-218.
- Scheibnerova V. Some notes on palaeoecology and palaeogeography of the Great Artesian Basin, Australia, during the Cretaceous // *Search*. 1970. Vol. 1, N 3. P. 125-126.
- Scheibnerova V. Palaeoecology and palaeogeography of Cretaceous deposits of the Great Artesian Basin (Australia) // *Rec. Geol. Surv. New South Wales*. 1971. Vol. 13, pt 1. P. 1-48.
- Schindewolf O.H. Über die möglichen Ursachen der **grossen** erdgeschichtlichen Faunenschnitte // *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.* 1954. H. 10. S. 457-465.
- Schindler E. The Late Frasnian (Upper Devonian) kellwasser crisis // Extinction events in Earth history. B. etc.: Springer 1990. P. 151-159. (**Lect.** Notes Earth Sci.; Vol. 30).
- Schlagintweit F. **Allochthonous** urgonian limestones of the Northern Calcareous Alps: **Facies and palaeogeographic** framework within the Alpine orogeny // *Cretaceous. Res.* 1990. Vol. 11, N 3. P. 261-272.
- Schlanger S.O., Arthur M.A., Jenkins H.C., Scholle P.A. The **Cenomanian-Turonian** oceanic anoxic event. 1. Stratigraphy and distribution of organic-rich beds and the marine ¹³C excursion // Marine petroleum source rocks. Oxford: Blackwell, 1987. P. 371-400. (*Geol. Soc. Spec. Publ.*; N 26).
- Schlanger S.O., Jenkins H.C., Premoli Silva I. **Volcanism** and vertical tectonics in the Pacific Basin related to global Cretaceous transgressions // *Earth and Planet. Sci. Lett.* 1981. Vol. 52, N 2. p. 435-449.
- Schopf Th.J. **Permo-Triassic** extinctions: Relation to sea-floor spreading // *J. Geol.* 1974. Vol. 82, N 2. P. 129-143.
- Schorr M., Koch R. Fazies **zonierung** eines **oberjurassischen Algen-Schwamm-Bioherms** (Herrlingen, Schwabische Alb) // *Facies*. 1985. Vol. 13. P. 227-270.
- Schram F.R. **Paleozoogeography** of Late Paleozoic and Triassic Malacostraca // *Syst. Zool.* 1977. Vol. 26, N 4. P. 367-379.
- Schubert J.K., Bottjer D.J. Aftermath of the **Permian-Triassic** mass extinction event: Paleocology of lower Triassic carbonates in the western USA // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1995. Vol. 116, N 1/2. P. 1-39.
- Scotese C.R., Gahagan L.M., Larson R.L. Plate tectonic **reconstructions** of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins // *Tectonophysics*. 1988. Vol. 155, N 1/4. P. 27-48.
- Scott D.B., Mudie P.J., Baki V. et al. **Biostratigraphy** and late Cenozoic **paleoceanography** of the Arctic Ocean: Foraminiferal, lithostratigraphic, and **isotopic** evidence // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1989. Vol. 101. P. 260-277.
- Scott G. Paleocological factors controlling the distribution and mode of life of Cretaceous ammonoids in the Texas area // *J. Paleontol.* 1940. Vol. 14, N 4. P. 299-323.
- Scott R.W. Paleocology and paleontology of the Lower Cretaceous Kiowa formation, Kansas // *Univ. Kans. Paleontol. Contrib.* 1970a. Art. 52: (Cretaceous 1). P. 1-94.
- Scott R.W. Stratigraphy and sedimentary environments of Lower Cretaceous rocks, southern Western Interior // *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 1970b. Vol. 54, N 7. P. 1225-1244.
- Scott R.W. Bay and shoreface **benthic** communities in the Lower Cretaceous // *Lethaia*. 1974. Vol. 7, N 4. P. 315-330.
- Scott R.W. Patterns of Early Cretaceous molluscan diversity **gradients** in south-central United States // *Ibid.* 1975. Vol. 8, N 3. P. 241-252.
- Scott R.W. Trophic classification of benthic communities // Structure and classification of paleocommunities. **Stroudsburg (Pa.)**: Dowden, Hutchinson and Ross, 1976. P. 29-66.
- Scott R.W. Early Cretaceous environments and **paleocommunities** in the southern Western Interior (Pt 1) // *Mount. Geol.* 1977. Vol. 14, N 3/4. P. 155-168.
- Scott R.W. Depositional model of Early Cretaceous coralalgal-rudist reefs, Arizona // *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* 1979. Vol. 63, N 7. P. 1108-1127.
- Scott R.W. Biotic relations in Early Cretaceous **coral-algal-rudist** reefs, Arizona // *J. Paleontol.* 1981. Vol. 55, N 2. P. 463-478.
- Scott R.W. Mesozoic biota and **depositional** systems of the Gulf of **Mexico-Caribbean** region // *Geol. Assoc. Canada. Spec. Pap.* 1984a. N 27. P. 49-64.
- Scott R.W. Evolution of Early Cretaceous reefs in the Gulf of Mexico // *Palaeontogr. Amer.* 1984b. N 54. P. 406-412.

- Scott R.W.* **Biogeographic** influences of Early Cretaceous paleocommunities, Western Interior // *J. Paleontol.* 1986. Vol. 60, N 2. P. 197-207.
- Scott R.W.* Evolution of Late Jurassic and Early Cretaceous reef biotas // *Palaios*. 1988. Vol. 3, N 2. P. 184-193.
- Scott R.W.* Models and stratigraphy of Mid-Cretaceous reef communities, Gulf of Mexico. **Tulsa (Okla.): Soc. Sediment. Geol.** 1990. 102 p.
- Scrutton C.T.* Reefs // *Palaeobiology: A synthesis*. Oxford etc.: Blackwell, 1990. P. 52-56.
- Seffinga*. Possible evidence of "glacial" conditions during the Julian substage of the **Karnian** (Upper-Triassic) // *Proc. Koninkl. nederl. Akad. Wetensch. B.* 1988. Vol. 91, N 1. P. 91-100.
- Sellwood B.W.* Tidal-flat sedimentation in the Lower Jurassic of **Bornholm**, Denmark // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaescol.* 1972. Vol. 11, N 2. P. 93-106.
- Sellwood B.W., McKerrow W.S.* **Depositional** environments in the lower part of the Great Oolite group of Oxfordshire and north Gloucestershire // *Proc. Geol. Assoc. London*. 1974. Vol. 85, N 2. P. 189-210.
- Seneš J.* **Pectunculus** - Sande und egerer Faunentypus im Tertiär bei Kovacov in **Karpatenbecken** // *Geol. pr. Monogr.* ser. 1958. t. 1. S. 1-232.
- Senowbari-Daryan B.* Fazielle und paläontologische Untersuchungen in oberrhätischen Riffen (Feichtenstein- und Gruberriff bei Hintersee, Salzburg, **Nördliche Kalkalpen**) // *Facies*. 1980. Vol. 3. P. 1-250.
- Senowbari-Daryan B., Schäfer P., Abate B.* **Obertriadische** Riffe und Riffenorganismen in Sizilien (Beiträge zur Paläontologie und Mikrofazies obertriadischer Riffe im alpin-mediterranen Raum, 27) // *Ibid.* 1982. Vol. 6. P. 165-184.
- Sepkoski J.J.* A complication of fossil marine families // *Milwaukee Publ. Mus. Contrib. Biol., Geol.* 1982. Vol. 51. P. 1-125.
- Sepkoski J.J., Jr.* Global bioevents and the question of periodicity // *Lect. Notes Earth Sci.* 1986a. Vol. 8. P. 47-61.
- Sepkoski J.J., Jr.* Phanerozoic overview of mass extinction // *Patterns and processes in history of life*, Rep. Dahlem Workshop, Berlin, 16-21 June, 1985. B., 1986b. P. 277-295.
- Sepkoski J.J., Jr.* Periodicity of extinction: a 1988 update // *Lunar Planet. Inst. Contrib.* 1988. N 676. P. 170-171.
- Sepkoski J.J., Jr.* Periodicity in extinction and the problem of catastrophism in the history of life // *J. Geol. Soc.* 1989. Vol. 146, N 1. P. 7-19.
- Sepkoski J.J., Jr.* **Evolutionary** faunas // *Palaeobiology: A synthesis*. Oxford etc.: Blackwell, 1990a. P. 37-41.
- Sepkoski J.J., Jr.* Periodicity // *Ibid.* 1990b. P. 171-179.
- Sepkoski J.J., Jr.* Extinction and the fossil record // *Geotimes*. 1994. Vol. 39, N 3. P. 15-17.
- Sepkoski J.J., Jr., Bambach R.K., Raup D.M., Valentine J.W.* Phanerozoic marine diversity and the fossil record // *Nature*. 1981. Vol. 293, N 5832. P. 435-437.
- Sepkoski J.J., Jr., Miller A.I.* Evolutionary faunas and the distribution of Paleozoic benthic communities in space and time // *Phanerozoic diversity patterns: Profiles in macroevolution*. Princeton; San Francisco; Princeton Univ. press, 1985. P. 153-190.
- Sepkoski J.J., Jr., Raup D.M.* Periodicity in marine extinction events // *Dynamics of extinction*. N.Y. etc.: Wiley, 1986. P. 3-36.
- Sepkoski J.J., Sheehan P.M.* Diversification, faunal change, and community replacement during the Ordovician radiations // *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*. N.Y.: Plenum press, 1983. P. 673-717.
- Sena-Kiel J., Reguant S.* Biofacies de plate-forme aphotique silico-clastique avec bryozoaires et spongiaires: (Eocén moyen, secteur oriental du bassin **Sud-Pyrénéen**) // *Geobios*. 1991. Vol. 24, N 1. P. 33-40.
- Shackleton N.J.* Paleogene stable isotope events // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1986. Vol. 57, N 1/2. P. 91-102.
- Shackleton N.J., Backman J., Zimmerman H. et al.* Oxygen isotope calibration on the onset of ice-rafting and history of glaciation in the north Atlantic region // *Nature*. 1984. Vol. 307, N 5952. P. 620-623.
- Shackleton N.J., Boersma A.* The climate of the Eocene ocean // *J. Geol. Soc.* 1981. Vol. 138, N 2. P. 153-157.
- Shackleton N.J., Kennet J.P.* Paleotemperature history of the Cenozoic and the initiation of Antarctic glaciation: Oxygen and carbon isotope analysis in DSDP, Sites 277, 279 and 281 // *Init. Rep. Deep Sea Drilling Project*. 1975. Vol. 29. P. 743-755.

- Sheehan P.M.* Brachiopod synecology in a time of crisis (Late Ordovician - Early Silurian) // Paleobiology. 1975. Vol. 1. P. 205-212.
- Sheehan P.M.* Reefs are not so different: They follow the evolutionary pattern of level-bottom communities // Geology. 1985. Vol. 13, N 1. P. 46-49.
- Sheehan P.M., Hansen Th.A.* Detritus feeding as a buffer to extinction at the end of the Cretaceous // Ibid. 1986. Vol. 14, N 10. P. 868-870.
- Signor Ph., Lipps J.H.* Origin and early radiation of the Metazoa // Origin and early evolution of the Metazoa. N.Y.; L.: Plenum press, 1992. P. 3-23.
- Signor P.W., Vermeij G.J.* The plankton and the benthos: Origins and early history of an evolving relationship // Paleobiology. 1994. Vol. 20. P. 297-319.
- Silvestru E.* New ideas on the Cretaceous / Tertiary extinctions // Evol. and Adapt. 1988. Vol. 3. P. 89-98.
- Simberloff D.S.* Permo-Triassic extinction: Effects of arean on biotic equilibrium // J. Geol. 1974. Vol. 82, N 2. P. 267-277.
- Simms M.J., Ruffel A.H.* Synchronicity of climatic change and extinctions in the Late Triassic // Geology. 1989. Vol. 17, N 3. P. 265-268.
- Simpson G.G.* The first three billion years of community evolution // Brookhaven Symp. Biol. 1969. N 22. P. 162-176. **Discuss.:** P. 176-177.
- Smit J., Groot H., De Jonge R., Smit. P.* Impact and extinction signatures in complete Cretaceous-Tertiary (KT) boundary sections // Lunar Planet. Inst. Contrib. 1988. N 673. P. 182-183.
- Smit J., Hertogen J.* An extraterrestrial event at the Cretaceous - Tertiary boundary // Nature. 1980. Vol. 285. P. 198-200.
- Smith A.G., Briden J.C.* Mesozoic and Cenozoic paleocontinental maps. Cambridge: Univ. press, 1977. 63 p.
- Smith K., Romein A.J.T.* A sequence of events across the Cretaceous-Tertiary boundary // Earth and Planet. Sci. Lett. 1985. Vol. 74. P. 155-170.
- Smith P.L., Tipper H.W.* Plate tectonics and paleobiogeography: Early Jurassic (Pliensbachian) endemism and diversity // Palaios. 1986. Vol. 1, N 4. P. 399-412.
- Snyder S.W., Müller C., Miller K.G.* Eocene-Oligocene boundary: Biostratigraphic recognition and gradual paleoceanographic change at DSDP Site 549 // Geology. 1984. Vol. 12, N 2. P. 112-115.
- Sohl N.F.* Cretaceous gastropods — contrasts between Tethys and temperature provinces // J. Paleontol. 1987. Vol. 61, N 6. P. 1085-1111.
- Sorgenfrei T.* Molluscan assemblages from the marine Middle Miocene of South Jutland and their environments. København, 1958. Vol. 1/2. 504 p.
- Spicer R.A., Corfield R.M.* A review of terrestrial and marine climates in the Cretaceous with implications for modelling the "Greenhouse Earth" // Geol. Mag. 1992. Vol. 129, N 2. P. 169-180.
- Sprinkle J., Guensburg Th.E.* Origin of echinoderms in the Paleozoic evolutionary fauna: The role of substrates // Palaios. 1995. Vol. 10, N 5. P. 437-453.
- Squires D.F.* Fossil coral thickets in Wairawapa, New Zealand // J. Paleontol. 1964. Vol. 38, N 5. P. 905-915.
- Squires R.L., Goedert J.* New Late Eocene molluscs from localized limestone deposits formed by subduction-related methane seeps, southwestern Washington // Ibid. 1991. Vol. 65, N 3. P. 412-416.
- Stancliff R.P.W.* Microforaminiferal linings: Their classification, biostratigraphy and paleoecology, with specific reference to specimens from British Oxfordian sediments // Micropaleontology. 1989. Vol. 35, N 4. P. 337-352.
- Stanley G.D., Jr.* Paleoecology, structure, and distribution of Triassic coral buildups in western North America // Univ. Kans. Paleontol. Contrib. 1979. Art. 65. P. 1-68.
- Stanley G.D., Jr.* Triassic carbonate buildups of western North America: comparisons with the Alpine Triassic of Europe // Riv. ital. paleontol. e stratigr. 1980. Vol. 85, N 3/4. P. 877-894.
- Stanley G.D., Jr.* Early history of scleractinian corals and its geological consequences // Geology. 1981. Vol. 9, N 11. P. 507-511.
- Stanley G.D., Jr.* Triassic carbonate development and reefbuilding in western North America // Geol. Rdsch. 1982. Bd. 71, H. 3. S. 1057-1075.
- Stanley G.D., Jr.* The history of early Mesozoic reef communities: A three-step process // Palaios. 1988. Vol. 3, N 2. P. 170-183.

- Stanley G.D., Jr.* Confessions of the a displaced reefer // *Ibid.* 1996. Vol. 11, N 1. P. 1-2.
- Stanley G.D., Jr., Cairns S.D.* Constructional **azooxanthellae** coral communities: An overview with implications for the fossil record // *Ibid.* 1988. Vol. 3, N 2. P. 233-242.
- Stanley G.D., Jr., Senowbari-Daryan B.* Upper **Triassic**, Dachsteintype reef limestone from the Willowa Mountains, Oregon: First reported occurrence in the United States // *Ibid.* 1986. Vol. 1, N 2. P. 172-177.
- Stanley S.M.* Temperature and biotic crises in the marine realm // *Geology*. 1984. Vol. 12, N 4. P. 205-208.
- Stanley S.M.* Paleozoic mass extinctions: Shared patterns suggest global cooling as a common cause // *Amer. J. Sci.* 1988a. Vol. 288, N 4. P. 334-352.
- Stanley S.M.* Climatic cooling and mass extinction of Paleozoic reef communities // *Palaios*. 1988b. Vol. 3, N 2. P. 228-232.
- Stanley S.M.* Delayed recovery and the timing of mass extinctions // *Paleobiology*. 1990. Vol. 16. P. 401-414.
- Stanley S.M.* New horizons for paleontology with two examples: The rise and fall of the Cretaceous **Supertethys** and the cause of the modern ice age // *J. Paleontol.* 1995. Vol. 69, N 6. P. 999-1007.
- Stanley S.M., Campbell L.D.* Neogene mass extinction of Westeme Atlantic molluscs // *Nature*. 1981. Vol. 293, N 5832. P. 457-459.
- Stanton R.J., Jr., Dodd J.R.* Paleoeologic techniques - comparison of faunal and **geochemical** analyses of Pliocene **paleoenvironments**, Kettleman Hills, California // *J. Paleontol.* 1970. Vol. 44, N 6. P. 1092-1121.
- Stanton R.J., Jr., Dodd J.R.* The applicaton of trophic structure of fossil communities in paleoenvironmental reconstruction // *Lethaia*. 1976. Vol. 9, N 4. P. 327-342.
- Stanton R.J., Jr., Flügel E.* Paleocology of Upper Triassic reefs in the Northern Calcareous Alps: Reef communities // *Facies*. 1987. Vol. 16. P. 157-186.
- Stanton R.J., Jr., Nelson P.C.* Reconstruction of the trophic web in paleontology: Community structure in the Stone City Formation (Middle Eocene, Texas) // *J. Paleontol.* 1980. Vol. 54, N 1. P. 118-135.
- Stevens G.R.* Upper Jurassic fossils from Ellsworth Land, West Antarctica, and notes on Upper Jurassic **biogeography** of the South Pacific region // *N.Z.J. Geol. and Geophys.* 1967. Vol. 10, N 2. P. 345-393.
- Stevens G.R.* Relationship of isotopic temperatures and faunal realms to Jurassic - Cretaceous **paleogeography**, **peritculary** of the **South-West** Pacific // *J. Roy. Soc. N.Z.* 1971a. Vol. 1, N 2. P. 145-158.
- Stevens G.R.* Biogeographic changes in the Upper Jurassic of the South Pacific // *Mém. Bur. rech. geol. et minières*. 1971b. N 75. P. 163-177.
- Stevens G.R.* **Southwest** Pacific faunal **paleobiogeography** in Mesozoic and Cenozoic times: A review // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1980. Vol. 31, N 2/4. P. 153-196.
- Stitt J.H.* Trilobite **biostratigraphy** and lithostratigraphy of the **McKenzie** Hill Limestone, Wichita and Arbuckle mountains, Oklahoma // *Okla. Geol. Surv. Bull.* 1983. Vol. 134. P. 1-54.
- Stott L.D., Kennet J.P.* Cretaceous / Tertiary boundary in the **Antractic**: Climatic cooling precedes biotic crisis // *Plenum Contrib.* 1988. N 676. P. 184-185.
- Studencka B.* **Barruer-Zone** communities from the Upper Miocene of Poland // *Abstr. VIII Congr. Reg. com. mediterr.* Neogene Stratigr., 15-22 Sept., 1985. Budapest, 1985. P. 527-528.
- Studencki W.* Sedimentation of algal limestones from Buski-Spa environs (Middle Miocene, Central Poland) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1979. Vol. 27, N 1/2. P. 155-165.
- Studencki W.* Coralligenous facies the Miocene of Poland // *Abstr. VIII Congr. Reg. com. mediterr.* Neogene stratigr., 15-22 Sept., 1985. Budapest, 1985. P. 529-531.
- SMC J.-P., Bessais E.* **Pérennité d'un climat thermo-xérique** en Sicile avant, pendant, **après** la crise de **salinité** messinienne // *C.r. Acad. sci. Sér. 2.* 1990. Vol. 310, N 12. P. 1701-1707.
- Surlyk F.* Morphological adaptations and population structures of the Danish chalk brachiopods (**Maastrichtian**, Upper **Cretaceous**) // *Biol. skr. kgl. dan. vidensk. selsk.* Copenhagen. 1972. Vol. 19, N 2. P. 1-57.
- Surlyk F.* Mass extinction: Events: Cretaceous - Tertiary (Marine) // *Paleobiology: A synthesis*. Oxford etc.: Blackwell, 1990. P. 198-202.
- Surlyk F., Christensen W.K.* Epifaunal zqnation on an Upper Cretaceous rocky coast // *Geology*. 1974. Vol. 2, N 11. P. 529-534.

- Surlyk F., Johansen MB.* End-Cretaceous brachiopod extinctions in the chalk of Denmark // *Science*. 1984. Vol. 223, N4641. P. 1174–1177.
- Sutovska K.* Oligocene and miocene anoxic facies of inner West Carpathian // **Glob. events and neogene evol. Mediterr.**: IX Congr. RCMNS, Barcelona, Nov. 19–24, 1990: Abstr. Sabadell, 1990. P. 341–342.
- Suzuki A., Akamatsu M., Nojo A.* Миоценовая фауна моллюсков и палеобстановка в юго-западном Хоккайдо, Япония: (Предварительное изучение) // *Bull. Mizunami Fossil Mus.* 1992. N 19. P. 393–404.
- Švagrovsky J.* Das Sarmat der Tschechoslowakei und seine Molluskenfauna // *Acta geol. et geogr. Univ. comen. Geol.* 1971. N 20. S. 1–470.
- Taguchi E.* Vertical sequence of the fossil molluscan assemblages from the Miocene Bihoku group in Hattori Tessei-cho, Okayama, prefecture Southwest Japan // *Bull. Mizunami Fossil Mus.* 1992. N 19. P. 329–336.
- Talbot M.R.* Major sedimentary cycles in the Corallian beds // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1973. Vol. 14, N 4. P. 293–317.
- Talent J.A.* Organic reef-building: Episodes of extinction and symbiosis? // **Senckenberg. Iethaea.** 1988. Vol. 69, N 3/4. P. 315–368.
- Tappan H.* Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere // **Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.** 1968. Vol. 4, N 3. P. 187–210.
- Tappan H.* Phytoplankton abundance and Late Paleozoic extinction: A reply // *Ibid.* 1970. Vol. 8, N 1. P. 56–66.
- Tappan H.* Extinction or survival: Selectivity and causes of Phanerozoic crises // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 1982. N 190. P. 265–275.
- Tappan H.* Phytoplankton: Below the salt at the global table // *J. Paleontol.* 1986. Vol. 60, N 3. P. 545–554.
- Tappan H., Loeblich Jr.* Fluctuating rates of protistan evolution, diversification and extinction // XXIV Intern. Geol. Congr. Montreal, 1972. Section 7: Paleontology. P. 205–213.
- Tappan H., Loeblich A.R., Jr.* Evolution of the oceanic plankton // **Earth-Sci. Rev.** 1973. Vol. 9, N 3. P. 207–240.
- Tappan H., Loeblich A.R., Jr.* Foraminiferal evolution, diversification, and extinction // *J. Paleontol.* 1988. Vol. 62. P. 695–714.
- Tarkowski R.* Analyse taphonomique d'un oryctocenose: Exemple de Oxfordien de Pologne // *Bull. Mus. nat. hist. natur. Sect. C.* 1986. T. 8, N 2. P. 247–255.
- Tarling D.H.* Siluro-Devonian palaeogeographies based on paleomagnetic observations // **Philos. Trans. Roy. Soc. London.** 1985. Vol. 309. P. 81–83.
- Taylor J.D.* The evolution of predators in the Late Cretaceous and their ecologic significance // *The evolving biosphere.* Cambridge: Cambridge Univ. press, 1981. P. 229–240.
- Taylor J.D., Cleavelly R.J., Morris N.J.* Predatory gastropods and their activities in the Blackdown Greensand (Albian) of England // **Palaentology.** 1983. Vol. 26, N 3. P. 521–533.
- Taylor P.D., Palmer T.J.* Submarine caves in Jurassic reef (La Rochelle, France) and the evolution of cave biotas // *Naturwissenschaften.* 1994. Bd. 81, N 8. S. 357–360.
- Tchechedjiewa V.L.* Paléocéologie des Madréporaires du Crétacé supérieur dans le Srednogorié de l'Ouest (Bulgarie occidentale) // *Geol. balcan.* 1968. Vol. 16, N 5. P. 55–81.
- Teixell A., Serra-Kiel J.* Sedimentología y distribución de foraminíferos en medios litorales y de plataforma mixta: Eoceno Medio y Superior, Cuenca del Elbro Orinetal // **Bol. geol. y minero.** 1988. Vol. 99, N 6. P. 871–885.
- Terminal Eocene events / Ed. C. Pomerol, I. Premoli-Silva. Amsterdam: Elsevier, 1986. 414 p.
- The Tethys, her paleogeography and paleobiogeography from Paleozoic to Mesozoic // Ed. K. Nakazawa, J.M. Dickens. Tokyo: Tokai Univ. press, 1985. 317 p.
- Thackeray J.F.* Rates of extinction in marine invertebrates further comparison between background and mass extinction // **Paleobiology.** 1990. Vol. 16, N 1. P. 22–24.
- Thayer Ch.W.* Biological bulldozers and the evolution of marine benthic communities // *Science.* 1979. Vol. 203, N 4379. P. 458–461.
- Thayer Ch.W.* Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos // *Biotic interactions in recent and fossil communities.* N.Y.: Plenum press, 1983. P. 479–625.
- Thierstein H.R.* The terminal Cretaceous extinction event and climatic stability // *Climate in Earth history.* Wash. (D.C.): Nat. Acad. press, 1982. P. 90–96.
- Thierstein H.R., Berger W.H.* Injection events in ocean history // *Nature.* 1978. Vol. 276, N 5687. P. 461–466.

- Tomida S.** Fossil molluscan assemblage from the Neogene Senhata Formation around Nokogiriyama, Boso Peninsula, Japan // Bull. Mizunami Fossil Mus. 1989. N 16. P. 65–83.
- Toshimitsu S., Rano M., Tashiro M.** Oyster feers from the Upper Himenoura Subgroup (Upper Cretaceous), Kyushu, Japan // Fossils. 1990. N 49. P. 1-12.
- Tozer E.T.** Marine **Triassic** faunas of North America their significance for assessing plate and terrane movements // Geol. Rdsch. 1982. Bd. 71, N 3. S. 1077–1104.
- Travé A., Serra-Kiel J., Zamarreño J.** Paleocological interpretation of transitional environments in Eocene carbonates (NE Spain) // Palaios. 1996. Vol. 11, N 2. P. 141-160.
- Tröger K.-A.** Fazies - Biofazies am Beispiel der sachsischen und subherzynen Kreide // Ztschr. geol. Wiss. 1975. Bd. 3, N 10. S. 1265-1277.
- Troumpps J.** Les bioconstructions a rudistes // Miner. et fossiles. 1989. T. 15, N 166. P. 39–41.
- Tsakas S.C., David J.R.** Population genetics and the Cretaceous extinction // Gén., Sélec., Évol. 1987. Vol. 19, N 4. P. 487–495.
- Turnšek D., Buser S.** The Carnian reef complex on the Pokljuka (NW Yugoslavia) // Razpr. Razr. navaslov vede: SAZU. 1980. T. 30, N 1. S. 75-127.
- Turnšek D., Polšak A.** Senonian colonial corals from the biolithite complex of Oresje on Mt. Medvednica (NW Yugoslavia) // Razpr. Slov. Akad. znanosti in umetnosti. 1978. t. 21, N 4. S. 1-52.
- Ueda T.** Mioценовая серия Бихоку в районе Миеси–Собара, префектура Хиросима, Западная Япония - комплексы моллюсков и палеообстановки // J. Geol. Soc. Jap. 1991, Vol. 97, N 4. P. 279–295.
- Vail P.R., Mitchum R.M., Jr., Thompson S., III.** Seismic stratigraphy and global changes of sea level. Pt 4. Global cycles of relative changes of sea level // Mem. Amer. Assoc. Petrol. Geol. 1977. Vol. 26. P. 83–97.
- Valentine J.W.** Neogene marine climate trends: Implications for biogeography and evolution of the shallow-sea biota // Geology. 1984. Vol. 12, N 11. P. 647–650.
- Valentine J.W.** The fossil record: A samples of life's diversity // Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1990. Vol. 330, N 1257. P. 261-268.
- Valentine J.W.** Late Precambrian bilaterians: Grades and clades // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1994. Vol. 91, N 15. P. 6751–6757.
- Valentine J.W.** Why no new phyla after the Cambrian? Genome and ecospace hypotheses revised // Palaios. 1995. Vol. 10, N 2. P. 190–194.
- Valentine J.W., Awramik Stanley M., Signor Ph.W., Sadler P.M.** The biological explosion at the Precambrian–Cambrian boundary // Evol. Biol. 1991. Vol. 25. P. 279-356.
- Valentine J.W., Moores E.M.** Global tectonics and the fossil record // J. Geol. 1972. Vol. 80, P. 167-184.
- Van den Berch S.** Life and death in the inner solar system // Publ. Astron. Soc. Pacif. 1989. Vol. 101, N 639. P. 500–509.
- Van der Voo R.** Paleozoic paleogeography of North America, Gondwana, and intervening displaced terranes: Comparisons of paleomagnetism with paleoclimatology and biogeographical patterns // Bull. Geol. Soc. Amer. 1988. Vol. 100, N 3. P. 313-324.
- Vavra N.** A littoral bryozoan assemblage from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland // Acta geol. pol. 1984. Vol. 34, N 3/4. P. 223–237.
- Vella P.** Foraminifera and other fossils from upper Tertiary deep water coral thickets, Wairawapa, New Zealand // J. Paleontol. 1964. Vol. 38, N 5. P. 916–928.
- Vergneai A.-M.** Observations paléocéologiques sur les gastropodes de l'Oligocene de Gaas (Landes) // Mém. Bur. rech. géol. et minières. 1964. Vol. 28, pt 2. P. 1067-1073.
- Vermeij GJ.** The Mesozoic faunal revolution: Evidence from snails, predators and grazers // Paleobiology. 1977. Vol. 3, N 3. P. 245–258.
- Vermeij GJ.** Shell-breaking predation through time // Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. N.Y.: Plenum press, 1983. P. 649–669.
- Vermeij GJ.** Survival during biotic crises: The properties and evolutionary significance of refuges // Dynamics of extinction. N.Y.: Wiley, 1986. P. 231-246.
- Vermeij GJ.** Geographical restriction as a guide to the causes of extinction: The case of the cold northern oceans during the Neogene // Paleobiology. 1989. Vol. 15, N 4. P. 335-356.
- Vermeij GJ.** The evolutionary interaction among species: Selection, escalation, and coevolution // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1994. Vol. 25. P. 219-236.
- Vermeij G.J., Potuch E.J.** Defferential extinction in tropical American molluscs: endemism, architecture, and the Panama land Bridge // Malacologia. 1986. Vol. 27, N 1. P. 29–41.

- Vogt P.R.* Volcanogenic upwelling of anoxic, nutrient-rich water; A possible factor in carbonate-bank / reef demise and benthic faunal extinctions? // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1989. Vol. 101, N 10. P. 1225-1245.
- Voigt E.* Über die Bedeutung der **Hargründe (Hartgrounds)** für die **Ervertebraten Tuffkreide** // *Naturhist. maandbl.* 1974. Bd. 63, N 2. S. 32-39.
- Voigt S.* **Palaeobiogeography** of early Late Cretaceous inoceramids in the context of new global palaeogeography // *Cretaceous Res.* 1995. Vol. 16, N 2/3. P. 343-346.
- Vörös A.* **Brachiopod palaeoecology** on a Tethyan Jurassic **seamount (pliensbachian, Bakony mountains, Hungary)** // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1986. Vol. 57, N 2/4. P. 241-271.
- Waage K.M.* The type Fox Hills Formation, Cretaceous (Maestrichtian), South Dakota. **Pt 1.** Stratigraphy and **palaeoenvironments** // Peabody *Mus. Nat. Hist.* Yale Univ. Bull. 1968. N 27. P. 1-175.
- Walker K.R.* Reefs through time: A synoptic review // *Principles of benthic community analysis.* Miami, 1974. Vol. 4. P. 8.1-8.20.
- Walker K.R., Laporte L.F.* Congruent fossil communities from Ordovician and Devonian carbonates of New York // *J. Paleontol.* 1970. Vol. 44, N 5. P. 928-944.
- Walliser O.H.* Towards a more critical approach to bi-events // *Lect. Notes Earth Sci.* 1986. Vol. 8. P. 5-16.
- Ward P.D.* The extinction of the ammonites // *Sci. Amer.* 1983. Vol. 249, N 4. P. 136-147.
- Ward P.D., MacLeod K.* Macrofossil extinction patterns at Bay of Biscay Cretaceous-Tertiary boundary sections // *Lunar Planet. Inst. Contrib.* 1988. N 676. P. 206-207.
- Ward P.D., Wiedmann J., Mount J.F.* **Maastrichtian** molluscan biostratigraphy and extinction patterns in a Cretaceous // Tertiary boundary section exposed at Zumaya, Spain // *Geology.* 1986. Vol. 14, N 11. P. 899-903.
- Waterhouse J.B.* New members of the Atomodesminae (Bivalvia) from the Permian of Australia and New Zealand // *Pap. Dep. Geol. Univ. Queensland.* 1979. Vol. 9, N 1. P. 1-22.
- Watkins R.* Paleobiology of an offshore molluscan fauna from the California Oligocene // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1974. Vol. 15, N 4. P. 245-266.
- Watkins R.* Benthic community organization in the Ludlow Series of the Welsh Borderland // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol.* 1979. Vol. 31, N 3. P. 175-280.
- Watkins R.* The Silurian (**Wenlockian**) reef fauna of southeastern Wisconsin // *Palaios.* 1993. Vol. 8, N 4. P. 325-338.
- Watkins R.* Skeletal composition of Silurian benthic marine faunas // *Ibid.* 1996. Vol. 11, N 6. P. 550-558.
- Webby B.D.* Ordovician island biotas: New South Wales record and global implications // *J. and Proc. Roy. Soc N.S.W.* 1992. Vol. 125, N 3/4. P. 61-65.
- Wendt J.* The Cassian patch reefs (Lower Camian, Southern Alps) // *Facies.* 1982. Vol. 6. P. 185-202.
- Wendt J., Wu X., Reinhardt J.W.* Deepwater hexactinellid sponge mounds from the Upper **Triassic** of northern Sichuan (China) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1989. Vol. 76, N 1/2. P. 17-29.
- Werner W.* **Palökologische** und blofazielle analyse des **Kimmeridge (Oberjura)** von **Consolação Mittelportugal** // *Zitteliana.* 1986. N 13. S. 1-109.
- West R.R.* Temporal changes in Carboniferous reef mound communities // *Palaios.* 1988. Vol. 3. P. 152-169.
- Westermann C.E.G.* Ammonite **biochronology** and biogeography of the circum - Pacific Middle **Jurassic** // *The Ammonoidea.* L.; N.Y.: *Acad. press*, 1981. P. 459-498. (*Syst. Assoc. Spec. Vol.; N 18*).
- Westgate J.W., Gee C.T.* Paleoecology of a middle Eocene mangrove biota (vertebrates, plants, and invertebrates) from southwest Texas // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1990. Vol. 78, N 1/2. P. 163-177.
- Westrop S.R.* Intercontinental variation in mass extinction patterns: Influence of **biogeographic structure** // *Paleobiology.* 1991. Vol. 17, N 4. P. 363-368.
- Westrop S.R., Temblay J.V., Landing E.* Declining importance of **trilobites** in ordovician **nearshore paleocommunities**: Dilution or displacement? // *Palaios.* 1995. Vol. 10, N 1. P. 75-79.
- Whittington H.B.* The significance of the fauna of the Burgess. Shale, Middle Cambrian, British Columbia // *Proc. Geol. Assoc.* 1980. Vol. 91. P. 127-148.
- Wiedmann J.* Upper Triassic **heteromorph** ammonites // *Atlas of palaeobiogeography.* Amsterdam etc.: Elsevier, 1973. P. 235-249.

- Wiedmann J.** Macro-invertebrates and the Cretaceous-Tertiary boundary // Global bio-events. B.: Springer, 1986. P. 397-409. (Lect. Notes Earth Sci.; Vol. 8).
- Wignall P.B., Hallam A.** Anoxia as a cause of Permian / Triassic extinction: Facies evidence from northern Italy and the western United States // Palaeogeogr., Palaecolimatol., Palaeoecol. 1992. Vol. 93. P. 21-46.
- Wignall R.B., Hallam A.** Facies change and the end-Permian mass extinction in S.E. Sichuan, China // Palaios. 1996. Vol. 11, N 6. P. 587-596.
- Wilde P.** Model of progressive ventilation of the Late Precambrian - Early Paleozoic ocean // Amer. J. Sci. 1987. Vol. 287, N 5. P. 442-459.
- Wilde P., Berry W.B.N.** Destabilization of the oceanic density structure and its significance to marine "extinction" events // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1984. Vol. 48, N 2/4. P. 143-162.
- Wilde P., Berry W.B.N.** The role of oceanographic factors in the generation of global bio-events // Global bio-events. B.: Springer, 1986. P. 75-91. (Lect. Notes Earth Sci., Vol. 8).
- Wilde P., Quinby-Hunt M., Berry W.B.N.** Vertical advection from oxic or anoxic water from the main pycnocline as a cause of rapid extinction or rapid radiations // Extinction events in Earth history. B. etc.: Springer, 1990. P. 85-98. (Lect. Notes Earth Sci.; Vol. 30).
- Wilkinson B.H., Given R.K.** Secular variation in abiotic marine cements: Constraints of Phanerozoic atmospheric carbon dioxide contents and oceanic Mg/Ca ration // J. Geol. 1985. Vol. 94. P. 321-337.
- Wilkinson B.H., Owen R.M., Carroll A.R.** Submarine hydrothermal weathering, global eustasy, and carbonate polymorphism in Phanerozoic marine colites // J. Sediment. Petrol. 1985. Vol. 55. P. 171-183.
- Williams G.D., Stelek C.R.** Speculations of the Cretaceous paleogeography of North America // Geol. Assoc. Canada. Spec. Pap. 1975. Vol. 13. P. 1-20.
- Wilson J.L.** Carbonate facies in geologic history. B. etc.: Springer, 1975.
- Wilson M.A.** Coelobites and spatial refuges in a Lower Cretaceous cobbledwelling hardground fauna // Palaeontology. 1986. Vol. 29, N 4. P. 691-703.
- Wobber F.J.** A faunal analysis of the Lias (Lower Jurassic) of South Wales (Great Britain) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1968. Vol. 5, N 3. P. 269-308.
- Wolbach W.S., Gilmour J., Anders E. et al.** Global fire at the Cretaceous - Tertiary boundary // Nature. 1988. Vol. 334, N 6184. P. 665-669.
- Wolbach W.S., Lewis P.S., Anders E.** Cretaceous extinctions: Evidence for wildfires and search for meteoritic material // Science. 1985. Vol. 230, N 4722. P. 167-170
- Wolfe J.A.** Tertiary climates and floristic relationships at high latitudes in the Northern Hemisphere // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1980. Vol. 30, N 3/4. P. 313-325.
- Wolfe J.A.** Palaeobotanical evidence for a marked temperature increase following the Cretaceous / Tertiary boundary // Nature. 1990. Vol. 343, N 6254, P. 153-156.
- Wolfe J.A., Poore R.Z.** Tertiary marine and nonmarine climatic trends // Climate in Earth history. Wash. (D.C.): Nat. Acad. press, 1982. P. 154-158.
- Wood R.** Nutrients, predation and the history of reef-building // Palaios. 1993. Vol. 8, N 6. P. 526-543.
- Wood R.** The changing biology of reef-building // Ibid. 1995. Vol. 10, N 6. P. 517-529.
- Woodin S.A.** Biotic interactions in recent marine sedimentary environments // Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. N.Y.: Plenum press, 1983. P. 3-38.
- Woods A.M., Hansen Th.A.** Shallow water trace fossil assemblages of Karnes County, Texas // J. Paleontol. 1985. Vol. 59, N 5. P. 1275-1285.
- Worsley T.R.** Terminal Cretaceous events // Nature. 1971. Vol. 230, N 5292. P. 318-320.
- Wright J.D., Thunell R.C.** Neogene planktonic foraminiferal biogeography and paleoceanography of the Indian Ocean // Micropaleontology. 1988. Vol. 34, N 3. P. 193-216.
- Wright J.K.** Marine Jurassic of Wyoming and South Dakota: Its paleoenvironments and paleobiogeography // Pap. Paleontol. 1973. Vol. 2. P. 1-49.
- Wright R.P.** Jurassic bivalves from Wyoming and South Dakota: A study of feeding relationships // J. Paleontol. 1974. Vol. 48, N 3. P. 425-433.
- Wright V.P., Wright E.V.G.** The paleoecology of some algal gastropod bioherms in the Lower Carboniferous of South Wales // Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh. 1981. H. 9. S. 546-558.
- Wurm D.** Mikrofazies, Paläontologie und Palökologie der Dachsteinriffkalke (Nor) des Gosaukammes, Österreich // Facies. 1982. Vol. 6. P. 203-296.

- Wyatt A.R.** Shallow water areas in space and time // *J. Geol. Soc.* 1987. Vol. 114, N 1. P. 115-120.
- Yoshida T.** A paleoecological study of molluscan fossil communities of the Takanabe Member, Miyazaki group, Southern Japan with special reference to community structure // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1987. Vol. 60, N 3/4. P. 231-247.
- Zachariasse W.J., Zijdeveld J.D.A., Langereis C.G.** et al. Early Late Pliocene biochronology and surface water temperature variations in the Mediterranean // *Mar. Micropaleontol.* 1989. Vol. 14, N 4. P. 339-355.
- Zachos J.C., Arthur M.A.** Paleoceanography of the Cretaceous / Tertiary boundary event: inferences from stable isotopic and other data // *Paleoceanography.* 1986. Vol. 1, N 1. P. 5-26.
- Zachos J.C., Arthur M.A., Dean W.E.** The Cretaceous-Tertiary boundary marine extinction and global primary productivity collapse // *Lunar Planet. Inst. Contrib.* 1988. N 673. P. 221-222.
- Zachos J.C., Arthur M.A., Dean W.E.** Geochemical evidence for suppression of pelagic marine productivity at the Cretaceous / Tertiary boundary // *Nature.* 1989. Vol. 337, N 6202. P. 61-64.
- Zaghib-Turki D.** Les échinides indicateurs des paléoenvironnements: un exemple dans le Cénomanién de Tunisie // *Ann. paleontol.* 1989. Vol. 75, N 2. P. 63-81.
- Zankl H.** Der Hohe Göll: Aufbau and Lebensbild eines Dachsteinkalk - Rifles in der Obertrias der nördlichen Kalkalpen // *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges.* 1969. Bd. 519. S. 1-123.
- Zhuravlev A.Yu., Wood R.** Lower Cambrian reefal cryptic communities // *Palaeontology.* 1995. Vol. 38, N 2. P. 443-470.
- Ziegler A.M., Cocks L.R.M., Bambach R.K.** The composition and structure of Lower Silurian marine communities // *Lethaia.* 1968. Vol. 1, N 1. P. 1-27.
- Ziegler A.M., Scotese C.R., Barrett S.F.** Mesozoic and Cenozoic paleogeographic maps // *Tidal frict. and Earth's rotation: II Proc. Workshop., Bielefeld, 1981. B. etc., 1982.* P. 240-252.
- Zinsmeister W.J.** Late Cretaceous - early Tertiary molluscan biogeography of the southern circum-Pacific // *J. Paleontol.* 1982. Vol. 56, N 1. P. 84-102.
- Zitt J., Nekvasilová O.** Epibionti přicementovani k diabasovým klastům a skalnima dnu ve svrchni křídě Železných hor a okolí // *Čas. Nar. mus. Pr. R. prirodoved.* 1987 (1991). Sv. 156, N 1/4. S. 17-35.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ И ЭТОЛОГО-ТРОФИЧЕСКИЙ СОСТАВ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗЛИЧНЫХ ЗОНАХ ШЕЛЬФА ФАНЕРОЗОЙСКИХ МОРЕЙ. МЕЗОЗОЙ И КАЙНОЗОЙ.....	5
I.1. Триас ($235 \pm 10 - 185 \pm 5$ или 248–213 млн лет).....	5
I.2. Юра ($185 \pm 5 - 132 \pm 5$ или 213–144 млн лет).....	49
I.3. Мел ($132 \pm 5 - 66 \pm 3$ или 144–65 млн лет).....	137
I.4. Палеоген (66,4–23,7 млн лет).....	231
I.5. Неоген ($23,7-1,65$ млн лет).....	282

Глава II

ДИНАМИКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО И ЭТОЛОГО-ТРОФИЧЕСКОГО СОСТАВА БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ В ТЕЧЕНИЕ ФАНЕРОЗОЯ И ЕЕ ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЧИНЫ.....	336
ИЛ. Условия существования морского бентоса в фанерозое.....	336
II. 1. Палеогеография.....	336
II. 2. Уровень Мирового океана.....	339
II. 3. Климат.....	342
II. 4. Циркуляция водных масс.....	345
II. 5. Вулканическая деятельность.....	346
II. 6. Осадконакопление (Е.Н. Невесский)	347
II. 7. Соленость.....	350
II.1.8. Палеобиогеографические подразделения и степень провинциализма. . . .	350
II.1.9. Пищевые ресурсы.....	351
II.1.10. Внеземные факторы.....	353
II.1.11. Основные изменения абиотических условий существования морского бентоса в фанерозое.....	354
II.2. Таксономический состав морских беспозвоночных и растительности в фанерозое.....	356
II.2.1. Таксономический состав растительности.....	356
II.2.2. Таксономический состав бентосных, нектобентосных и планктонобентосных беспозвоночных.....	357
II.2.3. Таксономический состав зоопланктона.....	375
II.2.4. Смена господствовавших в составе бентоса таксонов беспозвоночных... ..	375
II.3. Динамика таксономического разнообразия морских беспозвоночных.....	378
II.4. Изменение экологического состава морских беспозвоночных.....	385
II.4.1. Основные этолого-трофические группировки бентоса.....	385
II.4.2. Ярусирование эпифауны и инфауны	386
II.4.3. Биотурбация и ее влияние на распределение этолого-трофических группировок.....	389
II.4.4. Изменение таксономического состава этолого-трофических группировок.....	390
II.5. Изменение систематического и этолого-трофического состава шельфовых сообществ.....	299
II.6. Возможные причины эволюции биоты шельфов в фанерозое.....	429
ЛИТЕРАТУРА.....	438