

АКАДЕМИЯ НАУК СССР



Л.Б.ИЛЬИНА, Л.А.НЕВЕССКАЯ,
Н.П.ПАРАМОНОВА

ЗАКОНОМЕРНОСТИ
РАЗВИТИЯ МОЛЛЮСКОВ
В ОПРЕСНЕННЫХ
БАССЕЙНАХ
НЕОГЕНА ЕВРАЗИИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 155

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
TRANSACTIONS OF THE PALAEONTOLOGICAL INSTITUTE

Vol. 155

L. B. ILJINA, L. A. NEVESSKAJA,
N. P. PARAMONOVA

REGULARITIES
OF MOLLUSC DEVELOPMENT
IN THE NEOGENE SEMIMARINE
AND BRACKISHWATER
BASINS OF EURASIA
(Late Miocene—Early Pliocene)



PUBLISHING HOUSE «NAUKA»

Moscow 1976

Л. Б. ИЛЬИНА, Л. А. НЕВЕССКАЯ,
Н. П. ПАРАМОНОВА

ЗАКОНОМЕРНОСТИ
РАЗВИТИЯ МОЛЛЮСКОВ
В ОПРЕСНЕННЫХ
БАССЕЙНАХ
НЕОГЕНА ЕВРАЗИИ
(поздний миоцен — ранний плиоцен)



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1976

Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии (поздний миоцен – ранний плиоцен). Ильина Л.Б., Невеская Л.А., Парамонова Н.П. М., "Наука", 1976, стр. 1-288.

Монография посвящена выяснению закономерностей развития моллюсков в условиях последовательно сменявших друг друга полузамкнутых и полностью замкнутых водоемов, существовавших в течение позднего миоцена и раннего плиоцена на территории Евразии. Рассматриваются история развития бассейнов Восточного Паратетиса, систематический состав двустворчатых и брюхоногих моллюсков, происхождение и становление фаунистических комплексов моллюсков, условия их существования в рассмотренных бассейнах и смена донных комплексов во времени и в пространстве.

Табл. 83, фототабл. 28, илл. 38, библи. на 12 стр.

Ответственный редактор

Р.Ф.ГЕККЕР

ВВЕДЕНИЕ

Тема настоящей работы, являющейся результатом многолетних исследований коллектива авторов, была поставлена профессором, доктором геолого-минералогических наук Анатолием Георгиевичем Эберзиным с целью показать на примере моллюсков сарматского, мэотического и понтического бассейнов Понто-Каспийской области особенности и закономерности развития фауны, зависящие от наличия или отсутствия связи водоема с открытым морем.

Сарматские двустворчатые моллюски обрабатывались Н.П. Парамоновой, мэотические двустворчатые моллюски Л.А. Невесской и брюхоногие моллюски — Л.Б. Ильиной.

Безвременная кончина А.Г. Эберзина не позволила ему осуществить свои планы в отношении понтических моллюсков, крупнейшим знатоком которых он являлся. Поэтому в работе, в основном по литературным данным, Л.А. Невесской рассмотрен только самый ранний этап развития понтической фауны.

Кроме данных по моллюскам, в работе привлечены сведения, касающиеся остракод и фораминифер, причем остракод из ряда местонахождений определяли Г.Ф. Шнейдер и Н.М. Ильицкая, фораминифер — А.К. Богданович. Помимо того учтены и литературные данные по этим группам.

Материалы по моллюскам собирались в течение ряда полевых сезонов самими исполнителями. В работе, кроме того, использованы коллекции Н.И. Андрусова, А.А. Стеклова, Л.С. Белокрыса, Е.В. Ливеровской и Г.С. Пламядылы.

В работе использована стратиграфическая схема неогена юга СССР, принятая в 1955 г. (Эберзин, 1959а), по которой граница миоцена и плиоцена проводится по кровле мэотиса. Последние данные, заставляющие пересматривать положение понта, а также принятую корреляцию сармата, мэотиса и понта с отложениями неогена Средиземноморья, приведены в первой (стр. 48) и второй (стр. 124) главах.

В основу работы были положены многие идеи, высказанные в классических трудах Н.И. Андрусова, а также в ряде работ Р.Л. Мерклина и Л.А. Невесской, особенно в ее статье "К классификации древних замкнутых и полузамкнутых водоемов на основании характера их фауны" (1971).

Результаты, полученные при исследовании огромного материала по изменчивости, формо- и видообразованию сарматских и мэотических моллюсков, становлению и смене их донных сообществ во времени и пространстве, позволили не только подтвердить и обосновать правильность многих идей названных авторов, но и разработать их дальше, внести некоторые уточнения и сделать ряд обобщений, характеризующих особенности развития фауны в условиях замыкающихся водоемов.

Фотографии к работе изготовлены Н.П. Финогеновым и А.В. Скиндером. Гастроподы сняты Л.Б. Ильиной. Научно-техническую помощь оказали Н.В. Лопачева и О.Ф. Модель, которым авторы выражают благодарность. Ряд ценных замечаний, принятых авторами во внимание при подготовке рукописи к печати, был получен от Т.Н. Бельской, М.А. Шишкина, А.А. Шевырева, А.Д. Григорьевой и Е.Е. Павловой, которым авторы глубоко признательны.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БАССЕЙНОВ
ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ПАРАТЕТИСА
В ПОЗДНЕМ МИОЦЕНЕ И РАННЕМ ПЛИОЦЕНЕ

САРМАТСКИЙ ЭТАП

Сарматский бассейн был наиболее крупным среди эпиконтинентальных полузамкнутых и замкнутых бассейнов, неоднократно возникавших на юге Европы в позднем миоцене – раннем плиоцене. Прежде чем представить историю его развития, необходимо остановиться на объеме сарматского яруса и его положении в стратиграфической схеме неогена Юго-Восточной Европы. Эти вопросы в последние годы остро дискутировались в печати, а в настоящее время они приобрели особую актуальность в связи с проводящимися работами по коррелированию региональных стратиграфических схем неогена.

Нами сарматский ярус принимается в том объеме, в котором он был установлен автором яруса – Н.П. Барботом де Марни (Barbot de Marne, 1866), с лектостратотипом на территории Украины (Парамонова, Белокрыс, 1972; Paramonova, Nevevskaja, 1974; Papp, Paramonova, Marinescu, 1974).

Долгое время оставалась спорной нижняя граница сарматского яруса в связи с дискуссионностью положения бугловских слоев. Однако в последнее время детальное исследование разрезов бугловских слоев стратотипической области (Вольни) и анализ содержащейся в них фауны привели большинство исследователей к выводу о среднемиоценовом возрасте этих слоев и возможности их сопоставления со слоями с *"Venus" konkensis*, или веселянскими слоями (Гришкевич, 1965, 1970; Вялов, Гришкевич, 1965; Парамонова, 1967, 1970; Мерклин, Парамонова, 1967). Фауна моллюсков бугловского водоема, в составе которой основную роль играли специфичные формы (Парамонова, 1972), близкие к баденским ("тортонским"), при значительном числе собственно "тортонских", как бы завершает собой цикл развития богатой разнообразной фауны среднемиоценового открытого морского бассейна, который подвергся замыканию и опреснению.

Таким образом, нижняя граница сарматского яруса проводится по кровле бугловских, или веселянских, слоев, относящихся к "тортонскому", или баденскому¹, ярусу. Она отмечает начало нового этапа, который характеризовался образованием замкнутого озера-моря. Выделять в составе сарматского яруса бугловский горизонт, как это делается некоторыми авторами (Дидковский, Куличенко, Молявко, Семененко, 1970; Жижченко, Кольхалова, 1971), оши-

¹ В стратиграфической схеме неогена юга СССР (Эберзин, 1959а) для среднего миоцена были приняты ярусы Средиземноморской области, находившейся в это время в открытой связи с Мировым океаном. Последующие исследования показали, что для Юго-Восточной Европы, где неоднократно возникали замкнутые и полузамкнутые бассейны, эти ярусы не могут быть использованы (Меннер, Мерклин, 1968; Cicha J., Seneš J., 1968). Для Центрального Паратетиса была разработана региональная стратиграфическая шкала неогена (Papp et al., 1968; Cicha, Seneš, Tejkal, 1969). "Тортонский" ярус юго-запада СССР отвечает баденскому ярусу Центрального Паратетиса и соответствует, по-видимому, серравалийскому и лангийскому ярусам Италии.

бочно. Представляют ли бугловские слои самостоятельный стратиграфический горизонт "верхнего тортона", или бадения, или же являются его фацией – вопрос, еще окончательно не решенный. Р.Л. Мерклин (Мерклин, Парамонова, 1967) бугловские слои рассматривал как окраинную фацию "тортонского" бассейна.

В связи с определением верхней границы сарматского яруса необходимо коснуться вопроса о возрасте так называемых мембранипоровых известняков, широко распространенных на Керченском и Таманском полуостровах и залегающих на светлых листоватых глинах с *Mastra caspia*. Точное определение их возраста затруднительно из-за бедности иными органическими остатками как самих биогермов, так и вмещающих их глин. Мшанковые биогермы были подробнейшим образом изучены Н.И. Андрусовым (Andrussov, 1909-1912), который отнес их к самым верхам верхнего сармата, указав, что только корки наиболее молодых мшанковых построек (уроч. Насыр и др.) отвечают самым глубоким нижнемэотическим горизонтам. В.П. Колесников (1935) выделил их как митридатские слои верхней части верхнего сармата. В дальнейшем одни исследователи мшанковые биогермы относили к верхнему сармату (Феофанова, 1953; Невеская, 1969; Nevesskaja, Iljina, 1969; Рошка, 1973), а другие – к нижнему мэотису (Карлов, 1937; Колесников, 1940а; Благоволин, 1962; Куличенко, 1971а,б, 1972). В.Г. Куличенко (1972) в зеленовато-сером глинистом известняке, включенном в толщу мшанкового известняка и вскрытом скважиной в районе Багерова, обнаружила мэотическую фауну моллюсков. Однако взаимоотношения отложений, содержащих мэотическую фауну, и биогермных известняков остаются не совсем ясными.

В настоящее время, по-видимому, следует придерживаться первоначальной точки зрения Н.И. Андрусова на возраст биогермных образований Керченского полуострова. Как подчеркивалось Л.А. Невеской (1969; *Nevesskaja, Iljina*, 1969), а также В.Х. Рошкой (1973), мэотический ярус особенно в центральной части бассейна следует начинать с морских слоев, знаменующих начало нового трансгрессивного этапа развития. Таким образом, биогермные образования Керченского и Таманского полуостровов, лежащие между сарматскими слоями с *Mastra* и морскими слоями мэотиса, нужно относить к верхнему сармату. Встречающиеся в биогермах мшанки, гидробиевидные гастролоды и диатомеи были не иммигрантами, а позднесарматскими автохтонами (Рошка, 1973).

Для понимания вопросов истории развития сарматского бассейна в целом, его биоинии, характера и происхождения фаун огромное значение имеют работы Н.П. Барбота де Марни (Barbot de Marny, 1866, 1969), Э. Зюсса (Süss, 1866), Н.И. Андрусова (1891, 1899б, 1902в) и В.П. Колесникова (1925, 1929, 1935, 1939, 1940а,б, 1941, 1948, 1949а). Очень важны также работы Н. Макаровича (Macarovici, 1935), С. Жийе (Gillet, 1938, 1961), Ж. Симионеску и Ж. Барбу (Simionescu et Barbu, 1940), Е. Екелиуса (Jekelius, 1944), А. Паппа (Papp, 1954, 1956, 1974), Р.Л. Мерклина и Л.А. Невеской (1955), Е. Бода (Boda, 1959), Л.С. Белокрыса (1963а,б, 1966), В.Х. Рошки (1964а,б, 1965, 1966, 1967), В.Я. Дидковского (1964), А.К. Богдановича (1965), Е. Коюмджиевой (1969а,б; *Kojujmgiewa*, 1971), И. Швагровского (Švagrovský, 1971), А.А. Али-Заде¹ (1974), Н.С. Волковой (1974) и др.

Сарматский бассейн был наиболее крупным среди бассейнов, существовавших на юге Европы в позднем миоцене – раннем плиоцене в районе Паратетиса. В истории этого бассейна четко выделяются три этапа: ранний, средний и поздний. На раннесарматском этапе бассейн занимал огромную территорию, простираясь от Альп на западе до Аральского моря на востоке, и разделялся на две резко неравные части: гораздо меньшую Паннонскую и значительно большую Понто-Каспийскую, соединявшиеся узким проливом в районе Железных ворот (рис. 1). Паннонская часть бассейна располагалась в Центральном Парате-

¹ Описанные А.А. Али-Заде новые виды в настоящей работе не учтены.

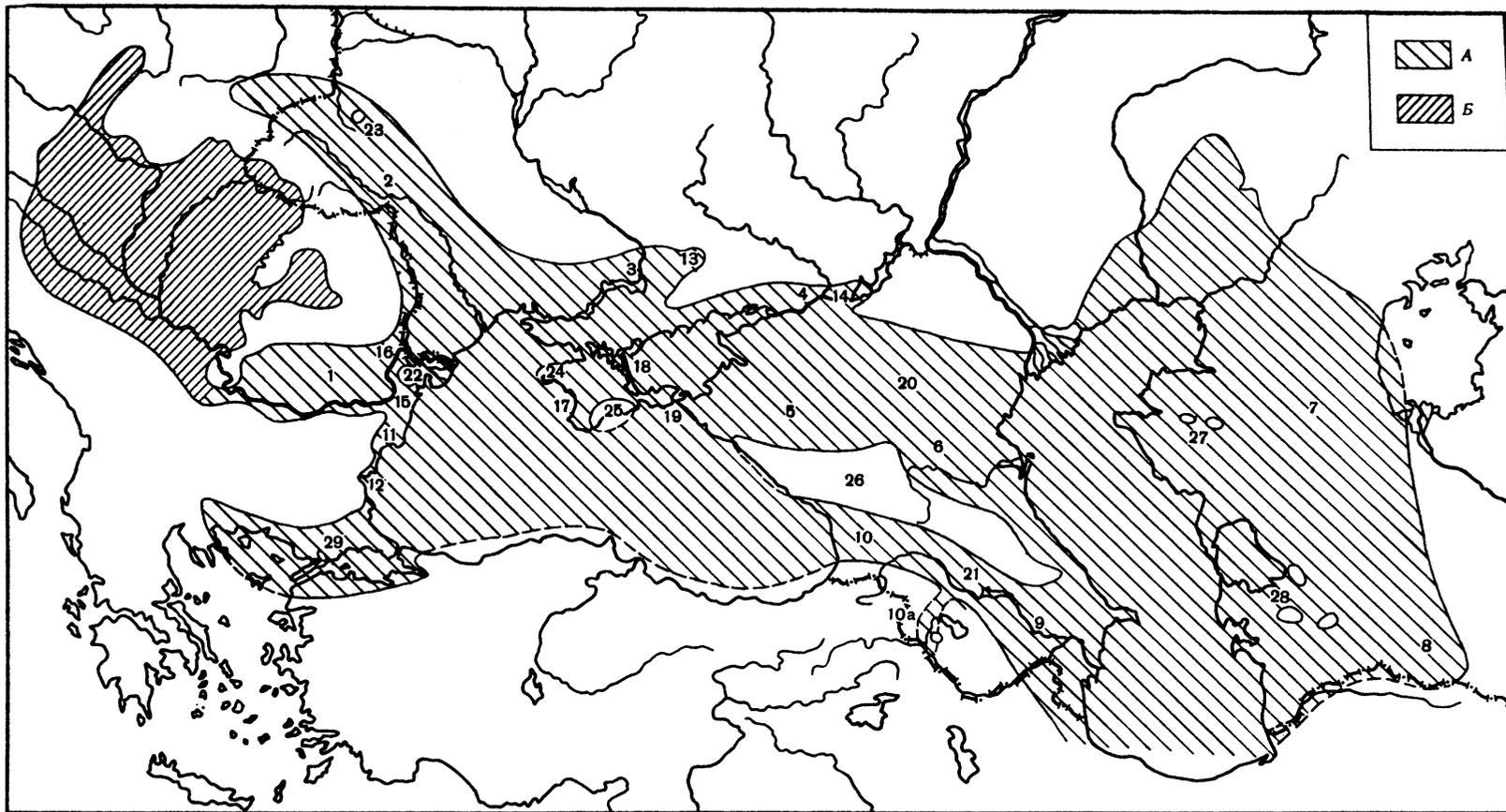


Рис. 1. Очертания сарматского бассейна

А - Понто-Каспийская часть (по Колесникову, 1940, с дополнениями), Б - Паннонская часть (по Жийе, 1961)

1-12 - заливы: 1 - Дакийский, 2 - Галицийский, 3 - Борисфенский, 4 - Танаисский, 5 - Кубанский, 6 - Терский, 7 - Устюртский, 8 - Туркменский, 9 - Куринский, 10 - Рионский, 10а - Разданский, 11 - Варненский, 12 - Бургасский; 13, 14 - бухты: 13 - Волчья, 14 - Цимлянская; 15-21 - проливы: 15 - Констанцкий, 16 - Дунайский, 17 - Севастопольский, 18 - Таврический, 19 - Еникальский, 20 - Ставропольский, 21 - Закавказский; 22-29 - острова: 22 - Добруджа, 23 - Теофиполь, 24 - Тарханкут, 25 - Крым, 26 - Кавказ, 27 - Мангышлакские, 28 - Туркменские, 29 - Текир

тисе¹, Понто-Каспийская занимала Восточный Паратетис и западную окраину Центрального. Береговая линия раннесарматского бассейна была сильно изрезанной.

Паннонскую часть бассейна окружали со всех сторон горные цепи (Карпаты, Альпы, Бигарский массив, система Динарских гор), между которыми существовал ряд заливов. Наиболее крупным и обособленным из них был Семиградский, или Трансильванский, на востоке, а на западе находились сравнительно небольшие Венский и Штирийский заливы. В центральной части, на территории Большой и Малой Венгерской низменностей, возвышался ряд небольших островов.

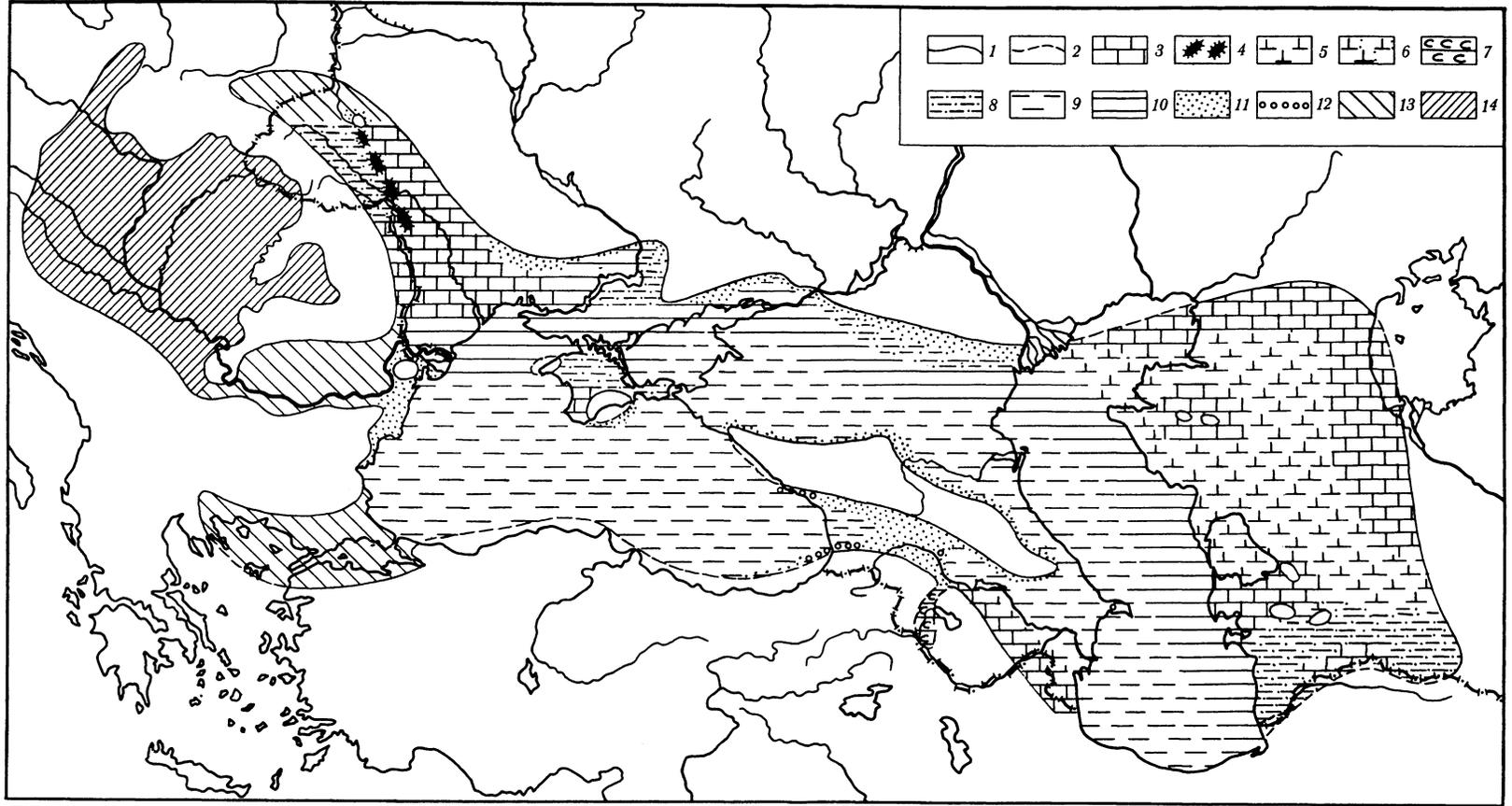
В Понто-Каспийской части бассейна на юге берега были высокие, а на севере и востоке - равнинные. Здесь и были развиты обширные заливы: Дакийский, Галицийский, Борисфенский, Танаисский, Кубанский, Терский, Устюртский, Туркменский (названия заливов по Андрусову, 1891, 18996, и Колесникову, 1935). Из них наиболее глубоко вдавался в сушу сравнительно узкий Галицийский залив. Над поверхностью моря на месте современных горных сооружений воздымались гористые острова: Кавказский, Крымский, Мангышлакские и др. Первый с юга омывали широкие Рионский и Куринский проливы (с последним был, по-видимому, связан узкий Разданский залив), а с севера - Ставропольский.

В пределах обширного сарматского водоема условия были достаточно разнообразны. На это уже указывал Н.И. Андрусов (1902в), а В.П. Колесников (1934, 1935) выделил три основные фациальные зоны: а) прибрежную и мелководную (конгломераты, пески, раковинные и оолитовые известняки, некоторые глины и пр.), б) переходную (песчанистые глины с прослоями песков и ракушечников и мшанковые рифы), в) глубоководную (глины с тонкими прослоями мергелей).

По данным Колесникова, прибрежная и мелководная зона сарматского бассейна соответствует черноморской зоне глубин до 30-60 м (верхняя сублитораль), переходная - зоне глубин от 60 до 210 м (нижняя сублитораль) и, наконец, глубоководная - зоне глубин больше 210 м (низы сублиторали - псевдоабиссаль). Схематические карты расположения фаций Понто-Каспийской части сарматского бассейна, составленные Колесниковым (1935, 1940а) и дополненные данными последующих исследователей², приведены в настоящей работе (рис. 2, 4, 6).

¹ Я. Сенеш (Seneš, 1959, 1961; Сенеш, Циха, 1973) разделил Паратетис на западную, центральную и восточную части в связи с особенностями их палеогеографического развития в течение неогена. Однако целесообразность выделения Центрального Паратетиса по ряду веских причин оспаривается рядом исследователей (Вялов, Пишванова, 1970; Stevanovič, 1971). Граница Центрального и Восточного Паратетиса, к которому относится большая часть южных районов СССР, не была стабильна во времени и в разные века имела различные очертания.

² Особенно значительно изменена северо-восточная граница бассейна, по данным В.С. Журавлева (1960), В.Н. Кравчук и Л.Ф. Волчегурского (1975).



В тектоническом отношении ранний сармат был сравнительно спокойным. Раннесарматская трансгрессия, особенно широко проявившаяся на северных низменных берегах Понто-Каспийской части бассейна, где значительно увеличилась площадь мелководья, была вызвана, по мнению Колесникова (1940а), вероятно, превышением притока пресных речных вод над испарением.

В раннем сармате по сравнению со средним миоценом произошло резкое обеднение родового состава двустворчатых моллюсков. Вымерли почти все виды полигалинных родов. Представители оставшихся эвригалинных родов в большинстве случаев претерпели значительные изменения. Такой характер фауны моллюсков, как было уже отмечено многими исследователями, указывает на изоляцию бассейна от Мирового океана и значительное понижение солености вод.

Фауна фораминифер в раннесарматское время претерпела до некоторой степени аналогичные изменения. В.Я. Дидковский (1966) отмечает, что массовая гибель полигалинных форм в сармате произошла в связи с изоляцией бассейна от открытого моря и значительным его опреснением. В раннесарматское время развивались некоторые наиболее эвригалинные элементы "тортонской" фауны, ее очень измененные дериваты и возникали новые местные виды и разновидности. Наиболее широко были развиты представители трех семейств: милиолиды, нониониды и эльфиидиды.

Сарматское время характеризовалось появлением своеобразной ассоциации остракод (Шнейдер, 1971, 1973), которые были представлены в основном родами *Trachyleberis*, *Leptocythere*, *Xestoleberis*, *Loxococoncha*. Этот комплекс значительно отличался от средиземноморской ассоциации остракод конкского времени и свидетельствовал об изоляции бассейна и понижении солености его вод.

В раннем сармате наибольшие глубины располагались в районе Предкавказья и Восточного Закавказья, т.е. в области Кубанского и Терского заливов, где шло интенсивное накопление илов. Возможно, глубоководные условия существовали и в области современных Черного и Каспийского морей. Глинистые отложения, возникшие за счет глубоководных илов, широко развиты в районах Предкавказья (особенно Восточного), на Керченском и Таманском полуостровах и отчасти в Восточном и Западном Закавказье (рис. 2). Они представлены толщей светло- или темно-серых, часто зеленовато-серых или оливковых, нередко сланцеватых глин, иногда содержащих тонкие прослойки мелкозернистого песка, прослойки мергелей, реже песчаников. Мощность их местами достигает 340 м (на Керченском и Таманском полуостровах).

В глинах преобладают *Cryptomacra pseudotellina* (Andrus.), *Macra* (*Sarmatimacra*) *andrussowi* Koles., *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) *pium* (Zhizh.), *C. (I.) politioanei* (Jek.), *C. (I.) inopinatum* (Grischk.), *C. (I.) subfittoni nigrum* (Zhizh.), *Abra reflexa* (Eichw.) и др.

Западнее, севернее и восточнее, в области окраинной части Русской платформы, глубины бассейна были меньше. В этой переходной зоне осаждались преимущественно мелководные илы с прослоями песков и ракушечников. Фауна здесь носит также как бы переходный характер. Если в прослоях ракушечников и песков в большом количестве встречаются обычные мелководные формы, то

Рис. 2. Распределение отложений в Понто-Каспийской части раннесарматского бассейна (по Колесникову, 1940, с дополнениями)

1 - береговая линия, 2 - предполагаемая береговая линия, 3 - известняки, 4 - мшанковые известняки (мшанковые биогермы), 5 - глины и известняки, 6 - глины, известняки и пески, 7 - глины и песчаники с гипсом и каменной солью, 8 - переслаивание глин и песков, 9 - глины, 10 - глины с редкими прослоями песка, 11 - пески и песчаники, 12 - конгломераты, 13 - Понто-Каспийская часть бассейна за пределами СССР (без учета распределения отложений), 14 - Паннонская часть бассейна (без учета распределения отложений)

для глинистых отложений характерны *Ervilia pusilla andrussovi* Koles., *Paphia vitaliana aksajica* (Bog.), *Musculus sarmaticus maximus* Neveesk., а также церастодермы подрода *Inaequicostata*. Отложения с подобной фауной развиты в Болгарии, на западе Молдавии, в Крыму, на севере Предкавказья и Мангышлаке. В переходной зоне в юго-западной части Галицийского залива продолжались расти органогенные постройки (биогермы), формирование которых началось еще в конце среднего миоцена. В образовавшихся за счет этих биогермов породах на северо-западе Молдавии отмечаются две главные разности: плотные полукристаллические известняки с ядрами *Cerastoderma (Obsoletiforma) kaundense volhynicum* (Grischk.) и *Mytilaster incrassatus incrassatus* (Orb.) и пористые туфовидные известняки, залегающие среди первых гнездами, с остатками створок *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum ruthenicum* (Hilb.), *C.(O.) sarmaticum* (Barb.), *C.(O.) kaundense volhynicum* и *Musculus sarmaticus naviculoides* (Koles.).

Основная часть Галицийского залива (территория Юго-Западной Украины) была мелководной. Значительные пространства мелководий располагались в Дакийском, Борисфенском, Танаисском, Устюртском заливах (Румыния, Болгария, Южная Украина, Ростовская область, Западный Казахстан). На этих участках шло накопление ракушечников, песков и известковых илов. Наиболее часто здесь встречаются *Ervilia pusilla dissita* (Eichw.), *Maetra (Sarmatimaetra) eichwaldi* Lask., *Donax dentiger* Eichw., *Paphia vitaliana vitaliana* (Orb.) и церастодермы подродов *Obsoletiforma* и *Plicatiforma*. Соответствующие отложения (ракушечники, пески, песчаники, различные известняки, известковые глины, нередко с пирокластическим материалом) развиты в Румынии и Болгарии, Молдавии и Подолии (рис. 3). Мощность их обычно не превышает 50 м. В отличие от других участков Понто-Каспийской области на мелководьях Дакийского и Галицийского заливов в раннем сармате продолжали обитать гемистеногалинные (по Коюмджиевой, 1969б) морские формы: *Lopires dentatus niveus* (Eichw.), *L.dujardini* (Desh.), *Crassostrea gryphoides sarmatica* (Fuchs). В Дакийском заливе, кроме того, существовала *Gari labordei sarmatica* (Papp). Еще большее число гемистеногалинных форм сохранилось здесь среди гастропод (Рошка, 1964а; Коюмджиева, 1969б). Более разнообразны здесь были церастодермы подрода *Plicatiforma*, и несколько различались по составу представители подрода *Obsoletiforma*. Так, в Дакийском заливе (Болгария, Румыния) *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum* (Eichw.) был представлен подвидами *C.(O.) obsoletum ghergutai* (Jek.) и *C.(O.) obsoletum vindobonense* (Lask.), в то время как в Галицийском (Молдавия и Юго-Западная Украина) кроме последнего обитал еще типовой подвида. Восточнее фауна моллюсков была несколько более обедненной. На юго-востоке Украины нижний сармат слагается преимущественно песками с прослоями ракушечников (последние иногда преобладают), на юге — сильно песчанистыми глинами с прослоями ракушечников, песков или раковинного детрита. Общая мощность отложений до 40 м. Здесь менее богаты церастодермы: нет инэквикустат и меньше пликатиформ. Еще несколько более обедненной была фауна двустворчатых моллюсков Устюртского залива. В известняках и мергелях Устюрта обычно не встречается *C.(O.) obsoletum vindobonense*.

Полосами мелководий были окружены Кавказский и Крымский острова, где отлагались песчанистые и песчано-илистые осадки. В Предкавказье эти отложения сохранились от размытия небольшими участками и представлены песчанистыми глинами с прослоями песчаников и ракушечников, известняками и песками. В Западном Закавказье широко распространены мелководные глины, конгломераты, пески, реже — известняки. На западе мощность их до 100 м, на юго-востоке чередующиеся синевато-серые песчаники и глины с толщами конгломератов достигают мощности до 1500 м. Из двустворчатых моллюсков часто встречаются *Ervilia pusilla dissita*, *Paphia vitaliana aksajica*, *Donax dentiger* и др. Нерасчлененная толща нижне- и среднесарматских отложений известна в районе Нахичеванской мульды (Азизбеков, Зейналов, 1959; Габриелян, 1964). Она представлена чередованием красно-бурых, темно-серых и желтовато-

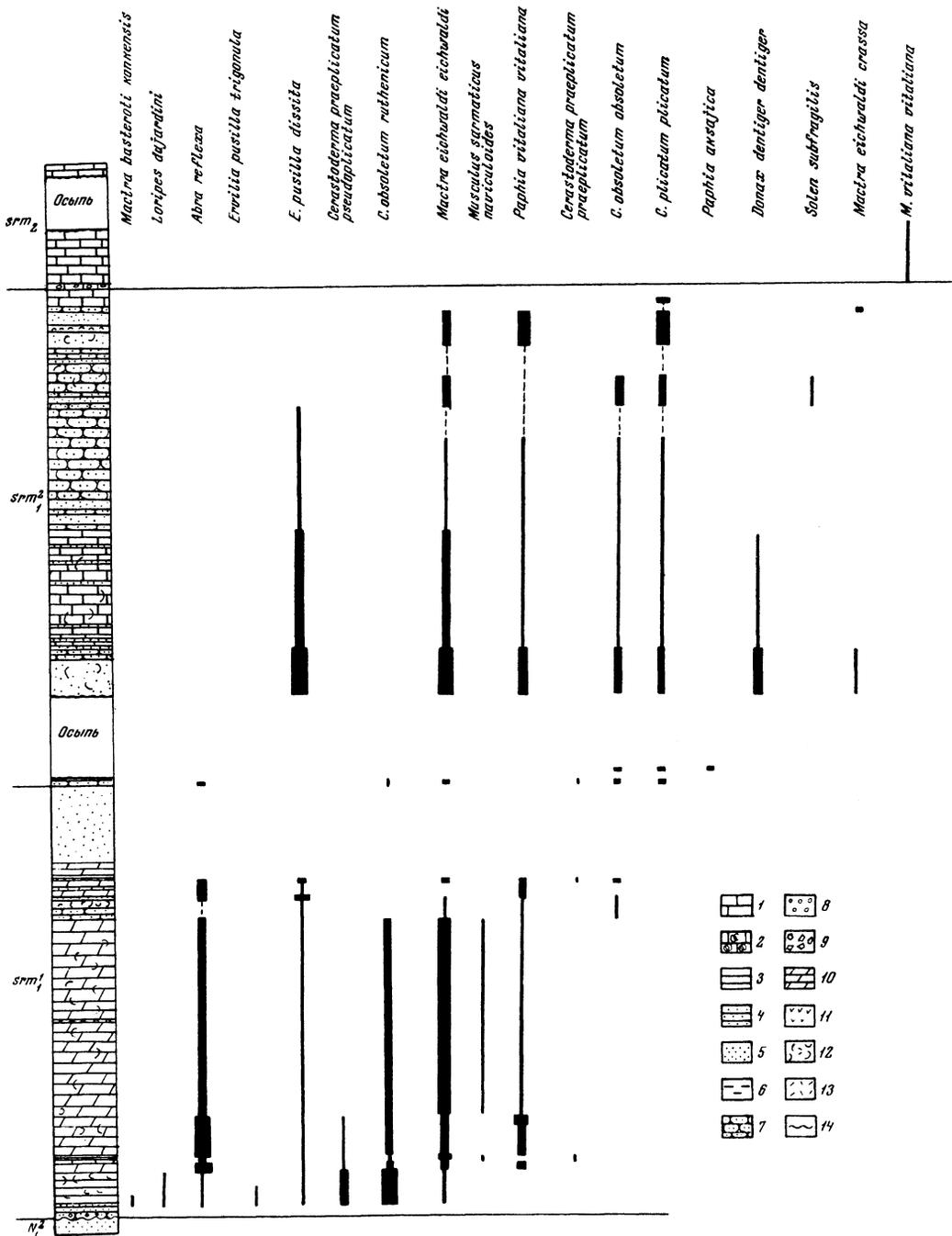


Рис. 3. Разрез нижнесарматских мелководных отложений у с. Бурсук (Молдавская ССР)

1 - известняк, 2 - мшанковый известняк (мшанковый биогерм), 3 - глины, 4 - глины песчаные, 5 - песок, 6 - песок глинистый, 7 - песчаник, 8 - галька, 9 - конгломерат, 10 - мергель, 11, 12 - гипс, 13 - раковины моллюсков, 14 - детрит, 14 - несогласное залегание, N_2 - средний миоцен, sgm_1 - нижний сармат, sgm_1 - кужорский горизонт, sgm_1 - збручский горизонт, sgm_2 - средний сармат. Ширина линий показывает относительное количество раковин того или другого вида в отдельных слоях

серых глин, реже песчаников, алевролитов и мергелей с линзами и пачками гипса и каменной соли. Мощность ее 550–560 м. Возраст толщи был установлен на основании содержащейся в ней микрофауны. В восточной части прогиба А.И. Азизбекова (1970, 1972) обнаружила раковины раннесарматских церитов: *Pirenella disjuncta* (Sow.) и др. По-видимому, здесь далеко на юг вдавался узкий мелководный Разданский залив, часто пересыхавший.

На территории Паннонской части (Центральная Европа) раннесарматского бассейна в прибрежных участках широко были развиты мелководные фации, где шло также накопление песчаных и песчано-илистых осадков. Гемистеногалинные формы встречались здесь значительно чаще, чем в Дакийском и Галицийском заливах, и были более разнообразны по составу: из двустворок обитала еще *Gastrana fragilis* (L.). Из кардиид были широко распространены *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum ghergutai* и *C.(O.) obsoletum vindobonense*. Характерными здесь были также массовые поселения церитов. В более глубоководных участках обитавшие ранее *Cerastoderma (Inaequicostata) inopinatum* (Grischk.) и *C.(I.) janosheki* (Papp) сменились на *C.(I.) subfittoni nigrum* (Zhizh.) и *C.(I.) wiesenense* (Papp).

В целом для мелководных районов раннесарматского бассейна наиболее характерными были *Maetra (Sarmatimaetra) eichwaldi*, *Ervilia pusilla dissita*, *Paphia vitaliana vitaliana*, *Donax dentiger*. В первой половине раннего сармата жили также *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum ruthenicum* (Hilb.), *C.(Plicatiforma) praeplicatum praeplicatum* (Hilb.), в западных районах – еще *C.(P.) praeplicatum pseudoplicatum* (Friedb.), *C.(O.) obsoletum vindobonense* (Lask.) и *C.(Inaequicostata) inopinatum* (Grischk.) Во второй половине раннего сармата перечисленные формы исчезли и вместо них появились *C.(Obsoletiforma) obsoletum obsoletum* (Eichw.), *C.(Plicatiforma) plicatum plicatum* (Eichw.), а в западных районах, кроме того, – *C.(O.) obsoletum ghergutai* (Jek.) и *C.(Plicatiforma) plicatum jammense* (Hilb.). В конце раннего сармата встречались еще *C.(P.) plicatum latisulcum* (Münst.) и *C.(Obsoletiforma) fischeriforme* (Papp) [типовой подвид на западе и *C.(O.) fischeriforme millelocum* (Sidor.) – на востоке]. В глубоководных участках бассейна смена комплексов фауны в течение раннего сармата была не столь ясно выраженной, что еще усугублялось обедненностью фаунистического состава. В первой половине раннего сармата здесь встречались обычно лишь *Abra reflexa*, редко мелкие *Maetra (Sarmatimaetra) eichwaldi* и *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum lithopodolicum*. Для второй половины раннего сармата были характерны *M.(S.) eichwaldi*, *M.(S.) andrussowi*, *Cryptomaetra pseudotellina*, *Cerastoderma (Inaequicostata) pium* (Zhizh.), *C.(I.) subfittoni nigrum* (Zhizh.), *Paphia naviculata* (R. Hoern.). На западе в относительно глубоководных районах обитали *Cerastoderma (Inaequicostata) inopinatum*, *C.(I.) janosheki*, *C.(I.) subfittoni nigrum*, *C.(I.) wiesenense*.

Указанные изменения комплексов фауны приблизительно в середине раннего сармата были связаны, по-видимому, с изменениями палеогеографических и гидрологических условий бассейна. В это время площадь Понто-Каспийской части бассейна значительно расширилась за счет трансгрессии в платформенной части бассейна: произошло увеличение Галицийского, Борисфенского, Танаисского и Устюртского заливов (при этом на некоторых участках море несколько регрессировало, как, например, на северо-востоке Борисфенского залива и в Дакийском заливе). Вероятно, произошло также некоторое понижение солености бассейна, что вызвало сокращение распространения гемистеногалинных форм.

В начале среднего сармата происходят значительные изменения в очертаниях Понто-Каспийской части бассейна, в распределении глубин и, соответственно, фаций (рис. 4), что было связано с тектоническими движениями (Колесников, 1940а). Сильно уменьшился и переместился на восток Галицийский залив (поднятие в Карпатах; Ласкарев, 1914), при этом в юго-восточной его части произошло значительное углубление. В остальных северных мелководных заливах море несколько трансгрессировало: образовалась Волчья бухта в Борисфенском заливе (Юго-Восточная Украина) и Цимлянская бухта – в Танаисском (Ростовская область). Трансгрессия моря на севере Понто-Каспийской области

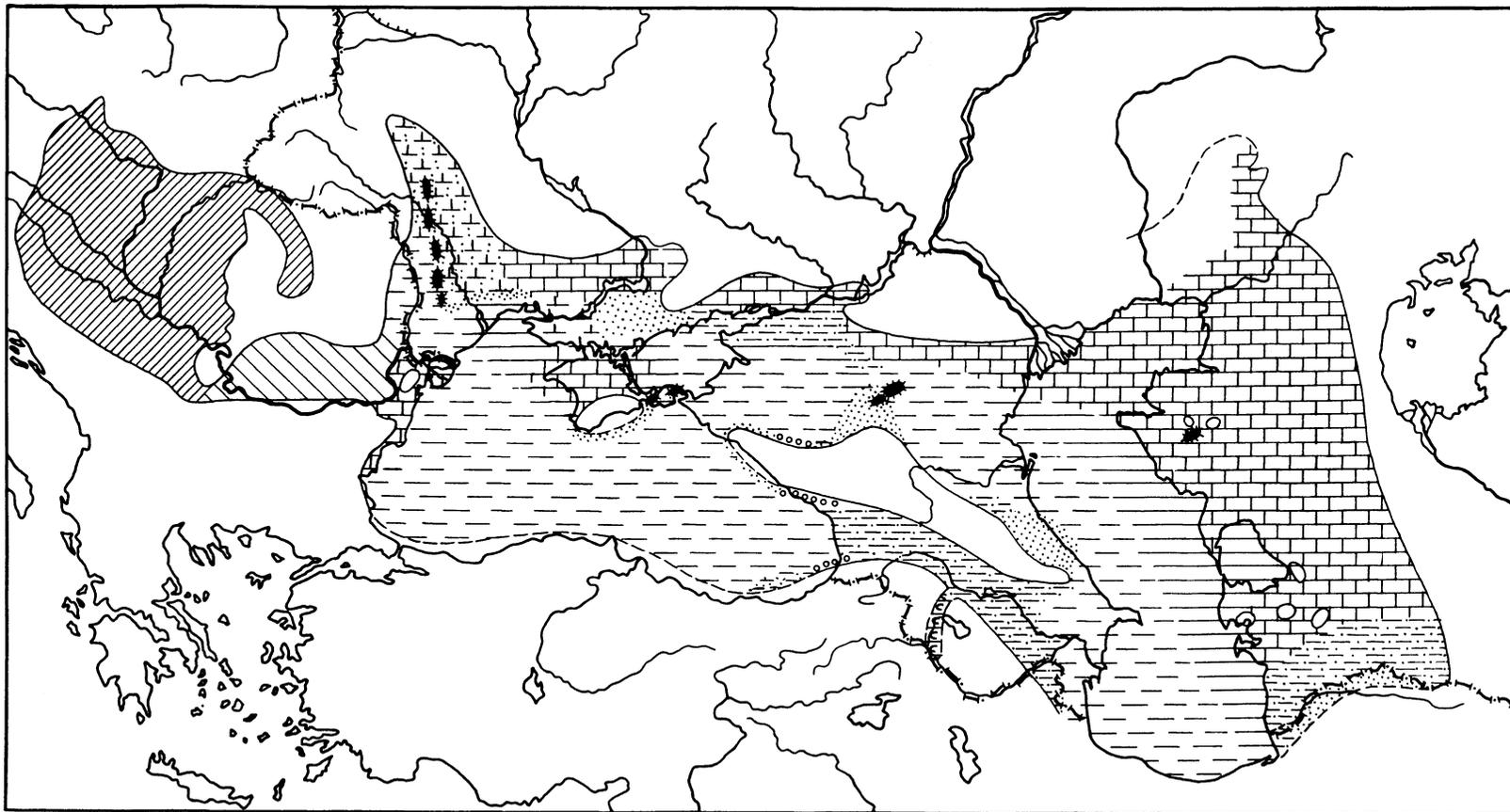


Рис 4. Распределение отложений в Понто-Каспийской части среднесарматского бассейна (по Колесникову, 1940, с дополнениями).
Обозначения см. на рис. 2

сопровождалась регрессией на юге, что было связано с поднятиями Крыма и Кавказа. У северного берега Крымского острова море сильно обмелело, произошло осушение значительных участков моря в области Закавказского пролива. Широкое распространение получают в это время мшанковые биогермные образования, обычно располагающиеся на границе мелководных и сравнительно более глубоководных участков (в Дакийском, Галицийском, Кубанском, Устюртском заливах и Еникальском проливе).

В начале среднего сармата в составе фауны двустворчатых моллюсков произошли большие изменения. Полностью исчезли гемистеногалинные формы. Представители некоторых родов, широко распространенных в раннем сармате (*Ervilia*, *Abra*), сохранились лишь на отдельных участках бассейна в качестве реликтов. Особенно широкое развитие получили представители подрода *Obsoletiforma*, а также рода *Maetra* и до некоторой степени рода *Musculus*. Большим богатством и разнообразием форм отличалась фауна двустворчатых моллюсков в областях развития мшанковых органогенных построек.

Особенности комплекса среднесарматских двустворчатых моллюсков указывают на продолжавшуюся изоляцию бассейна и, по-видимому, на дальнейшее понижение солёности.

В среднем сармате продолжали существовать все группы раннесарматских фораминифер. Особенно в большом количестве встречались семейства *Miliolidae*, *Nonionidae*, *Elphidiidae*, *Peneroplidae*, *Rotaliidae* и др. Представители таких семейств, как *Miliolidae* (род *Nubecularia*) и *Peneroplidae* (род *Spirolina*), в среднем сармате Молдавии и Крыма были пороодообразующими.

Из остракод в среднем сармате существовали представители тех же семейств, что и в раннем сармате; при этом значительно увеличилось число видов. Остракоды также свидетельствуют о продолжавшемся понижении солёности в обширном замкнутом бассейне (Шнейдер, 1971, 1973; Ильницкая, 1972).

Наибольшие глубины в Понто-Каспийской части бассейна в среднем сармате располагались по-прежнему в Куринском и Терском заливах (Восточное Закавказье и Предкавказье), в то время как соединявший их пролив обмелел. Значительные глубины сохранились еще в Куринском заливе. В целом площадь глубоководных участков моря сократилась. Глубоководные глинистые отложения среднего сармата обычно содержат раковины *Cryptomaetra pesansensis* (May.) и называются поэтому криптомактровыми слоями. Глины различны по окраске, степени известковистости и песчанистости. Чаше они буровато- и синевато-серые, сильно известковистые, иногда довольно песчанистые, с прослоями твердых и плотных, реже мягких мергелей синевато-серого и желтого цвета. Наиболее широко развиты криптомактровые глины в Восточном Предкавказье, в восточной части Терско-Сунженской области и в Северном Дагестане. Максимальная мощность среднего сармата здесь до 700 м. Аналогичные отложения имеются в Восточной Грузии. Глубоководные фации развиты и на западе Молдавии, где они представлены в нижней части светло-зеленовато-серыми карбонатными глинами и мергелями с прослоями диатомитов, спонголитов и вулканических туфов мощностью до 70 м. Выше следует толща серых и голубовато-серых карбонатных и алевролитистых глин мощностью от 45 до 270 м, в нижней части которой встречаются *Cryptomaetra pesansensis* и др. В Болгарии глубоководные серо-синие известковистые глины отмечаются в верхней части среднего сармата.

Раковины двустворчатых моллюсков в глубоководных глинистых отложениях, которые образовались на месте развития илистых грунтов, встречаются довольно редко. Они принадлежат к немногим видам и отличаются тонкостенностью. Широко была распространена *Cryptomaetra pesansensis*, реже встречалась *Maetra (Sarmatimaetra) urupica* Dan. и из церастодерм - представители *Inaequicostata*.

В Рионском заливе глубины были, по-видимому, несколько меньше (переходная зона). Так, в Абхазо-Мегрельском и Гурийском прогибах развиты песчано-глинистые осадки. Фауна здесь очень редкая и плохой сохранности. Ана-

логичные глубины были, вероятно, в центральной части Устьюртского залива. В глинисто-мергелистых отложениях здесь *Cryptomactra* не встречается, но часто присутствуют тонкостенные *Mactra (Sarmatimactra) vitaliana turkmena* Neveesk. и *Musculus sarmaticus maximus*, а из церастодерм – представители подрода *Inaequicostata*. К переходной зоне относятся биогермные образования, особенно широко развитые в Галицийском заливе. На Вольни и в Молдавии эти органогенные толщи, сложенные преимущественно мшанками, протягиваются от Летичева до Кишинева в виде гряды, ширина которой местами достигает 1 км. В строении южной части гряды большое участие принимали нубекуляррии. Органогенные известняки имеют вид больших скорлуповатых глыб различного радиуса, высотой до 12–14 м. Приуроченная к этим известнякам фауна моллюсков отличается большим своеобразием. Особенно разнообразны здесь были представители подрода *Obsoletiforma*: *C. (O.) inflatum* (Sinz.), *C. (O.) loweni* (Sinz.), *C. (O.) laevigatoloweni* (Koles.), *C. (O.) fischerianum* (Döng.) и др. В то же время представители других подродов рода *Cerastoderma* очень редки.

Остальная территория Понто-Каспийской части бассейна была мелководной. Здесь на песчаных и илисто-песчаных грунтах жили "типичные" среднесарматские моллюски: широко были распространены толстостворчатые *Mactra* и *Paphia*, из церастодерм преобладали представители подродов *Obsoletiforma* и *Plicatiforma*.

В мелководных отложениях Дакийского (Болгария, Румыния) и Галицийского (Молдавия, Юго-Западная Украина) заливов отмечены многочисленные *Mactra (Sarmatimactra) vitaliana* Orb., *Paphia ponderosa* (Obr.), *Cerastoderma (Plicatiforma) plicatum plicatofittoni* (Sinz.), *C. (Obsoletiforma) obsoletum nefandum* (Koles.). В восточной части Молдавии толщи известняков с "типичной" среднесарматской фауной достигают 75 м мощности (рис. 5). На Вольни и в Подолии также широко развиты мелководные глины, песчаники и известняки с такой же фауной, только представители *Cerastoderma (Plicatiforma)* встречаются здесь очень редко. Аналогичная фауна прослеживается в других районах распространения мелководных отложений. В Паннонской части отложения среднего сармата, как и нижнего, представлены прибрежными и переходными фациями: известняками, песками и глинами. Глубоководные глинистые фации, подобные таковым в Понто-Каспийской части, распространены очень ограниченно. Фауна моллюсков была гораздо менее разнообразной. Из кардиид здесь, как и в раннем сармате, были сравнительно более разнообразны представители подродов *Inaequicostata* и *Plicatiforma*, а виды подродов *Obsoletiforma* и *Planacardium* малочисленны. Характерно гораздо большее распространение раннесарматских реликтов, чем в Понто-Каспийской области.

В некоторых районах Паннонской области в верхах среднего сармата выделяется зона с обедненной фауной, что, вероятно, было обусловлено наступлением неблагоприятных условий в связи с начавшейся изоляцией этой области от Понто-Каспийской части бассейна. Приблизительно в первой половине среднего сармата прекратил свое существование пролив у Железных ворот, соединявший Понто-Каспийскую часть бассейна с Паннонской. Последняя превратилась в солончатое озеро, где развилась особая эндемичная фауна моллюсков и где происходило накопление отложений паннонского яруса.

В это время в Понто-Каспийской части бассейна происходило перемещение фаций в еще больших масштабах, причем многие участки моря обмелели. Мшанковые биогермы прекратили свой рост. Размеры Галицийского залива сильно уменьшились; большое распространение в нем получили песчаные фации. В остальных северных заливах расширилась полоса мелководий, обмелели большие участки у берегов Крымского острова и образовавшегося в это время Кавказского полуострова, в результате чего глубоководные фации частично сменились мелководными. Сильно обмелел Ставропольский пролив, осушился совсем Закавказский. Образовавшиеся в это время Рионский и Куринский заливы значительно обмелели и сократились в своих размерах. Глубоководные участки, по-видимому, остались лишь в западной части Терского залива (Восточное Предкавказье). Это доказывается тем, что в Дагестане средний сармат

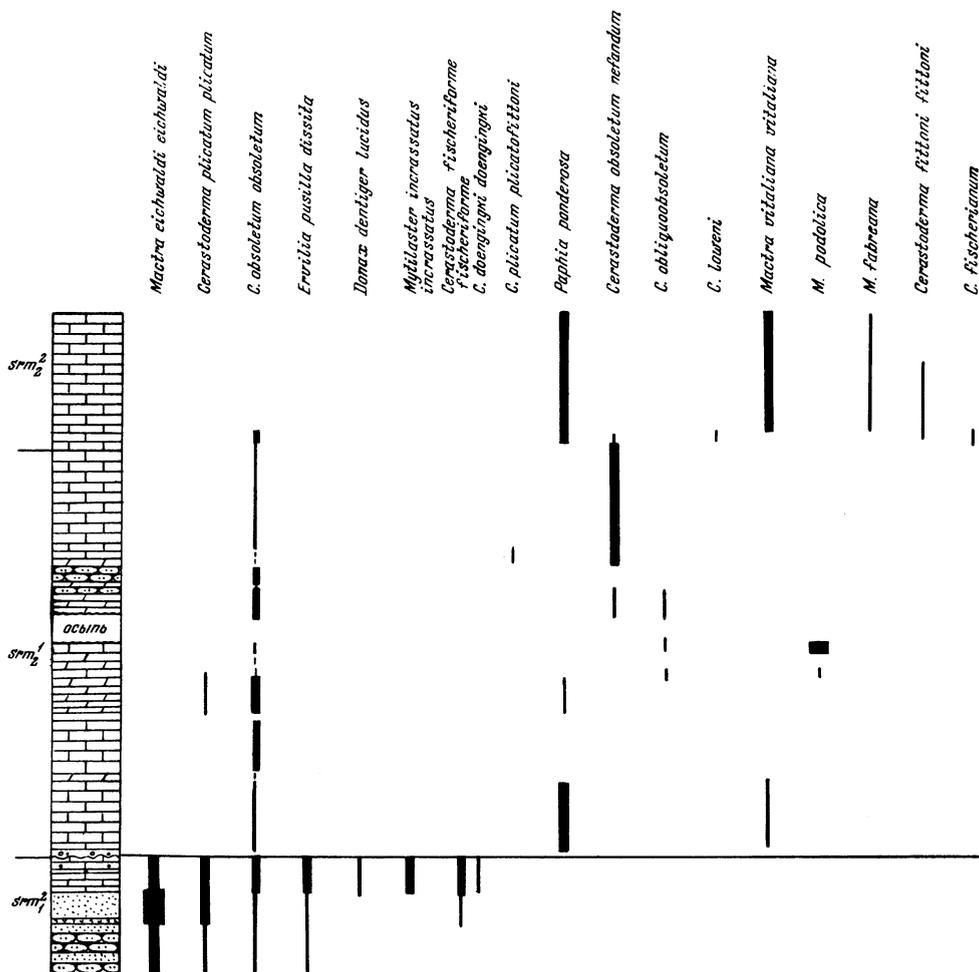


Рис. 5. Разрез среднесарматских мелководных отложений у с. Каменка (Молдавская ССР)

sgm_2^1 - новомосковский горизонт, sgm_2^2 - днепропетровско-васильевский горизонт. Остальные обозначения см. на рис. 3

местами целиком слагается криптомактровыми глинами. Во многих районах Предкавказья, так же как на Керченском и Таманском полуостровах, криптомактровые глины перекрываются известняками, песками и песчаниками, нередко грубозернистыми, косослоистыми, со значительной примесью раковинного детрита, с обильной так называемой среднесарматской фауной. Большинство авторов склоняется к мысли, что "криптомактровые слои" и "слои с типичной среднесарматской фауной" фациально замешают друг друга. Они действительно одновозрастны, и указанное их соотношение объясняется смещением мелководных фаций приблизительно на середине среднего сармата на юг.

В мелководных известняках, песках и песчаниках часто встречаются *Maetra* (*Sarmatimaetra*) *fabreana* Orb., *M.* (*S.*) *vitaliana* Orb., *Paphia vitaliana* (Orb.), *P. ponderosa* (Orb.), *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *desperatum* (Koles.), *C.* (*O.*) *incuvatum* (Koles.) и др. На всей остальной территории среднесарматский бассейн был также мелководным. Всюду отмечаются мелководные песчано-известняковые отложения с так называемой типичной фауной среднего сармата. Местами же отложения верхов среднего сармата содержат в основании пресноводную или солоноватоводную фауну. Так, на востоке Молдавии отмечаются известняки с

карликовыми морскими моллюсками и пресноводными гастроподами *Melanopsis impressa* мощностью до 40 м (рыбницкие слои; Рошка, 1965). Они перекрываются доломитами с прослоями известняков с *Maetra (Sarmatimaetra) vitaliana* и *Cerastoderma (Obsoletiforma) gatuevi* (Koles.). В западной части Молдавии распространена толща алевролитов и песков мощностью до 80 м с большим количеством конгерий. На них залегают пески, глины и известняки мощностью до 30 м с типичной морской фауной: *Maetra (Sarmatimaetra) podolica* Eichw., *Cerastoderma (Plicatiforma) fittoni* (Orb.), *C. (Obsoletiforma) obsoletum ingratum* (Koles.).

На большей части территории среднесарматского бассейна более или менее одновременно происходили изменения в составе фауны двустворчатых моллюсков. Только в течение первой половины среднего сармата обитал подвид *Cerastoderma (Plicatiforma) plicatum plicatofittoni* (Sinz.), во второй половине появились и распространились *C. (P.) fittoni fittoni*, *C. (Obsoletiforma) desperatum* и *Maetra (Sarmatimaetra) fabreana*. По-видимому, появление этих видов было приурочено ко времени значительных изменений в палеогеографии бассейна и более или менее соответствует времени отделения Паннонской части бассейна. В конце среднего сармата многие виды вымерли, что, несомненно, было связано с дальнейшим опреснением бассейна.

С наступлением позднесарматского времени размеры бассейна резко сократились (рис. 6). Галицийский (Молдавия, Юго-Западная Украина) и Устюртский (Западный Казахстан) заливы осушились почти полностью, значительно уменьшились размеры Борисфенского (Южная Украина) и Танаисского (Ростовская область) заливов. У северных берегов Крымского острова море регрессировало, а у восточных несколько расширило свои границы. Возможно, в это время прекратил свое существование Таврический пролив, а Бердянский полуостров соединился с Крымским островом (Колесников, 1940а). На севере Кавказского полуострова вышли из-под уровня моря значительные участки Ставропольского пролива, а на юге — Рионского и Куринского заливов. Последний соединялся, по-видимому, с Разданским заливом (Габриелян, 1964).

В.П. Колесников (1940а) быстрою регрессию вод в условиях замкнутого бассейна связывает с резко усилившимися орогенетическими процессами и быстрым развитием тектонических ванн, располагавшихся у складчатых областей. Стягивание вод в эти районы привело к сильному сокращению площади всего моря. Даже при неизменном притоке речных вод это должно было способствовать, по Колесникову, опреснению верхних горизонтов воды.

На северных мелководных участках происходило накопление главным образом ракушечников, в меньшей степени известковых илов. У берегов Кавказского полуострова осаждались пески, севернее — глубоководные илы.

Во второй половине позднего сармата произошла незначительная трансгрессия, проявившаяся в основном в расширении Танаисского залива (Ростовская область).

В позднем сармате резко изменился состав фауны двустворчатых моллюсков. Богатая среднесарматская фауна в основном исчезла, широкое распространение получили вновь появившиеся эндемичные виды рода *Maetra*. Кроме того, редко встречались представители *Solen subfragilis* Eichw. и вновь появившегося эндемичного рода *Pseudomaetra* Steklov. В прибрежных участках (например, в Галицийском и Кубанском заливах, в Ставропольском проливе) расселились пресноводные формы.

Фораминиферы в начале позднесарматского века почти полностью вымерли (Дидковский, 1966). Некоторые карликовые формы наиболее эвригалинных представителей, таких как *Streblus ex gr. beccarii* (L.), *Porosonion ex gr. subgranosus* (Egger) и др., продолжали встречаться лишь в отдельных акваториях, где соленость, возможно, была несколько выше, чем в основной части бассейна. Находки этих форм отмечены на территории южной части Одесской области и в Молдавии, в некоторых районах Закавказья и других местах.

В позднем сармате резко обеднилась также фауна остракод, среди которой господствовали наиболее эвригалинные представители семейства Cyprididae (Шнейдер, 1971, 1973).

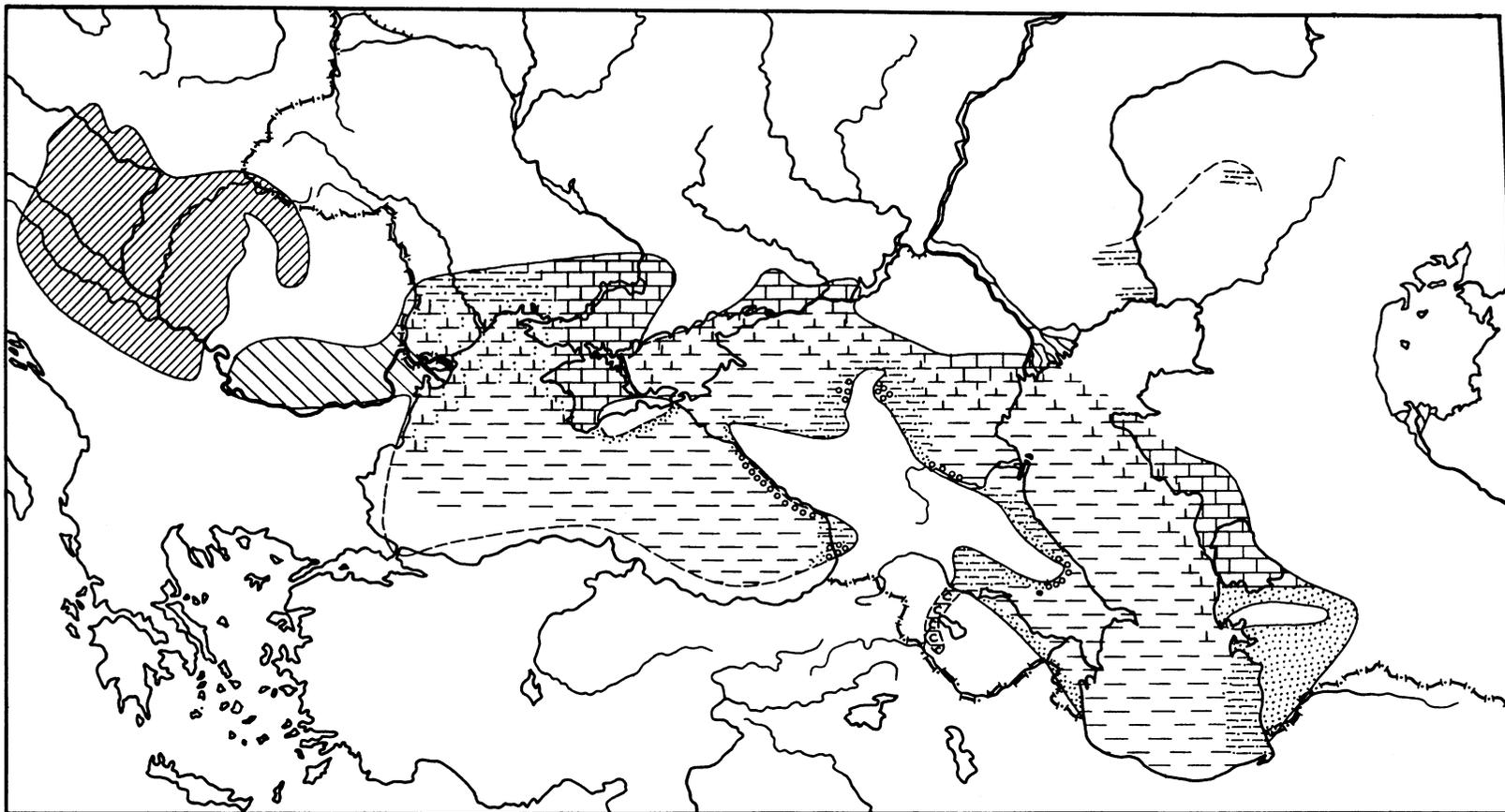


Рис. 6. Распределение отложений в Понто-Каспийской части позднесарматского бассейна (по Колесникову, 1940, с дополнениями)
Обозначения см. на рис. 2

Наиболее глубоководные участки позднесарматского бассейна располагались на юге Кубанского и Терского заливов (Предкавказье), разделенных мелководным проливом. В Западном Предкавказье верхнесарматские глубоководные отложения представлены в основном глинами с подчиненными им прослоями песчано-алевроитовых пород с *Maetra (Sarmatimaetra) podolica* Eichw. и известняков-ракушечников из раковин *M.(S.) caspia* Eichw. и *M.(S.) bulgarica* Toula. Мощность этих отложений от нескольких десятков метров до 280 м. В Восточном Предкавказье распространены толщи глубоководных глин, лишенных фауны, так называемые грозненские слои, на которых лежат слои с *Maetra caspia*.

На остальной территории бассейна были широко развиты мелководные осадки. В Армении в устье р. Раздан, в районе Еревана, верхний сармат представлен так называемым мактровым горизонтом, сложенным зеленовато-серыми, желтовато-серыми, иногда красно-бурными жирными глинами, алевролитами и песчаниками с прослоями желтовато-белых плотных известняков, местами переполненных раковинами мактрид (Габриелян, 1964). Мощность горизонта около 100 м. Из двустворок встречены *Maetra (Sarmatimaetra) caspia* и *M.(S.) bulgarica* (Радопуло, 1949; 1957; Габриелян, 1964). К.Н.Паффенгольц (1938, 1940) отнес эти отложения к олигоцену на основании ошибочного определения А.К.Алексеевым мактр как *Corbula* sp. Богатые сборы мактр из этого района с хорошо отпрепарированными замками имеются в коллекции Н.С.Волковой. Несомненно, они принадлежат к позднесарматским мактрам. В Нахичеванской впадине отложения верхнего сармата лежат трансгрессивно и представлены серыми и светло-серыми глинами, песчаниками и конгломератами мощностью до 100-150 м (Азизбеков, Зейналов, 1959). В них содержатся *M.(S.) bulgarica* и *M.(S.) aff. caspia*.

Мелководные отложения верхнего сармата распространены и на западе, будучи приурочены к территории Дакийского залива (Болгария, Румыния), юга Галицийского (Молдавия, Юго-Западная Украина) и Танаисского (Ростовская область) заливов и западной части Устюртского залива. В Молдавии верхний сармат сложен преимущественно косослоистыми песками с прослоями галек, иногда с тонкими прослоями гипса и бурого угля. На юго-востоке Украины распространены известняки: оолитовые, раковинные и мелоподобные. В них довольно часты прослой мергелей, реже глин и конгломератов. Мощность не более 20 м. В нижней части встречаются *Maetra (Sarmatimaetra) podolica*, а в верхней - *M.(S.) caspia*, *M.(S.) bulgarica*, реже *M.(S.) balcica* Maccar. и *M.(S.) alata* Maccar. На западе Мангышлака верхний сармат часто представлен толщами известняков-ракушечников, состоящих из ориентированных выпуклостью вверх разрозненных створок *M.(S.) balcica* или *M.(S.) caspia* с *M.(S.) bulgarica* (рис. 7).

В течение позднего сармата в комплексах моллюсков произошли изменения, по-видимому, связанные со значительной регрессией бассейна приблизительно в середине этого времени.

На мелководных участках в первой половине позднего сармата обитали в основном *Maetra (Sarmatimaetra) podolica*, во второй половине были широко распространены *M.(S.) caspia*, *M.(S.) bulgarica*, *M.(S.) balcica*, *M.(S.) alata*. В глубоководных участках фауна вначале отсутствовала; позднее здесь расселились *M.(S.) caspia* и *M.(S.) timida* Zhizh.

В конце позднего сармата все моллюски морского происхождения, в том числе и разнообразные мактриды, исчезают, что, по-видимому, было связано с очень значительным опреснением. Из фораминифер остались лишь эвригалинные *Streblus beccarii* (L.) и еще некоторые редкие виды (Богданович, 1969), а среди остракод - пресноводные *Limnocythere* и *Ilyocypris* и солоноватоводные *Cyprideis* и *Leptocythere* (Сузин, 1956; Tudor, Orbocea, 1967).

В отдельных мелководных районах позднесарматского моря (Керченский и Таманский полуострова, Западное Предкавказье) начинается рост мшанковых биогермов, образование основной массы которых падает на конец позднего сармата и самое начало мезотического века (Андрусов, 1906; Колесников, 1940а; Благоволин, 1962; Куличенко, 1971а,б, 1972).

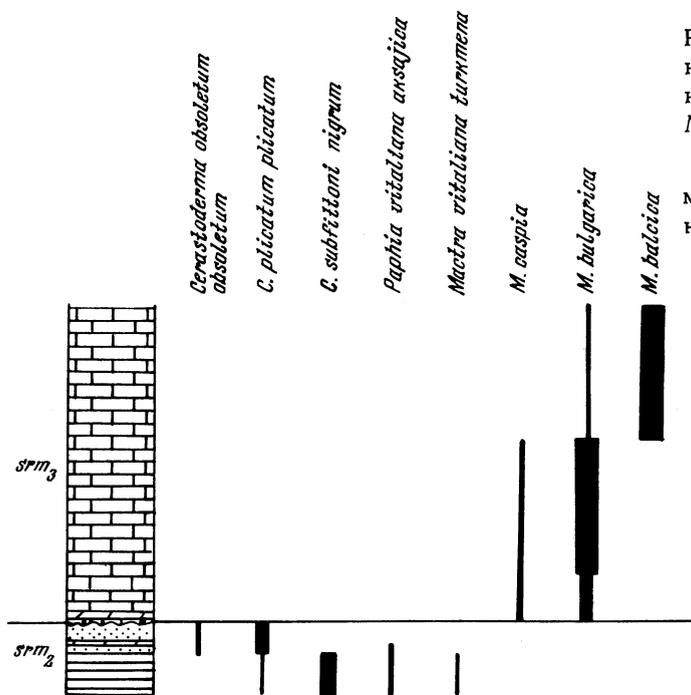


Рис. 7. Разрез верхнесарматских мелководных отложений на п-ове Мангышлак

sm₃ — верхний сармат. Остальные обозначения см. на рис. 3

По данным В.Г. Куличенко (1971а), биогермы, в основном построенные мшанками *Membranipora lapidosa* (Pall.), образовались на глубинах от 40 до 80 м, при температурах не ниже 7° и наличии течений. Соленость местами была понижена за счет речного стока, местами — в ограниченных постройками участках — несколько повышена по сравнению с соленостью центральных районов бассейна (так полагает Куличенко, считая биогермы мезотическими).

Общий обзор развития сарматского бассейна и его фауны во времени приводит к выводу о возможности выделения трех этапов (Андрусов, 1891, 1902в, 1918; Колесников, 1935, 1940а, 1949а), которым соответствуют три подъяруса (табл. 1).

Нижний, или вольнский, этап начинается с широкого распространения эндемичных сарматских видов *Macra* (*Sarmatimacra*) *eichwaldi*, *Paphia vitaliana* и др., сопровождавшегося почти полным вымиранием среднемиоценовых полигадинных морских форм.

В области развития мелководных и переходных фаций отложения вольнского подъяруса разделяются по фауне моллюсков на два горизонта: нижний и верхний. В разных районах они часто называются по-разному, однако вполне сопоставимы по комплексам моллюсков (Кожумдgieва, 1971; Парамонова, Белокрис, 1972; Paramanova, 1974). В области развития глубоководных отложений соответствующие горизонты часто трудно различать из-за бедности и плохой сохранности раковин моллюсков.

Среднесарматский, или бессарабский, этап начинается с широкого развития фауны "сарматского типа": мелководных *Macra* (*Sarmatimacra*) *vitaliana*, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *loweni*, *Paphia ponderosa* и глубоководных *M.* (*S.*) *urupica*, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) *pium* и др. Этот этап был временем оптимального развития сарматских моллюсков. Отложения бессарабского подъяруса в различных районах Восточного Паратетиса разделяются по фауне моллюсков либо на два, либо на три горизонта. Однако комплексы моллюсков среднего и верхнего горизонтов не всегда различаются достаточно четко, и сопоставление их по районам вызывает большие затруднения. Более или менее ясно выделяются лишь два горизонта.

Позднесарматский, или херсонский, этап начинается с вымирания большинства видов двустворчатых моллюсков, за исключением *Macra* (*Sarmatimacra*)

Таблица 1

Стратиграфическая схема сарматского яруса Восточного Паратетиса

Ярус	Подъярус	Горизонт	Лектостратотип	Характер отложений	
Сарматский	Херсонский (верхнесарматский)	Митридатский (верхний) (Парамонова - по митри- датовским слоям; Колес- ников, 1935)	Митридатский гре- бель, Керченский полуостров (Andrus- sov, 1919-1912; Андрусов, 1961б)	Мелководные фаши часто с примесью прес- новодной фауны и мшанковые биогермные образования	Глубоководные фаши без фауны
		Катерлезский (средний) (Парамонова - по катер- лезским слоям; Колес- ников, 1935)	Окрестности с. Ши- рокое, р. Ингулец (Парамонова, Бело- крыс, 1972)	Мелководные фаши с <i>Maetra caspia</i> , <i>M. bulgarica</i> , <i>M. balcica</i>	Глубоководные фаши с <i>Maetra caspia</i> , <i>M. timida</i>
		Ростовский (нижний) (Колесников, 1940а)	Окрестности с. Анань- ево, р. Б. Куяльник (Православлев, 1916)	Мелководные фаши с <i>Maetra podolica</i> , часто с примесью пресноводной фауны	Глубоководные фаши обычно без фауны
	Бессарабский (среднесарматский)	Днепропетровско-василь- евский (верхний) (Дид- ковский, 1964 - днеп- ропетровский и василь- евский горизонты)	Окрестности с. Ши- рокое, р. Ингулец (Парамонова, Бело- крыс, 1972)	Мелководные фаши и биогермные образо- вания с <i>Maetra vitaliana vitaliana</i> , <i>M. fab-</i> <i>reana</i> , <i>Paphia ponderosa</i> , <i>Cerastoderma ob-</i> <i>soletum nefandum</i> , <i>C. loweni</i> , <i>C. fittoni fittoni</i> , <i>C. desperatum</i>	Глубоководные фаши с <i>Maetra vitaliana turkmena</i> , <i>M. urupica</i> , <i>Cerastoderma subfittoni subfittoni</i> , <i>C. fittoni rustovense</i> , <i>Cryp-</i> <i>tomactra pesanseriis</i>
		Новомосковский (нижний) (Дидковский, 1964)	Богдановский карь- ер, у г. Орджоникид- зе (Белокрыс, 1966)	Мелководные фаши и биогермные образо- вания с <i>Maetra vitaliana vitaliana</i> , <i>Paphia ponderosa</i> , <i>Cerastoderma obsoletum nefandum</i> , <i>C. loweni</i> , <i>C. plicatum plicatofittoni</i>	Глубоководные фаши с <i>Maetra vitaliana turkmena</i> , <i>M. urupica</i> , <i>Cerastoderma barboti</i> , <i>C. subfittoni nigrum</i> , <i>C. pium</i>
	Вольнский (нижнесарматский)	Збручский (верхний) (Дидковский, 1964)	Богдановский карь- ер у г. Орджоникид- зе (Белокрыс, 1963а)	Мелководные фаши с <i>Maetra eichwaldi</i> , <i>Pa-</i> <i>pphia vitaliana</i> , <i>Ervilia pusilla dissita</i> , <i>Cera-</i> <i>stoderma obsoletum obsoletum</i> , <i>C. obsoletum vin-</i> <i>dobonense</i> , <i>C. plicatum plicatum</i> , <i>C. fischeriforme</i>	Глубоководные фаши с <i>Maetra eichwaldi</i> , <i>M. andrussowi</i> , <i>Cerastoderma pium</i> , <i>C. subfittoni nigrum</i>
	Кужорский (нижний) (Kojumdgieva, 1971 - по кужорским слоям; Колесников, 1935)	р. Конка, у с. Весе- лое (Белокрыс, 1963а)	Мелководные фаши и биогермные образо- вания с <i>Maetra eichwaldi</i> , <i>Paphia vitaliana</i> , <i>Ervilia pusilla dissita</i> , <i>Cerastoderma praepli-</i> <i>catum</i> , <i>C. inopinatum</i> , <i>C. obsoletum ruthenicum</i>	Глубоководные фаши с <i>Abra reflexa</i> , ред- кими <i>Maetra eichwaldi</i>	

Таблица 2

Схема корреляции отложений сарматского яруса Восточного и Центрального Паратетиса

Ярус	Подъярус	Восточный Паратетис	Центральный Паратетис	
Сарматский	Херсонский (верхнесарматский)	Митридатский горизонт	Паннон (зона А)	
		Катерлезский горизонт		
	Ростовский горизонт	Сармат s.str. ¹		
	Днепропетровско- васильевский горизонт		Зона обеднения	
	Новомосковский горизонт			
	Збручский горизонт		Мактровые слои	
	Вольнский (нижнесармат- ский)		Кужорский горизонт	Эрвилиевые слои
				Моренштерниевые слои

podolica и редких *Solen*. Позже широкое распространение получают специфичные для верхнего сармата виды – *M.(S.) caspia*, *M.(S.) bulgarica*, *M.(S.) balcica* и др., а *M.(S.) podolica* вымирает. В самом конце сармата исчезает морская фауна, широкое развитие получают пресноводные отложения, а в некоторых регионах формируются мшанковые биогермные постройки. Херсонский подъярус обычно подразделялся на два горизонта. Проведенные исследования показали, что вышележащие биогермные образования Керченского и Таманского полуостровов и Западного Предкавказья и возможные их аналоги среди пресноводных и континентальных отложений также следует относить к херсонскому подъярусу, выделив их в качестве самостоятельного – митридатского горизонта.

Е. Кожумджиева (Kojumdgieva, 1971) предложила принять единые наименования горизонтов сарматского яруса для всей территории его распространения. Однако большинство этих названий не является правильным. Так, названия "вольнский", "бессарабский" и "херсонский" были уже использованы для подъярусов сарматского яруса. Поэтому во избежание путаницы употреблять их для горизонтов нельзя (см. статью 5 правил стратиграфической номенклатуры "Стратиграфическая классификация, терминология и номенклатура", 1965).

¹ В настоящее время принято компромиссное решение об употреблении для Центрального Паратетиса "сармата sensu stricto" (в понимании Зюсса), а для Восточного Паратетиса – "сармата sensu lato", т.е. сармата в понимании Барбота де Марни (см. Chronostratigraphie und Neostatotypen, 1974, S. 19–21).

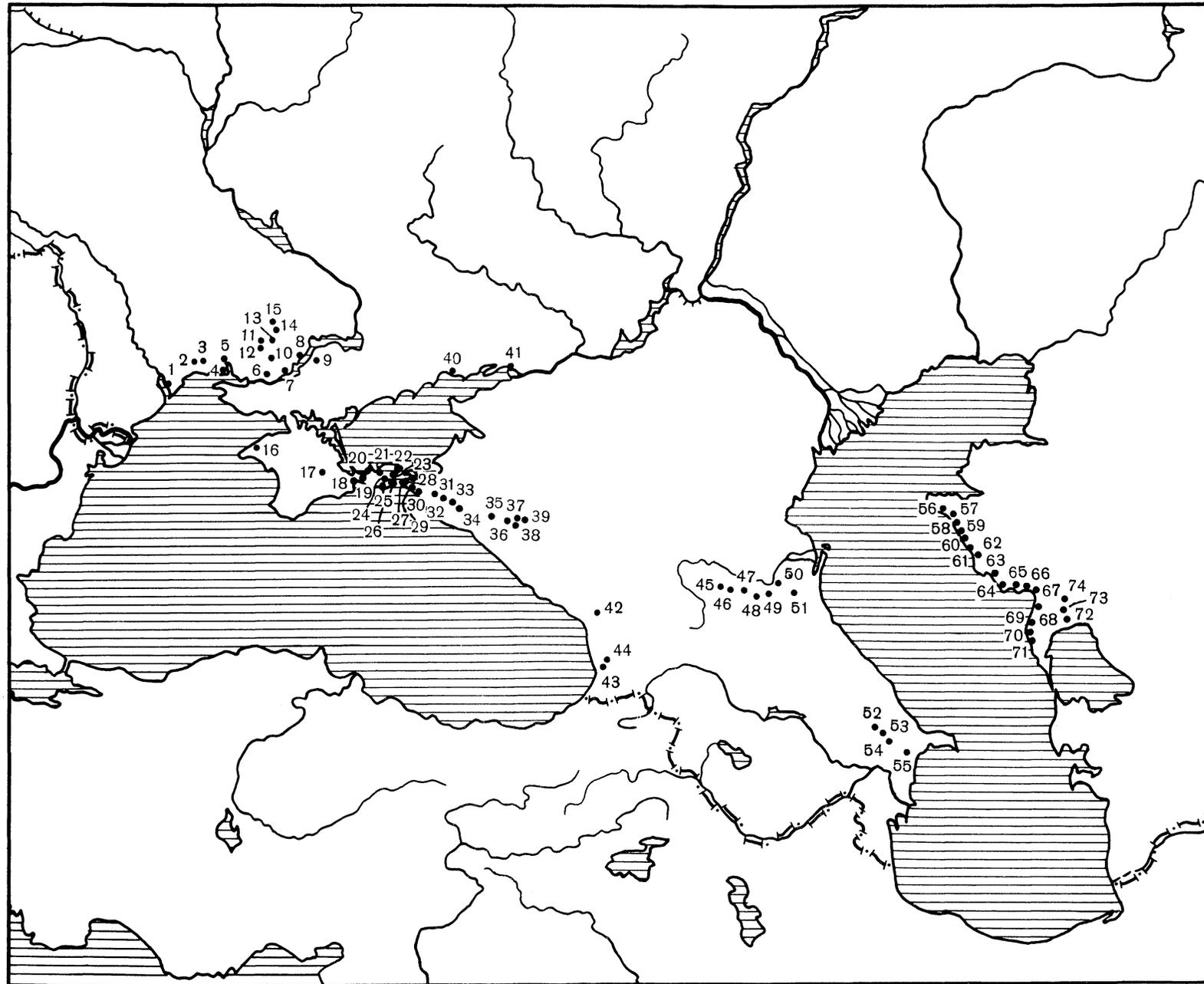


Рис. 8. Карта местонахождений мезолитической фауны

1-15 - Украинская ССР, Причерноморская низменность: 1 - с. Николаевка (бывш. Калагдея), восточный берег Днестровского лимана, 2 - с. Тишковка, западный берег Тилигульского лимана, 3 - с. Коблево, восточный берег того же лимана, 4 - села Старая и Новая Богдановка, западный берег Бугского лимана, 5 - с. Варваровка, там же, 6 - с. Никольское, левый берег р. Ингулец, 7 - с. Козацкое, правый берег р. Днепр, 8 - г. Берислав, западный берег Каховского водохранилища, 9 - с. Б. Лепетиха (сборы Л.С. Белокрыса), 10 - с. Калининское, левый берег р. Ингулец, 11 - с. Березнеговатое, правый берег р. Висунь, 12 - села Березнеговатое и Семеновка, левый берег р. Висунь, 13 - хут. Новороссийский, балка Белая Криница, 14 - с. Шестерня (сборы Л.С. Белокрыса), 15 - г. Ингулец (сборы Л.С. Белокрыса), 16-17 - Украинская ССР, Западный и Степной Крым: 16 - к северо-востоку от г. Черноморска (бывш. Акмечеть), 17 - с. Секизек. 18-26 - Украинская ССР, Крым, Керченский п-ов: 18 - с. Каменское (бывш. Акманай), 19 - мыс Красный Кут, урочище Насыр, с. Заводское (бывш. Красный Кут), 20 - с. Семеновка (бывш. Китень), 21 - с. Золотое (бывш. Чегене), 22 - между портом Крым и г. Керчь, 23 - пос. Аршинцево (бывш. Ст. Карантин), 24 - южный берег Чурубашского озера, 25 - с. Заветное (бывш. Яныш-Такыл), 26 - там же, южный берег Тобечикского озера. 27-39 - Краснодарский край; 27-30 Таманский п-ов: 27 - мыс Верблюд у основания косы Тузла, 28 - г. Тамань, 29 - мыс Панагия, 30 - мыс Железный Рог, 31 - станицы Гостогоаевская и Гладковская, 32 - с. Молдаванское, 33 - р. Неберджай у г. Крымска и каменоломни Саук-дере, 34 - хут. Шептальский, 35 - р. Шебш у станицы Григорьевской, 36 - р. Алчас у с. Кутаис, 37 - р. Цице у шоссе Кутаис-Кабардинская, 38 - станица Кабардинская, 39 - р. Пшиш у станицы Тверской. 40, 41 - Ростовская область: 40 - с. Широкино, 41 - г. Ростов. 42-44 - Грузинская ССР: 42 - р. Галидзга у сел. Гупи, 43 - селения Вакэ и Зедубани, 44 - сел. Чечхати. 45-49 - Чечено-Ингушская АССР: 45 - р. Фортанга у сел. Бомут, 46 - берега рек Сунжа и Гойта у сел. Черноречье, 47 - р. Аргун у сел. Чечен-аул, 48 - р. Гумс между селениями Ялхой-мохк и Ахкинчу-барзой, 49 - р. Аксай у сел. Мескеты. 50, 51 - Дагестанская АССР: 50 - р. Яржк-су у сел. Ново-Лакское, 51 - р. Сулак у сел. Бовтугай. 52-55 - Азербайджанская ССР: 52 - р. Аджидара к югу от сел. Сунди, 53 - сел. Маразы; 54 - восточнее сел. Маразы, 55 - к югу от пос. Дженги. 56-74 - Западный Казахстан, побережье Каспийского моря: 56 - мыс Урдюк, южнее г. Форт-Шевченко, 57 - кол. Шумрау, 58 - к востоку от пос. Саура, 59 - севернее мыса Сагындык, 60 - севернее мыса Сегенды, 61 - мыс Карманда, 62 - мыс Меловой, 63 - пос. Ералиево, 64 - между мысами Жиланды и Ракушечный, 65 - мыс Токмак, 66 - севернее пос. Фетисова (сборы Ю.Г. Чельцова), 67 - могила Какбакты (сборы Ю.Г. Чельцова), 68 - южнее косы Ада, 69 - окрестности кладбища Тамды, 70 - могила Косаши (сборы Ю.Г. Чельцова), 71 - к югу от мыса Сынгырли, 72 - бугор Карынжарык (сборы Ю.Г. Чельцова), 73 - урочище Бестортколь и севернее его (сборы Ю.Г. Чельцова), 74 - бугор Наувар-будак (сборы Ю.Г. Чельцова)

Приоритет в названиях верхнего горизонта волынского подъяруса и горизонтов бессарабского подъяруса принадлежит В.Я. Дидковскому (1964). Поэтому в принятой нами стратиграфической схеме употребляются следующие названия горизонтов: для нижнего подъяруса – кужорский и збручский, для среднего – новомосковский и днепропетровско-васильевский, для верхнего – ростовский, катерлезский и митридатский.

Стратотипы горизонтов авторами не были установлены, поэтому для них предлагаются лектостратотипы. Так как каждый горизонт представлен различными фациями, лектостратотипы выбирались из местонахождений или районов, указанных авторами в области развития мелководных фаций. Последние изучены гораздо лучше и имеют наиболее четкую фаунистическую характеристику. При этом предпочитались разрезы, расположенные в стратотипической области развития сарматского яруса.

Подъярусы, которые соответствуют отдельным этапам развития бассейна, тесно связаны друг с другом, так что отложения сарматского яруса отвечают определенному этапу геологического развития обширной области Паратетиса, хотя в меньшей его части (западной) изменения характера бассейна и превращение его в солоноватоводный произошли раньше – в середине среднего сармата.

Корреляция стратиграфических схем сармата Центрального и Восточного Паратетиса вызывает определенные затруднения и проводится авторами по-разному (Sagatovici, 1968; Kojumdziewa, 1971; Švagrovský, 1971; Senes in Papp, Paramonova, Marinescu, 1974, S. 39). По-видимому, наиболее правильна корреляция Е. Кожумжиевой. В ее схеме, как указывалось, следует лишь изменить названия горизонтов (табл. 2). Корреляция неогеновых регионов Центрального и Восточного Паратетиса приведена в статье Л.А. Невеской с соавторами (1975). Сарматский ярус чаще всего сопоставлялся с частью нижних горизонтов мессинского яруса Средиземноморской области (Stevanovič, 1960; Winkler-Hermaden, 1960; Papp, 1960).

МЭОТИЧЕСКИЙ ЭТАП

Положение мэотического яруса в стратиграфической схеме также до сих пор служит предметом обсуждения, особенно усилившегося в последнее время. По этому поводу существуют две точки зрения. Первая заключается в том, что мэотический ярус относится к верхнему миоцену, а мэотический век рассматривается как конечный этап миоценового цикла развития фауны средиземноморского типа, тогда как для плиоцена считают характерной фауну совершенно другого – “каспийского” типа. Сторонники другой точки зрения полагают, что мэотический ярус следует относить к нижнему плиоцену. Они основывают свое мнение на том, что между сарматом и мэотисом имеется значительный перерыв, а литологически и фаунистически мэотис имеет больше общего с понтон, чем с сарматом (литературу по этому вопросу см.: Невеская, 1969; Neveskaja, Пјина, 1969; Рошка, 1973).

Как уже было сказано выше, к концу сармата в сильно опресненном водоеме моллюски морского происхождения, включая и представителей многочисленных позднесарматских видов рода *Mastra*, полностью вымирают. Из фораминифер остаются немногие эвригалинные, а среди остракод – пресноводные и солоноватоводные формы.

В отдельных мелководных районах развивались мшанковые биогермы, в которых моллюски почти повсеместно отсутствовали. Находки их отмечены В.Г. Куличенко (1971а,б, 1972) только в одном месте – в скважине у пос. Багерова на Керченском полуострове.

Следует заметить, что, как правило, моллюски в этих биогермах находятся не в самом теле биогерма, а в шестоватой коре выветривания, заполняющей в нем углубления и гнезда (к западу и востоку от уроч. Насыр, у мыса Красный Кут, с. Золотое и т.д.). Эта кора, по всей вероятности, соответствует от-

ложениям верхней части нижнего мэотиса. В то же время моллюски, найденные В.Г. Куличенко, характерны для сообщества, которое было связано не с корой выветривания мшанковых биогермов, а жило на ракушечно-детритовых или илесто-ракушечных грунтах раннемэотического моря.

При развитии раннемэотической трансгрессии мшанковые биогермы были погребены под илстыми и илесто-известняковыми осадками (Благоволлин, 1962). Лишь местами (на Таманском полуострове) среди глинистых низов нижнего мэотиса наблюдаются желваки мшанковых известняков. В этих глинах фауна очень бедная: из моллюсков – *Abra tellinoides* (Sinz.), *Hydrobia micra* Stekl., редкие *Mytilaster incrassatus* (Orb.), встречаются очень мелкие *Valvata* sp., из фораминифер – многочисленные *Streblus beccarii* (L.), редкие *Quinqueloculina* ex gr. *consobrina* (Orb.) и некоторые эльфидииды (Богданович, 1969), среди остракод увеличивается число представителей *Leptocythere* (Сузин, 1956; Шнейдер, 1971, 1973), исчезают пресноводные формы (Сузин, 1956).

Эти слои с бедной морской фауной, по-видимому, отвечают самому раннему этапу раннемэотической трансгрессии. В более северных районах им, вероятно, соответствуют пресноводные и солоноватоводные отложения. Пресноводно-солоноватоводные фации особенно широко развиты в западной части бассейна (Болгария, Румыния, Молдавия, Южная Украина), которая была захвачена морской трансгрессией несколько позже. Так, в Дакийской части бассейна (Румыния) отложения с морской фауной (*Dosinia* и др.) соответствуют верхней части нижнего мэотиса, т.е. трансгрессия проявилась здесь со значительным опозданием. Залегающие под дозиниевыми слоями солоноватоводные песчано-глинистые отложения с килеватыми конгериями, *Turricaspia* и др. безусловно должны относиться к низам нижнего мэотиса.

Однако представляется не вполне правильным отнесение к нижнему мэотису всей толщи солоноватоводно-пресноводных отложений с *Congeria*, *Unio*, представителями семейства Hydrobiidae, *Theodoxus*, *Planorbis* и др., лежащих выше слоев с *Mastra* (*Sarmatimastra*) *caspia* (Motaş, 1962; Pană, 1963, 1964, 1966; Macarovici, Marinescu, Motaş, 1965, 1966; Hanganu, 1966; Bombita, Ghenea, Marinescu, 1968; Grăf, Pană, Fesci, 1971; Motaş, Păraianopol, 1972). Скорее всего, нижняя часть олтенского горизонта, который И. Моташ и И. Пăраіанопол (Motaş, Păraianopol, 1972) включают в нижний подъярус мэотиса, и нижняя часть житийских слоев И. Андрееску (Andreescu, 1973а), частично или полностью относимых им к нижнему мэотису, должны относиться к верхнему сармату. Мэотис в центральной части бассейна следует начинать с дозиниевых слоев багерского горизонта, которые фациально замещаются в Болгарии, Румынии, местами в Молдавии и на Юго-Западной Украине солоноватоводными и пресноводными отложениями. В.Х.Рошка (1973) дозиниевые морские слои Северо-Западного Причерноморья выделяет в качестве бузауского горизонта, считая, что его объем значительно меньше багерского горизонта восточной части бассейна.

Морские отложения раннемэотического бассейна отмечаются на обширной территории от Югославии на западе до Мангышлака на востоке и от района Кривого Рога на севере до Закавказья на юге. Местонахождения фауны моллюсков указаны на рис. 8.

Очертания раннемэотического бассейна были довольно сложными (см. рис. 23). На западе глубоко вдавался в сушу Дакийский залив, располагавшийся в основном на нынешней территории Северной Болгарии и Южной Румынии приблизительно вдоль долины Дуная. Центральная часть бассейна была разрезана Кавказским и Крымско-Добруджинским полуостровами на северную и южную части. Северная, или таврическая, часть соединялась с западной частью (Дакийским заливом) через Одесский пролив, а с восточной, или каспийской, частью бассейна – через Ставропольский пролив и образовывала три залива: Борисфенский, Танаисский и Кубанский. Южная, или эвксинская, часть с северной соединялась Еникальским проливом.

В.П. Колесников (1940а) считал, что южная часть Крыма представляла собой отдельный остров (или группу островов) и отделялась от Добруджинско-

го полуострова широкой полосой моря (см. также Gillet, 1961, карта на стр. 234). В.Х.Рошка (1973) на основании резкого обеднения состава морских элементов в нижнемэотических отложениях западнее Южного Буга считает, что южная часть Крыма в раннем эоценозе была соединена с Добруджей, так что Дакийский залив был отделен от эвксинской части бассейна Крымско-Добруджинским полуостровом.

Что касается восточной, или каспийской, части эоценового бассейна, то в ее пределах отмечалось наличие трех заливов: Терского, Куринского и Устьюртского.

Фауна моллюсков раннемэотического бассейна была достаточно разнообразна: из двустворчатых моллюсков массовое развитие получили *Mytilaster in-crassatus* (Orb.), *Loripes pseudoniveus* (Andrus.), *Cerastoderma (Cerastoderma) arcella mithridatis* (Andrus.), *Dosinia maeutica* Andrus., *Paphia abichi* (Andrus.), *P. curta* (Andrus.), *Abra tellinoides* (Sinz.), *Ervilia pusilla minuta* Sinz., а среди гастропод – *Cerithium comperei* Orb., *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Sinz.), *Gibbula maeutica* (Andrus.), *Bittium reticulatum* (Costa), *B. acutum* Osaul., *Rissoa subinflata* (Andrus.), *Alvania pseudalvania* (Andrus.), *Mohrensternia nasyrica* sp. nov., *M. carinata* (Andrus.), режа *Hydrobia micra* Stekl., *H. ventrosa* (Mtg.), *Odotostomia insculpta* (Mtg.). Солоноватоводные формы (*Congerina*, *Caspiohydrobia*, *Pseudamnicola* и др.) встречаются, как правило, в виде немногочисленных экземпляров вместе с морской фауной.

Фораминиферы представлены видами *Quinqueloculina seminulum maeutica* Gerke, *Q. consobrina* Orb., *Q. pseudocuneata* Gerke, *Q. gracilis* Karrer, *Q. bogatschovi* Bogd., *Q. ? fragilis* Bogd., *Articulina arcuata* Bogd., *A. tenella maeutica* Bogd., *Nodobaculariella? obscura* Bogd., *Hauerina subbotinae* Bogd. et Bud., *H. fulgida* Bogd., *Spirolina poroshini* Bogd. и др. (Богданович, 1965, 1969), а среди остракод встречены виды родов *Leptocythere*, *Loxoconcha* и *Xestoleberis*, а также *Cyprideis littoralis* Brady и др. (Шнейдер, 1949, 1971, 1973; Сузин, 1956; Ильнишкая, 1970).

В целом фаунистический комплекс носит характер морского обедненного. Наиболее разнообразная фауна была на чисто ракушечных грунтах и заиленных ракушечниках в мелководных районах центральной и восточной частей моря, а также в Борисфенском, Танаисском, Кубанском, Устьюртском и других заливах (рис. 9). По всей вероятности, здесь (восточная часть Южной Украины, Западное Предкавказье, Закавказье, западное побережье Мангышлака), а также в области больших глубин и развития илистых грунтов (Еникальский пролив – Керченский и Таманский полуострова) была наибольшая соленость.

В тех районах моря, которые испытывали сильное влияние речного стока, т.е. в западной части (Дакийский залив – Румыния, Болгария, Молдавия, западная часть Южной Украины), разнообразие морской фауны значительно меньше и отмечается присутствие солоноватоводных и пресноводных форм.

Распределение грунтов в раннемэотическом бассейне было достаточно пестрым (рис. 10). В районах наибольших глубин господствовали илистые грунты. Отложения, им соответствующие, по-видимому, в основном скрыты под покровом новейших осадков на дне открытой части Черного моря и только частично выходят на сушу в области бывшего Еникальского пролива (Таманский полуостров), где в разрезе эоценоза преобладают глины с отдельными мало-мощными прослойками раковинного детрита и целых раковин (рис. 11). В них преобладают *Abra tellinoides* (Sinz.), *Mytilaster incrassatus* (Orb.), *Paphia abichi* (Andrus.), *Ervilia pusilla minuta* Sinz., *Cerastoderma (Cerastoderma) arcella mithridatus* (Andrus.). Гастроподы в этих отложениях встречаются очень редко. Чаще других попадаются *Hydrobia micra* Stekl., из единичных – *Bittium acutum* Osaul., *B. reticulatum* (Costa), *Rissoa subinflata* (Andrus.), *Mohrensternia carinata* (Andrus.), *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Sinz.) и др. (рис. 9, 12, 13). Более или менее глубоководные глины и алевролиты с прослойками песчаников и мергелей вскрываются скважинами в области Западно-Кубанского прогиба (Гроссгейм, 1959а). Что касается глин с прослойками доломитов Апшеронского полуострова и Кабристана (Куринский залив), которые В.П. Колесников (1940а)

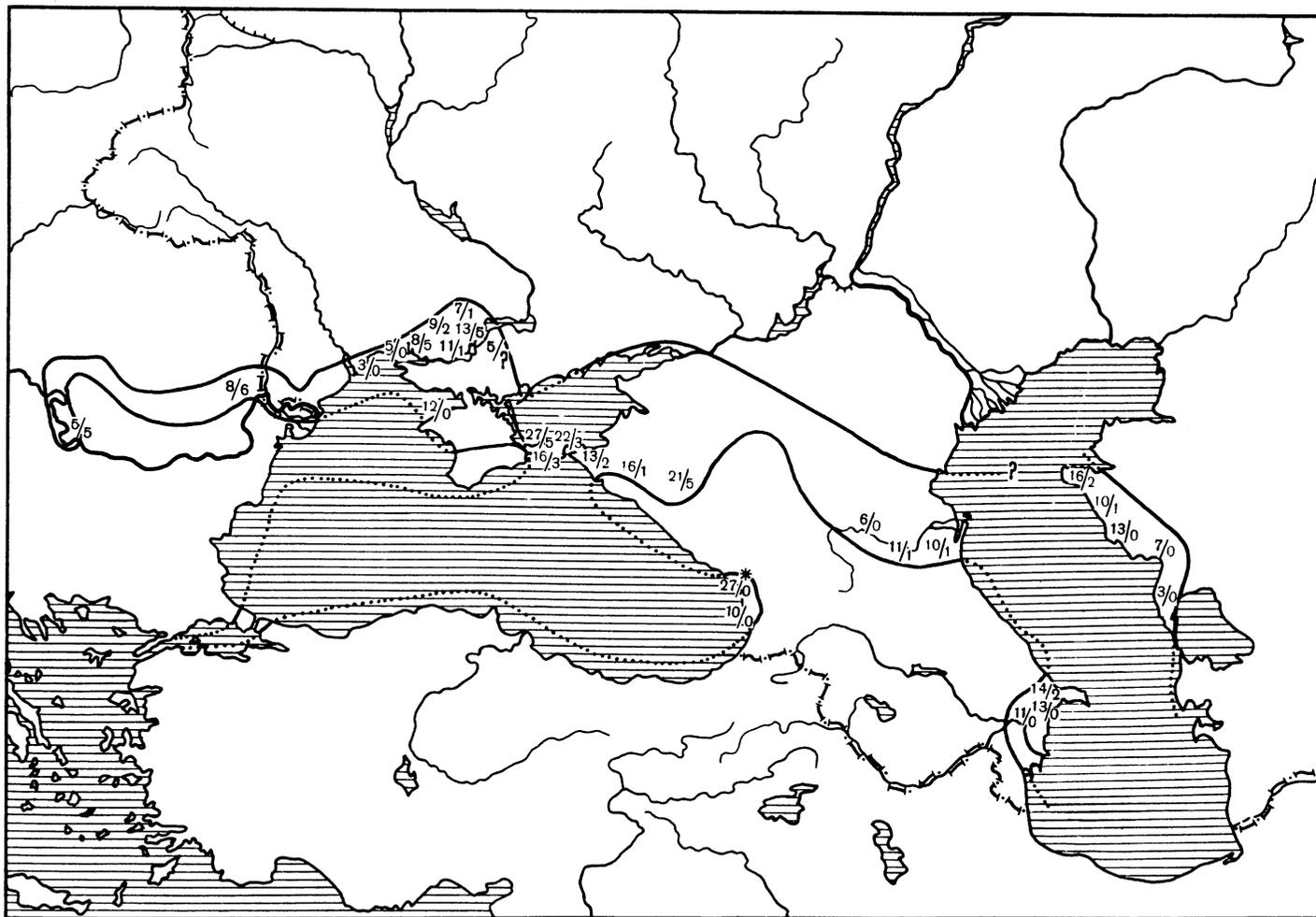


Рис. 9. Число видов моллюсков на различных участках ранне-мэотического бассейна

В числителе указаны морские виды, в знаменателе – солонатоводные; звездочкой отмечено место находки наиболее полигалинных видов

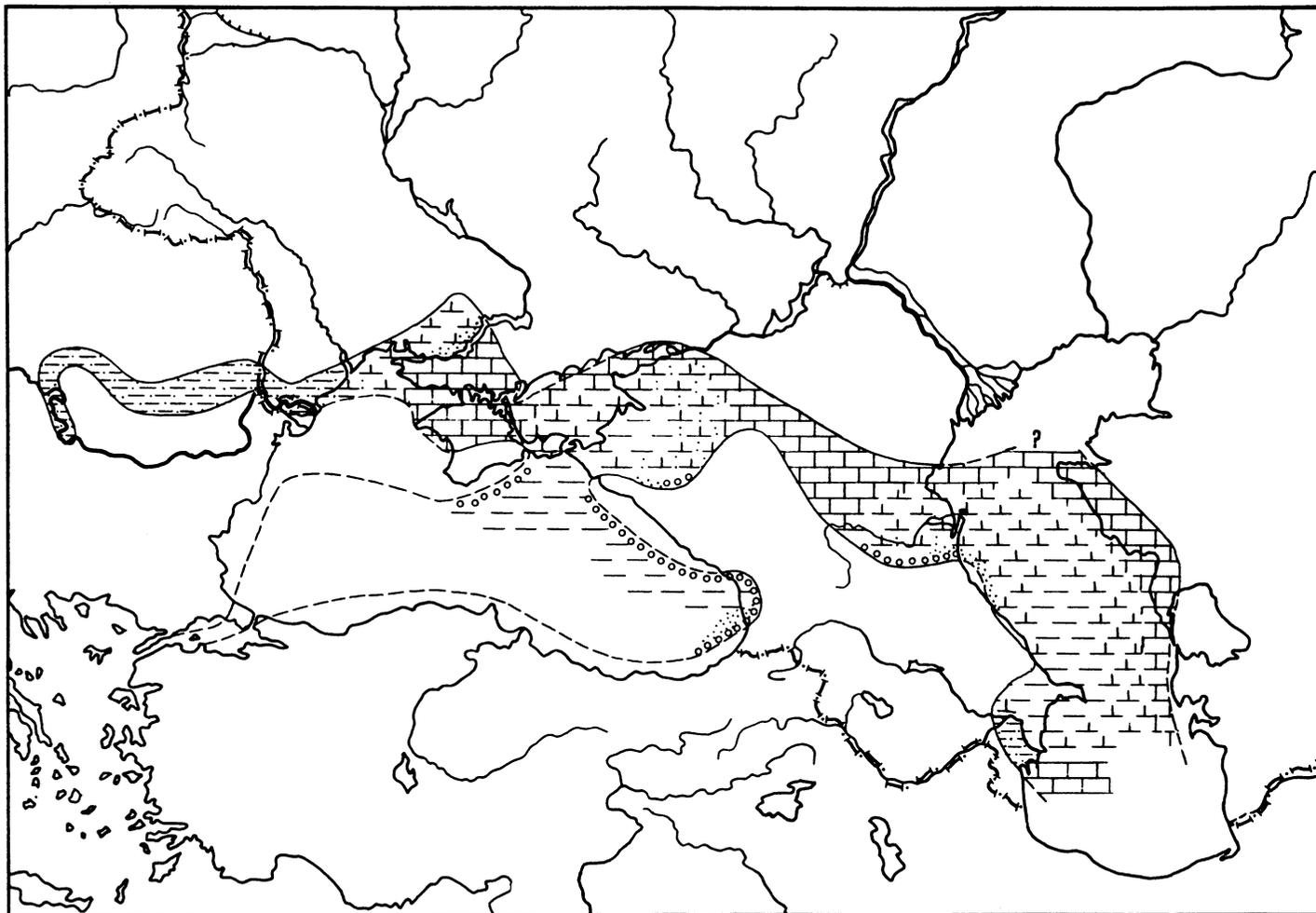


Рис. 10. Распределение отложений в раннемезозическом бассейне

Обозначения см. на рис. 2

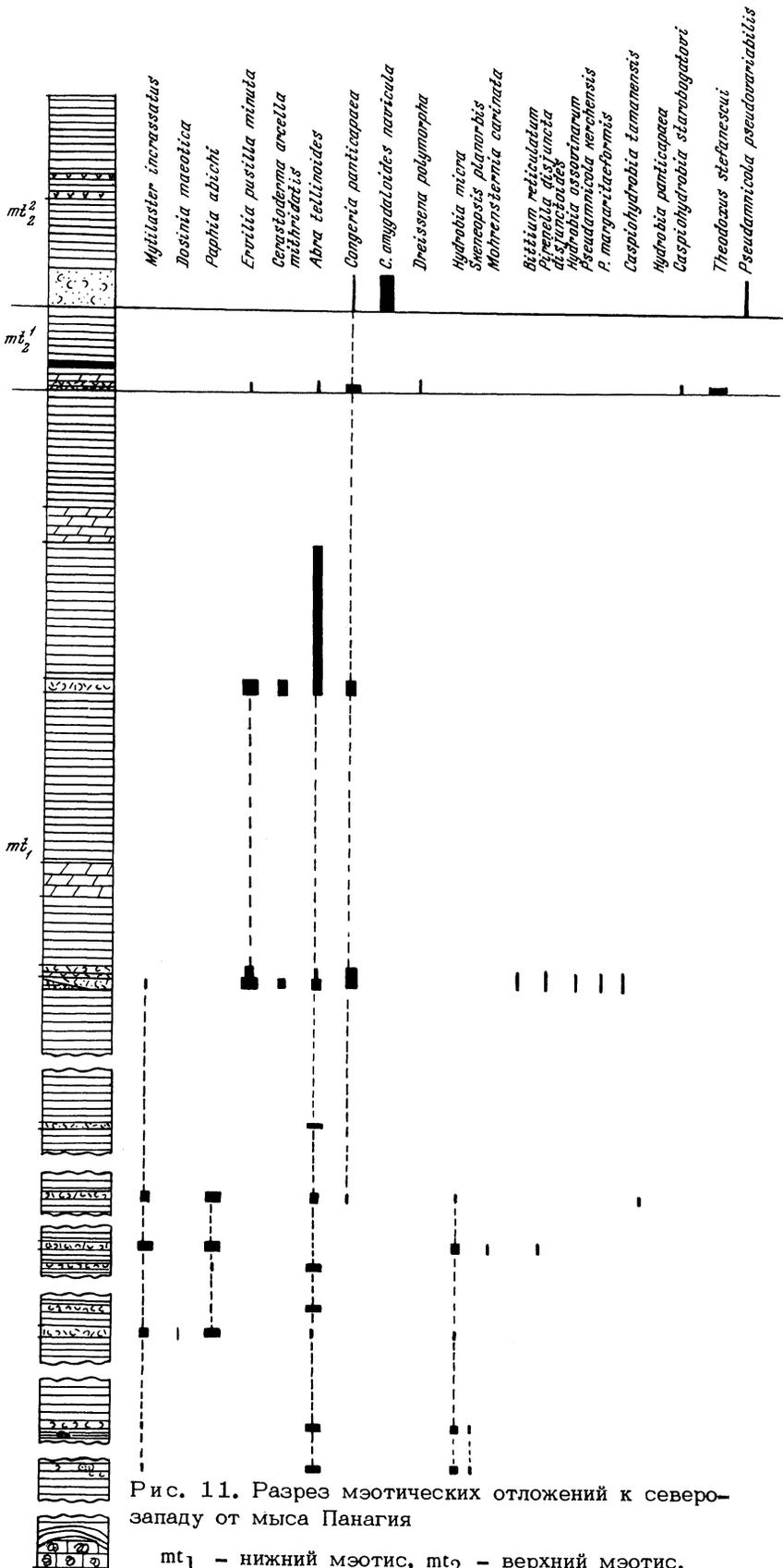


Рис. 11. Разрез мэотических отложений к северо-западу от мыса Панагия

mt₁ - нижний мэотис, mt₂ - верхний мэотис.
 Остальные обозначения см. на рис. 3

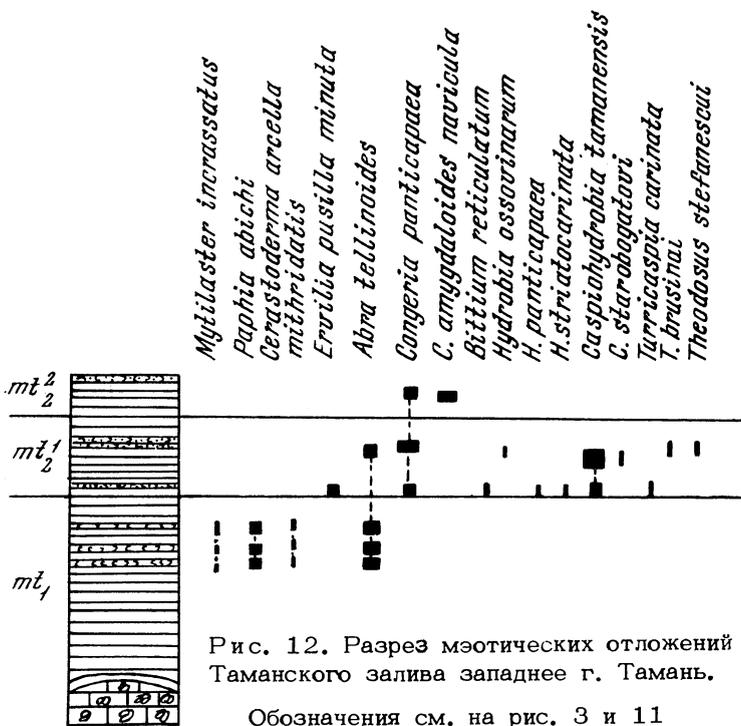


Рис. 12. Разрез мэотических отложений Таманского залива западнее г. Тамань.

Обозначения см. на рис. 3 и 11

считал мэотическими, то из-за недостаточности доказательств их мэотического возраста мы оставляем этот вопрос открытым.

Во всех других районах распространения нижнемэотических отложений не отмечается преимущественного развития глин (рис. 10).

В Дакийском заливе, захватывавшем частично Молдавию, Румынию, восток Югославии и северо-запад Болгарии, нижнемэотические отложения представлены чередованием песков, песчаников, глинистых песков, песчаных глин, мергелей, иногда с прослоями конгломератов. В нижних горизонтах этой пачки в Румынии и Болгарии — смесь солоноватоводных (*Congeria*), пресноводных (*Unio*, *Theodosus*) и наземных (*Helix*) форм, а затем слои с морской фауной (*Dosinia*, *Ervilia*, *Abra* и др.) чередуются со слоями, содержащими солоноватоводные и пресноводные формы. На Украине (включая Западный Крым), на территории бывшего Борисфенского залива и прилегающего открытого мелководья, мэотис представлен в основном известняками, которые к западу сменяются переслаиванием песчаных известняков, глин и глинистых песков (Ткаченко-Тульчинская, 1972). В нижнемэотических отложениях здесь преобладают *Dosinia*, *Paphia abichi* (Andrus.), *P. curta* (Andrus.), *Mytilaster*, *Cerastoderma* (*Cerastoderma*) *arcella mithridatis* (Andrus.), *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Sinz.), *Cerithium comperi* Orb., *Bittium acutum* Osaul. и другие морские виды. Из остракод встречены *Cyprideis littoralis* Brady, *Trachyleberis* sp., *Xestoleberis maeotica* Liv., *X. armavirensis* Suz., *X. goretskii* Gol., *Leptocythere maeotica* Liv., *L. crebra* Suz. и др. (Шнейдер, 1949, 1971; Сузин, 1956). В некоторых местонахождениях (севернее г. Черноморска на Тарханкутском полуострове, с. Никольское на левом берегу р. Ингулец, г. Берислав на западном берегу Каховского водохранилища) намечаются два слоя в пачке нижнемэотических известняков: нижний — с *Dosinia*, *Paphia abichi* (Andrus.) и массой *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Sinz.), реже *Rissoa subinflata* Andrus. и верхний — с *Loripes*, *Paphia curta* (Andrus.), *Cerithium striatulum* Karl., *C. comperi melanieforme* Karl., *Bittium acutum* Osaul. и реже *Pirenella disjuncta disjunctoides*. Эти слои, по-видимому, не являются самостоятельными стратиграфическими подразделениями, а представляют лишь фации (рис. 14).

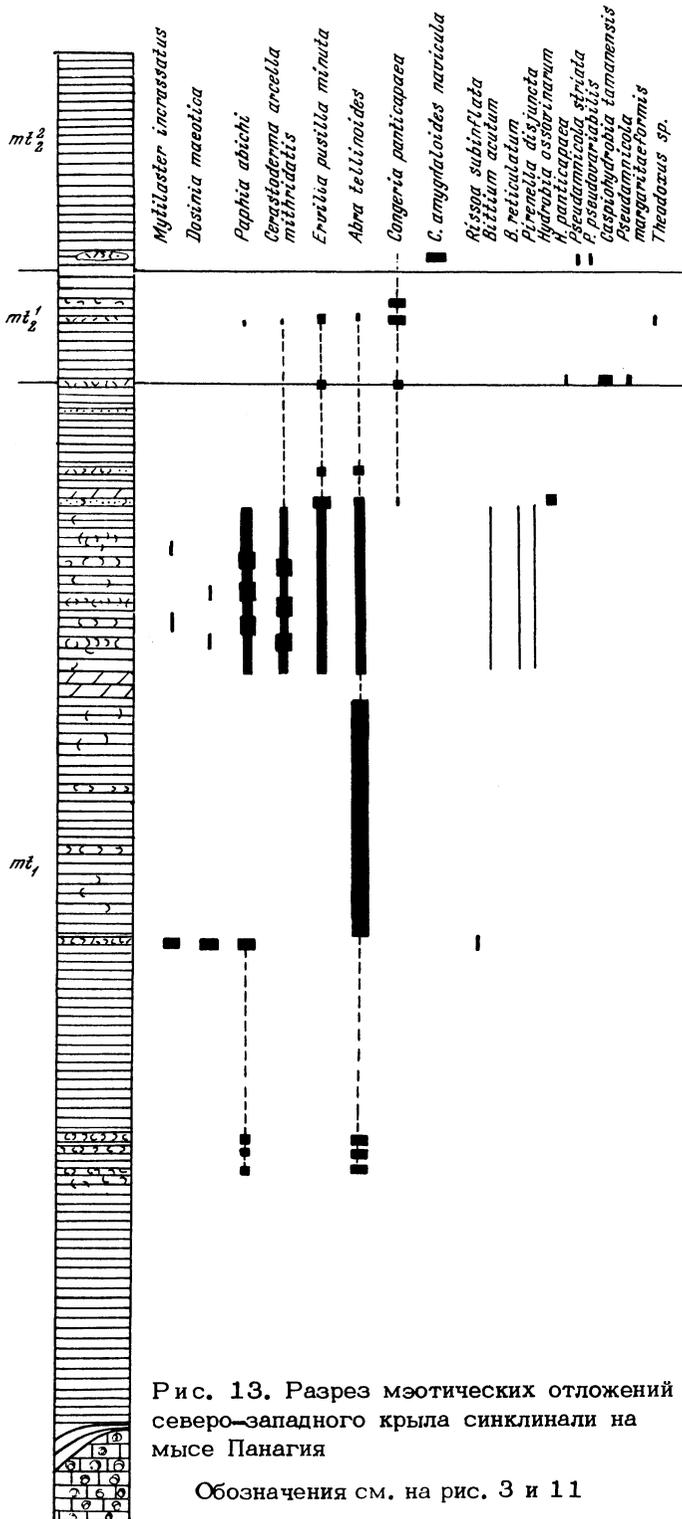


Рис. 13. Разрез мэотических отложений северо-западного крыла синклинали на мысе Панагия

Обозначения см. на рис. 3 и 11

Рис. 14. Разрез мэотических отложений левого берега р. Ингулец у с. Никольское.

Обозначения см. на рис. 3 и 11

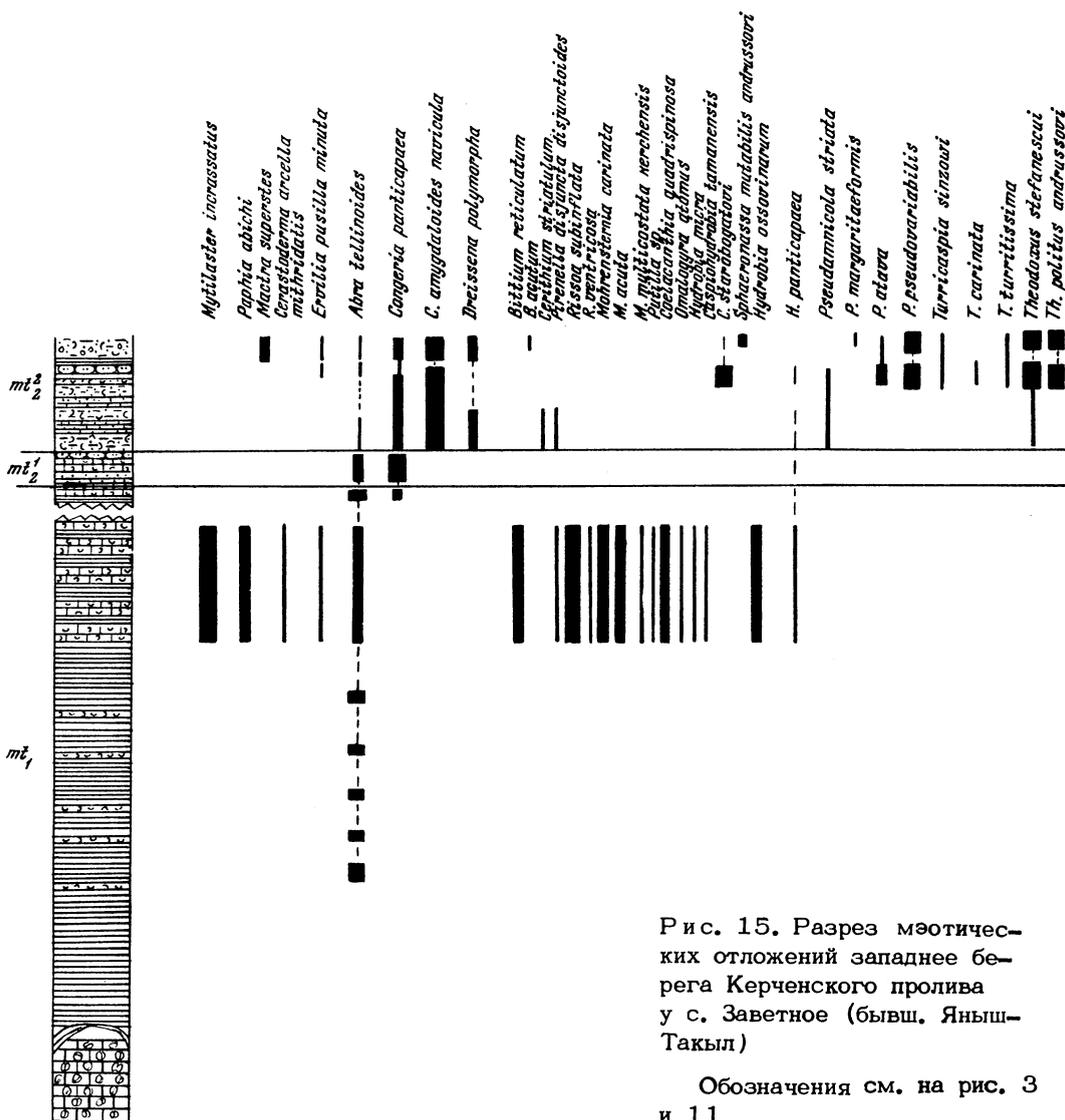
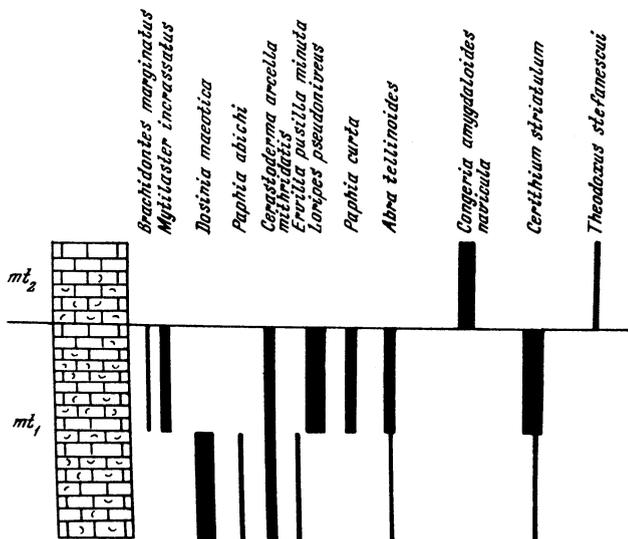


Рис. 15. Разрез мэотических отложений западнее берега Керченского пролива у с. Заветное (бывш. Яныш-Такыл)

Обозначения см. на рис. 3 и 11

На Керченском полуострове (в западной части Еникальского пролива) нижняя часть мзотиса (багеровский горизонт) представлена переслаиванием глин и детритовых известняков-ракушечников, причем большей частью преобладают известняки, реже доля глинистых прослоев возрастает (с. Заветное - рис. 15, м. Красный Кут - рис. 18). Преобладают следующие виды: *Mytilaster incrassatus* (Orb.), *Paphia abichi* (Andrus.), *Dosinia maeotica* Andrus., *Abra tellinoides* (Sinz.), *Ervilia pusilla minuta* Sinz., *Cerastoderma arcella mithridatis* (Andrus.), *Sphenia anatina cimmerica*, *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Sinz.), *Rissoa subinflata* (Andrus.), *Mohrensternia carinata* (Andrus.), иногда *Hydrobia micra* Stekl., *Mohrensternia multicostata kerchensis* subsp. nov., *M. acuta* sp. nov., *Bittium reticulatum* (Costa) (рис. 15-19). Из остракод преобладают *Leptocythere maeotica* Liv. и *Cyprideis littoralis* Brady, часто встречаются *Xestoleberis maeotica* Liv., *X. armavirensis* Suz., *Loxoconcha rimopora* Suz., *Trachyleberis* sp., реже находятся другие виды: *Loxoconcha trapeceoida* Vorosh., *L. ex gr. djafarovi* Schneid., *Xestoleberis ex gr. alizadei* Vorosh. Снизу вверх происходит обеднение морскими элементами: раньше всех исчезают *Mytilaster*, *Alvania pseudalvania* (Andrus.), *Mohrensternia nasyrica* sp. nov., *Gibbula maeotica* (Andrus.), а последними остаются *Abra*, редкие *Cerastoderma arcella* (Duj.), мелкие *Dosinia*, сглаженные формы *Pirenella disjuncta disjunctoides*, иногда *Rissoa subinflata*, *Littorina praepontica* Andrus. и др. Одновременно появляются первые редкие представители *Congeria*: *C. panticae* Andrus., а также *Hydrobia panticae* Andrus., *H. ossovinarum* Andrus., *Turricaspi* *carinata* (Andrus.).

Здесь же, на Керченском полуострове, в ряде мест (к западу и востоку от уроч. Насыр, м. Красный Кут, с. Золотое) нижнемзотические отложения представлены шестоватой корой мшанковых биогермов. Для этой своеобразной фации были характерны следующие виды гастропод, обычно известные из других осадков только в виде единичных находок: *Alvania pseudalvania*, *Gibbula maeotica*, *Mohrensternia nasyrica*, *Hydrobia ventrosa* (Mtg.), *Odostomia insculpta* (Mtg.), *Putilla* sp. и др. В большом числе в этой фации встречается такой распространенный в раннем мзотисе вид, как *Cerithium comperei* Orb., представленный подвидом *maeotica* Karl. Из двустворчатых моллюсков характерной для этой фации формой является *Sphenia anatina cimmerica* (Andrus.), встречаются *Mytilaster incrassatus* (Orb.), *Paphia abichi* (Andrus.), *Dosinia maeotica* Andrus. и др.

В районе бывшего Кубанского залива (южнее р. Кубань) распространены более мелководные отложения, чем севернее, в Западно-Кубанском прогибе. Это, главным образом, известняки-ракушечники, песчаники и пески с *Mytilaster*, *Dosinia*, *Paphia abichi* (Andrus.), *Bittium reticulatum* (Costa), *B. acutum* Osaul., *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Sinz.), *Rissoa subinflata* (Andrus.), *Mohrensternia carinata* (Andrus.) и другими формами. Из остракод обычны *Cyprideis littoralis* Brady и *Leptocythere maeotica* Liv.

В Грузии (р. Галидзга, р. Геджири, с. Вакэ и др.) мзотические отложения представлены конгломератами, песчаниками и глинами, часто песчанистыми и с прослоями мергелей, галечников и конгломератов. Встречаются детритовые прослои и изредка ракушечные. К нижней части разреза (багеровскому горизонту) приурочены *Abra tellinoides* (Sinz.), *Mytilaster incrassatus* (Orb.), *Ervilia*, *Cerastoderma arcella mithridatis* (Andrus.), *Loripes pseudoniveus* (Andrus.), *Paphia abichi* (Andrus.), *Bittium reticulatum* (Costa), *Rissoa subinflata* (Andrus.), *R. subangulata* (Andrus.), *Hydrobia ventrosa* (Mtg.), реже *Mohrensternia nasyrica* sp. nov., *Alvania pseudalvania* (Andrus.), *Cerithium comperei* Orb., *Littorina praepontica* Andrus. и др.

В районе бывшего Рионского залива (Абхазия, окрестности г. Ткварчели и с. Гули на р. Галидзге) в нижнемзотических отложениях над слоями с обычными уже перечисленными раннемзотическими моллюсками лежит глинисто-алевритовая пачка (рис. 20), в которой, наряду с *Dosinia*, *Ervilia*, *Mytilaster*, *Paphia abichi*, *Loripes*, *Bittium reticulatum* и некоторыми другими, были найдены многочисленные полигалинные морские гастроподы: *Alvania montagui* Payr., *Rissoa ventricosa* Desm., *Polinices catena helicina* (Broc.), а также *Gibberula philippii* (Monterst.), *Tornus aff. orthezensis* Cossm. et Peyr. и др.

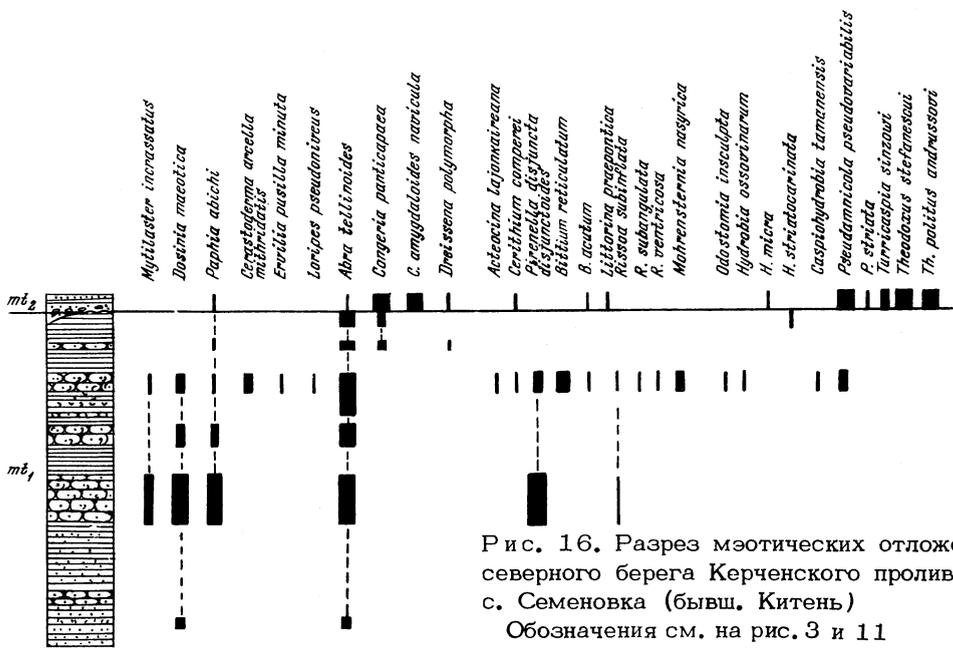


Рис. 16. Разрез мэотических отложений северного берега Керченского пролива у с. Семеновка (бывш. Китень)
 Обозначения см. на рис. 3 и 11

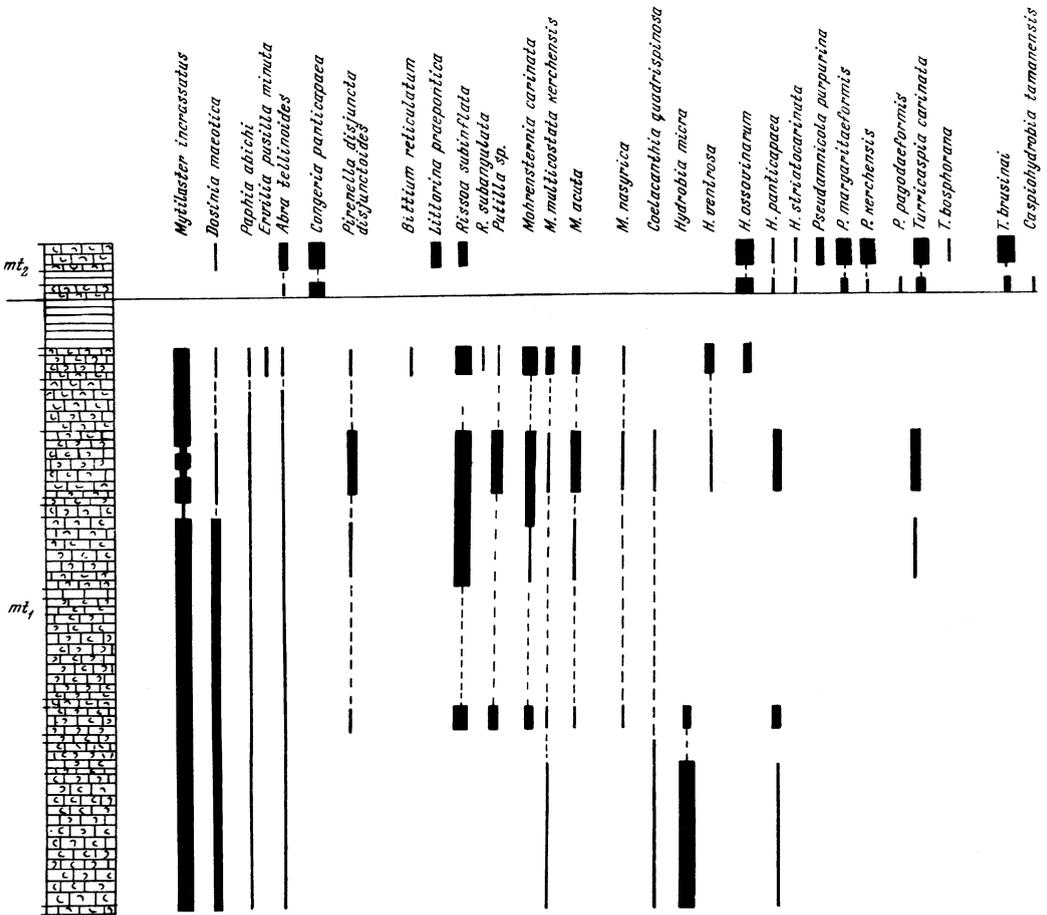


Рис. 17. Разрез мэотических отложений западного берега Керченского п-ова у пос. Аршинцево (бывш. Ст. Карантин)
 Обозначения см. на рис. 3 и 11

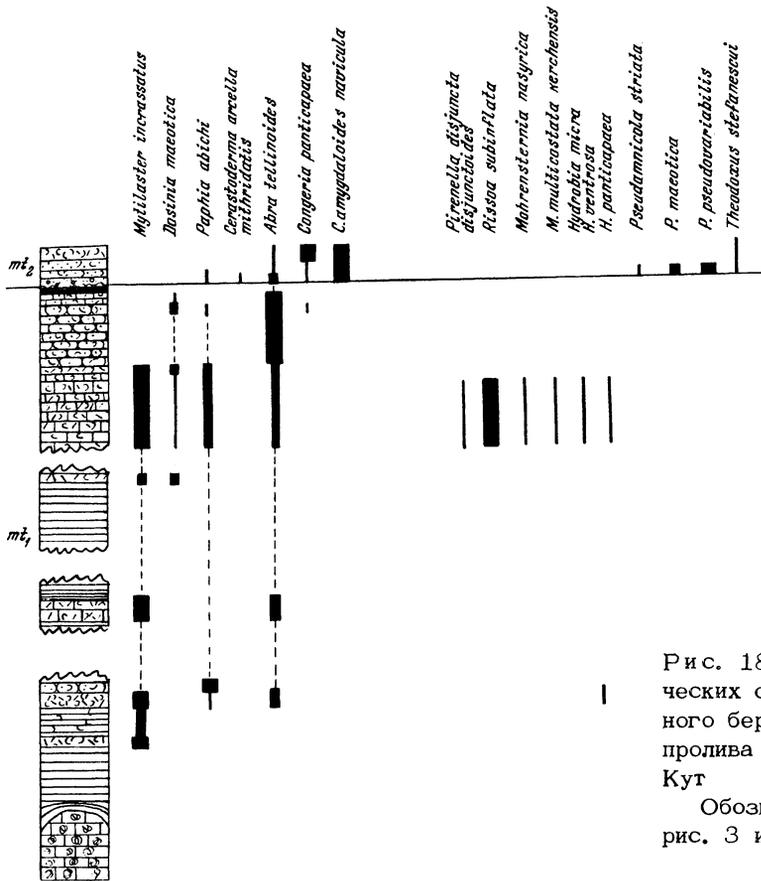


Рис. 18. Разрез мео-тических отложений северного берега Керченского пролива у мыса Красный Кут

Обозначения см. на рис. 3 и 11

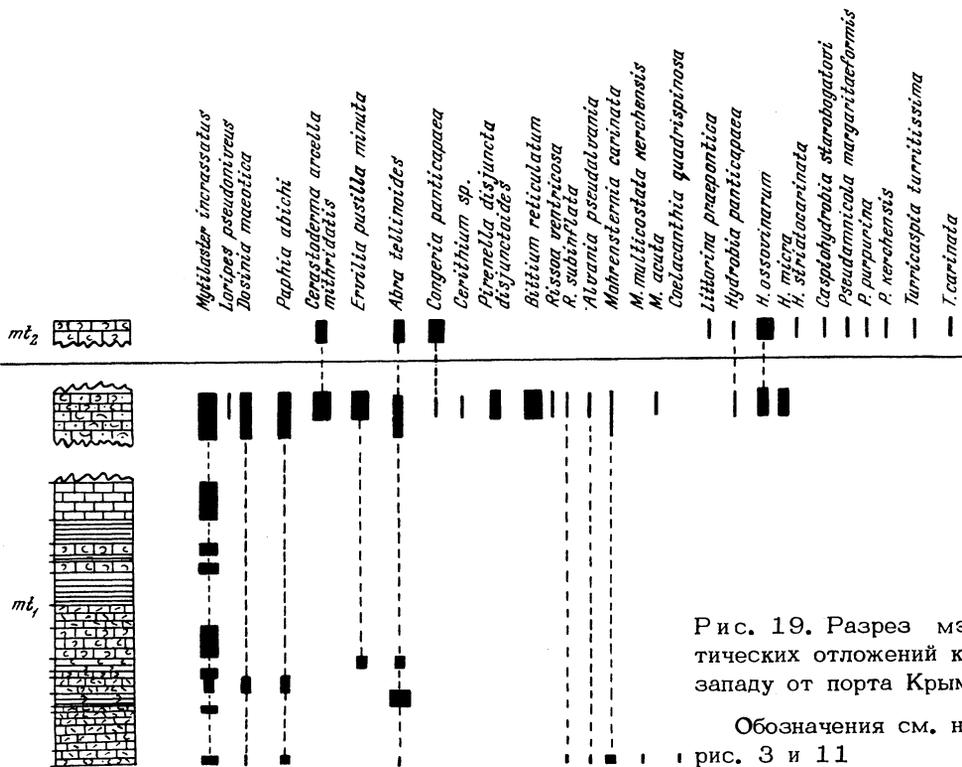


Рис. 19. Разрез мео-тических отложений к западу от порта Крым

Обозначения см. на рис. 3 и 11

Возраст	Колонка	Моллюски	Фораминиферы
mt ₂		<i>Theodoxus stefanescui</i> , <i>Th. poitius andrussovi</i> , <i>Congeria novorossica</i> , реже <i>C. panticapaeva</i> . В отдельном прослое много <i>Sphaeronassa mutabilis andrussovi</i> , <i>Mastra superstes</i> , единичные <i>Cerastoderma galidzgensis</i>	
		Задерновано	
?		<i>Congeria amygdaloides navicula</i> , <i>Melanopsis</i> , <i>Congeria panticapaeva</i> , <i>Turricaspia sinzowi</i> , <i>Pseudamnicola (Staja) striata</i> , <i>Theodoxus stefanescui</i> , <i>Ps. (Staja) pseudovariabilis</i>	
		Редкие <i>Cerastoderma arcella mithridatis</i> , <i>Abra</i> , единичные <i>Bittium</i>	<i>Streblus beccarii</i>
mt ₁		<i>Loripes pseudoniveus</i> , <i>Dosinia maotica</i> , <i>Mytilaster incrassatus</i> , <i>Paphia abichi</i> , <i>Cerastoderma arcella mithridatis</i> , <i>Ervilia pusilla minuta</i> , единичные <i>Paphia decussata</i> , <i>Bittium reticulatum</i> , <i>Rissoa ventricosa</i> , <i>Alvania montagui</i> , <i>Nassarius retowskii</i> , <i>Polinices catena helicina</i> , <i>Gibberula philippii</i> , <i>Pirenella galidzgensis</i> , <i>Odostomia</i> , <i>Tornus</i> , <i>Eulimella</i> , редкие <i>Rissoa subinflata</i> , спириалисы	<i>Quinqueloculina gracilis</i> , <i>Q. aff. disparilis</i> , <i>Q. aff. akneriana</i> , <i>Streblus beccarii</i> , <i>Elphidium ex gr. macellum</i> , реже <i>Q. ex gr. consobrina</i> , <i>Q. aff. bogatschovi</i> , <i>Hauerina subbotinae</i> , <i>H. aff. compressa</i> , <i>Elphidium fedorowi</i> , <i>Discorbis aff. imperatorius</i>
		Задерновано	
		<i>Abra tellinoides</i> , <i>Mytilaster incrassatus</i> , <i>Paphia abichi</i> , обл. <i>Dosinia</i> , <i>Rissoa subinflata</i> , <i>R. subangulata</i> , <i>Hydrobia micra</i> , <i>Pirenella galidzgensis</i> , единичные <i>Bittium reticulatum</i>	<i>Quinqueloculina ex gr. consobrina</i> , редкие <i>Streblus beccarii</i>
		Задерновано	
		Задерновано	
?			
srm		Раздавленные <i>Mastra sp.</i> (редко)	

Рис. 20. Разрез мэотических отложений правого берега р. Галидзги у сел. Гули

Обозначения см. на рис. 3 и 11

(Ильина, Невеская, Эберзин, 1967; Невеская, 1969; Nevesskaja, Iljina, 1969; Ильина, 1972a). Из необычных для мэотиса двустворчатых моллюсков здесь обнаружен лишь один экземпляр *Paphia decussata* (L.). Перечисленные формы являются обычными средиземноморскими видами, известными в области Средиземноморья с миоцена доныне, но до сих пор не встреченными в мэотических отложениях. В этой же глинистой пачке были найдены мелкие спириалисы и довольно обильные широко распространенные в мэотисе Предкавказья и Азербайджана виды фораминифер, среди которых, по определениям А.К.Богдановича (1974), преобладают *Quinqueloculina gracilis* Karrer, *Q. consobrina* (Orb.), *Q. aff. bogatschovi* Bogd., *Elphidium ex gr. macellum* (Ficht. et Moll.). Из необычных для мэотиса Кавказа и других районов форм Богданович установил следующие: *Hauerina iljinae* Bogd., *Quinqueloculina disparilis galidzgensis* Bogd. и *Q. iberiae* Bogd.

В подстилающих эту пачку нижнемэотических отложениях с обычной для мэотиса моллюсковой фауной встречены многочисленные *Quinqueloculina ex gr. consobrina* (Orb.) и редкие *Streblus beccarii* (L.). Основная часть перечисленных фораминифер – пришельцы из области Средиземноморья, по мнению А.К.Богдановича, заметно изменившиеся по сравнению с исходными формами.

Небезынтересно, что *Hauerina iljinae* обнаруживает наибольшее сходство с *H.irschauensis* Vengl. et Burind., описанной из алмашской свиты Закарпатья (низы среднего сармата).

В восточной части мэотического бассейна наиболее полные разрезы имеются в районе бывшего Терского залива — Восточное Предкавказье (Чечено-Ингушская и Дагестанская АССР). Нижняя часть разреза (багеровский горизонт) здесь выражена толщей переслаивания песчаников, песков, глин, оолитовых и ракушечных известняков с *Mytilaster*, *Dosinia*, *Abra*, *Cerastoderma arcella mithridatis* (Andrus.), *Paphia abichi* (Andrus.), *Ervilia*, *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Sinz.), *Cerithium comperei melanieforme* Karl., *Hydrobia ex gr. ventrosa* (Mtg.), иногда *Rissoa subinflata* (Andrus.) и *Bittium reticulatum* (Costa). Морские слои чередуются с прослоями, содержащими наземных гастропод, а иногда наземные формы встречаются вместе с морскими. На р. Гумс встречен прослой, в котором вместе с *Dosinia* и другими морскими формами были найдены наземные гастроподы: *Helix maeotica* Stekl., *Chondrus pusanovi* Stekl., *Caracollina frandulosa* Stekl. По-видимому, берег мэотического моря в этом районе был настолько близок, что наземные моллюски легко сносились в море и тут же захоронялись.

В разрезах рек Аксай, Сулак и Гумс (рис. 21) среди толщи, в которой преобладают морские моллюски (*Paphia abichi*, *Mytilaster* и др.), отмечаются прослой с *Congeria panticapaea*. Чередование слоев с морской и солоноватоводной фауной в нижнем мэотисе Восточного Предкавказья говорит о том, что конгерии проникли на восток уже в это время и жили в придельтовых участках или в опресненных лиманах береговой полосы. Колебания границ бассейна приводили к переслаиванию разнофациальных осадков.

Ниже слоев с морской раннемэотической фауной лежат песчаники, пески и глины, в которых находятся только наземные формы (реки Фортанга и Сулак), а еще ниже — верхнесарматские отложения с *Mastra*.

В районе бывшего Куринского залива (Азербайджан) мэотические отложения в значительной степени были размывы в течение понтической трансгрессии, так что полные разрезы здесь отсутствуют и отложения мэотиса, как правило, сохраняются в виде отдельных глыб. В нижней части (багеровском горизонте) в известняках и песчаниках преобладают *Dosinia*, *Loripes*, *Ervilia*, *Mytilaster*, *Cerastoderma arcella mithridatis* (Andrus.), *Paphia abichi* (Andrus.), *P. curta* (Andrus.), *Abra*, *Rissoa subinflata* (Andrus.), *Bittium acutum* Osaul., *Cerithium comperei comperei* Orb., встречаются *Congeria panticapaea* Andrus. и *Hydrobia ossovinarum* Andrus.

В самой восточной части развития мэотических отложений — в Устьюртском заливе, т.е. на восточном побережье Каспия, нижний мэотис представлен известняками с *Mytilaster*, *Paphia abichi*, *P. curta*, *Dosinia*, *Abra tellinoides* (Sinz.), *Ervilia*, *Loripes*, *Cerastoderma arcella mithridatis*, *Bittium acutum*, *Rissoa subinflata*, *Cerithium comperei*, *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Sinz.), редко *Mohrensternia nasyrica* sp. nov., *M. acuta* sp. nov., *M. multicostata kerschensis* subsp. nov., *Bittium reticulatum* (Costa) и др. (рис. 22).

Таким образом, в раннемэотическом бассейне на больших глубинах были распространены илистые грунты, а в более мелководных областях — илы с примесью ракуши и реже песчаного материала. Ближе к берегу в участках речного стока в Дакийском, Кубанском и Терском заливах были развиты песчаные и илисто-песчаные грунты, тогда как в районах без заметного привноса терригенного материала (северная, или таврическая, часть, включая Борисфенский залив, Устьюртский залив) господствовали ракушечно-детритовые грунты, иногда с примесью известкового ила.

У гористых берегов Кавказского и Крымско-Добруджинского полуостровов отлагались мощные толщи галечников и илисто-песчаные осадки с прослоями галечников (рис. 10).

Через какой район осуществлялась связь раннемэотического бассейна со Средиземноморской областью, до сих пор окончательно не выяснено. В этой связи очень интересна упомянутая выше находка более богатого, чем обычный

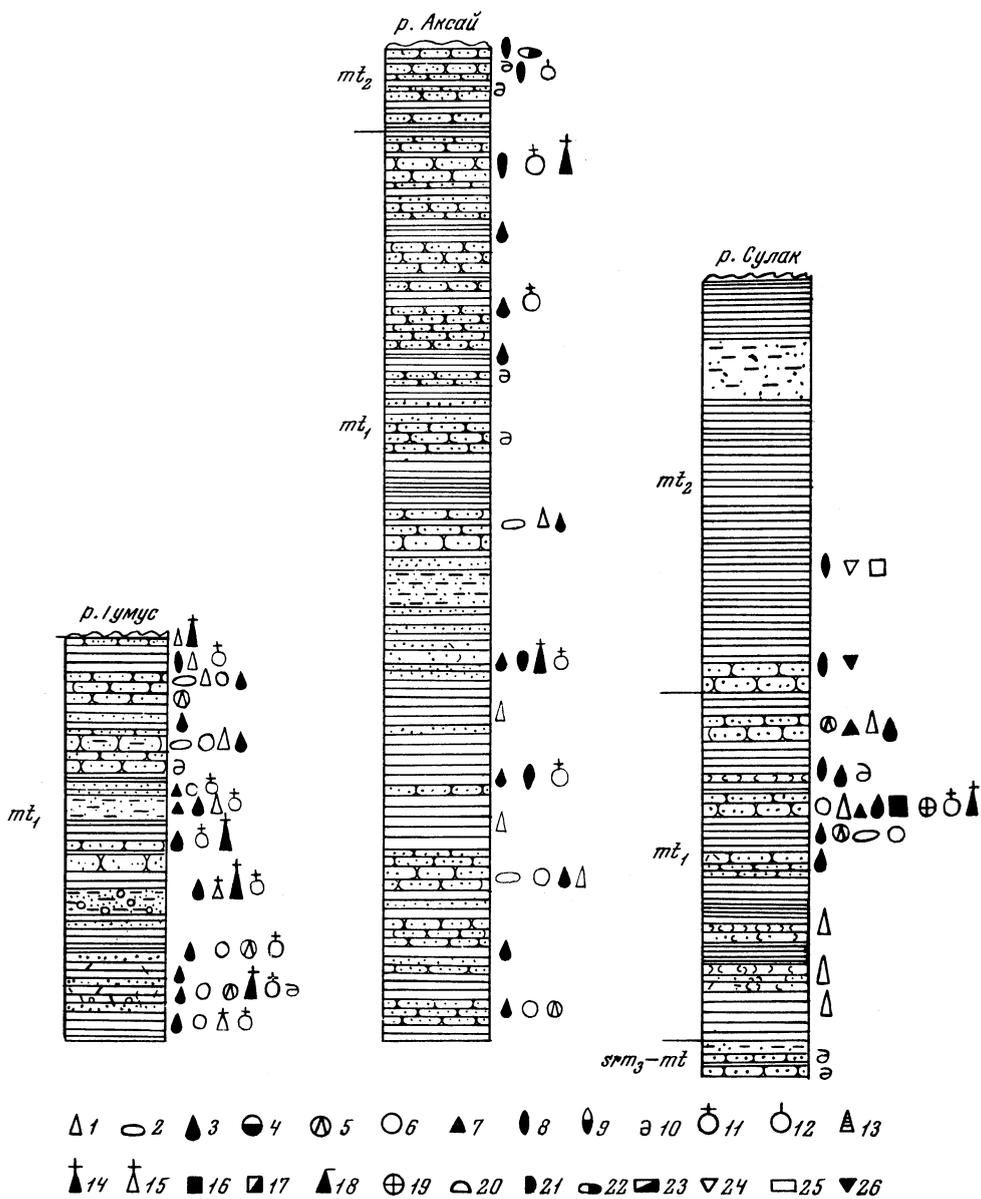


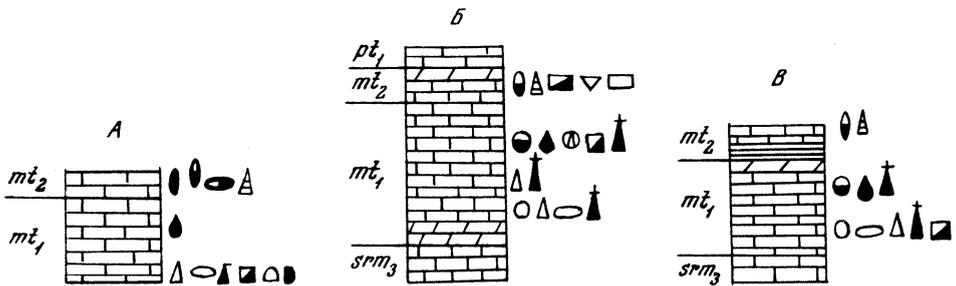
Рис. 21. Разрезы мезотических отложений Восточного Предкавказья

1 – *Mytilaster incrassatus*, 2 – *Paphia abichi*, 3 – *Abra tellinoides*, 4 – *Loripes pseudoniveus*, 5 – *Cerastoderma arcella mithridatis*, 6 – *Dosinia maotica*, 7 – *Ervilia pusilla minuta*, 8 – *Congeria panticaepaea*, 9 – *C. amygdaloides navicula*, 10 – наземные гастроподы, 11 – *Hydrobia ventrosa*, 12 – *Hydrobia* sp., 13 – мелкие гастроподы, 14 – *Pirenella disjuncta disjunctoides*, 15 – *Cerithium comperei*, 16 – *Bittium reticulatum*, 17 – *B. acutum*, 18 – *Mohrensternia nasyrca*, 19 – *Rissoa subinflata*, 20 – *Gibbula maotica*, 21 – *Acteocina lajonkaireana*, 22 – *Theodoxus stefanescui*, 23 – *Pseudamnicola pagodaeformis*, 24 – *Turricaspia carinata*, 25 – *T. cf. brusinai*, 26 – *T. sinzowi*.

Остальные обозначения см. на рис. 3 и 11

Рис. 22. Разрезы мэотических отложений восточного берега Каспийского моря

А — мыс Урдюк, В — северная оконечность мыса Сагындык, В — к юго-востоку от пос. Саура, Г — южнее пос. Ералиево, Д — между мысами Жиланды и Ракушечным, Е — к северо-западу от мыса Порсу, Ж — основание косы Ада и южнее до кладбища Тамды, pt_1 — нижний понт. Остальные обозначения см. на рис. 3, 11 и 21

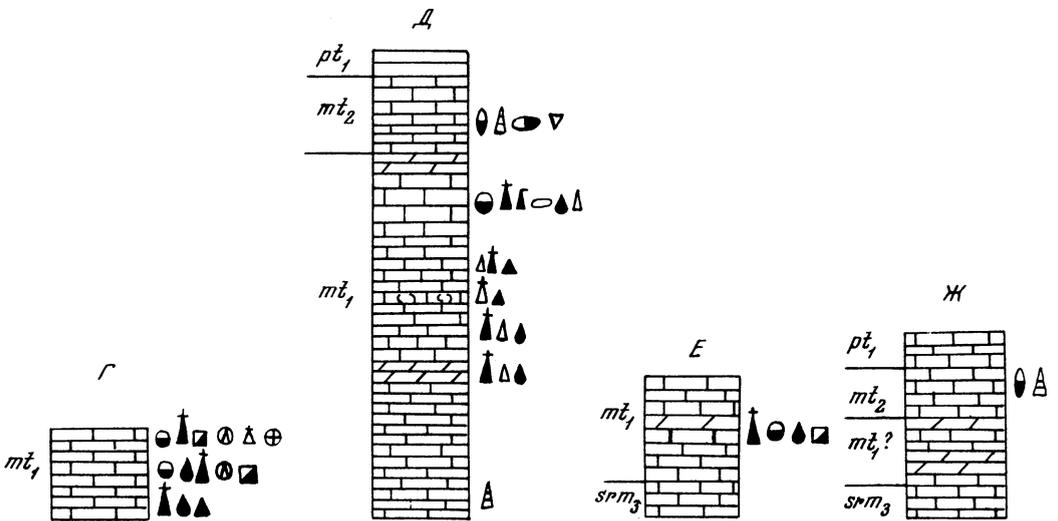


раннемэотический, комплекса моллюсков и фораминифер в районе Рионского залива (с. Гули на р. Галидзге, р. Геджири, Абхазия). Эта находка говорит о том, что в течение раннего мэотиса были кратковременные периоды более широкой связи со Средиземноморской областью, когда в бассейн проникли достаточно полигалиннные элементы. Приуроченность этих элементов к району Западного Закавказья говорит о том, что прохорез шел, скорее всего, с юго-запада, возможно, через район современных Босфора и Дарданелл. По аналогии с современным Черным морем и другими внутриконтинентальными водоемами, как правило, имеющими основное круговое течение циклонического направления (Книпович, 1938), в раннемэотическом бассейне могло существовать течение вдоль анатолийского побережья к берегам Кавказа, так что присутствие наиболее полигалиннных элементов именно в этой части бассейна в таком случае становится вполне понятным. Этому могли способствовать и условия Рионского залива. Н.В. Ренгартен, любезно просмотревшая литологические образцы из разреза р. Галидзги, оценивает обстановку того времени следующим образом. Осадки в этом районе раннемэотического моря накапливались в более или менее спокойных водах, при довольно высокой температуре и, скорее всего, при более нормальном солевом режиме (высокая карбонатность пород). Обилие остатков водной растительности в образцах позволяет предполагать, что произраставшие на дне растения выделяли достаточно кислорода и аэрация вод в связи с этим была нормальной; глубины в заливе были небольшими, свет доходил до дна и течения были очень незначительны. То, что в залив сносилось не слишком много обломочного материала, объясняется, скорее всего, сильной задернованностью его гористых берегов.

Постепенное обеднение фауны моллюсков морскими элементами во второй половине раннего мэотиса, которое отмечается в ряде наиболее полных разрезов (Керченский и Таманский полуострова), свидетельствует о постепенном опреснении бассейна, по-видимому, в связи с его замыканием.

Раннемэотическая трансгрессия сменилась некоторой регрессией начала позднемэотического времени (времени отложения слоев с *Congeria panticaeae* Andrus., *Hydrobia ossovinarum* Andrus., *Caspiohydrobia tamanensis* sp. nov.), сказавшейся главным образом в мелководных районах, где обычно имеет место перерыв между нижним и верхним подъярусами.

В первой половине позднего мэотиса начинают господствовать солоноватоводные виды: из двустворчатых моллюсков — *Congeria panticaeae*, из гастропод — *Caspiohydrobia tamanensis*, *Hydrobia ossovinarum*, *H. striatocarinata* Andrus., *Pseudamnicola (Barassia) margaritaeformis* (Andrus.), *P. (Barassia) kerchensis* sp. nov., *Turricaspia carinata* (Andrus.), реже *T. brusinai* (Andrus.) и др.



Морские элементы еще присутствуют, но уже редки. К концу позднеэотического времени *Congerina panticae* в большинстве районов сменяется видом *C.amygdaloides navicula* Andrus., наряду с которым встречаются многочисленные гастроподы: *Pseudamnicola (Staja) pseudovariabilis* (Sinz.), *P. (S.) striata* (Andrus.), *Turricaspia sinzowi* (Andrus.), *Theodoxus stefanescui* (Font.), *Caspihydrobia starobogatcvi* sp. nov. и др.

Виды морского происхождения почти полностью исчезают, кроме *Abra telinoides*, продолжавшей существовать и в раннепонтическом бассейне.

Одновременно с комплексом моллюсков меняется комплекс остракод и фораминифер. Среди остракод появляются многочисленные пресноводные *Cythere*, *Darwinula*, *Ilyocypris*, а также *Loxococoncha*, *Limnocythere*, *Candona*, присутствуют довольно многочисленные эвригалинные *Cyprideis littoralis*, а представители *Leptocythere* и *Xestoleberis* становятся редкими (Шнейдер, 1949, 1971; Сузин, 1956). Комплекс фораминифер очень обедненный, почти совершенно лишенный средиземноморских элементов; встречаются эврибионтные *Quinqueloculina* ex gr. *consobrina* (Orb.), *Streblus* ex gr. *beccarii* (L.), *Elphidium* ex gr. *macellum* (Ficht. et Moll.), редкие *Quinqueloculina seminula maeotica* Gerke и др. (Богданович, 1965, 1969).

Соленость позднеэотического бассейна была, по-видимому, сильно пониженной и, судя по господству солоноватоводных форм, отличалась качественно (по ионному составу) от морской.

О распределении глубин и грунтов можно судить по литологии верхнеэотических осадков, характерных для различных районов.

Как и в раннем эотисе, наибольшие глубины и илистые грунты были приурочены к области Еникальского пролива и частично Кубанского залива. Здесь, т.е. на Таманском полуострове и в Западно-Кубанском прогибе, верхнеэотические слои представлены глинами с прослойками детрита (рис.11 - 13). Граница между нижнеэотическими отложениями с морским комплексом и нижней частью верхнеэотического подъяруса с комплексом *Congerina panticae* постепенная или отмечена некоторым несогласием (наличие гальки).

В остальных районах верхнеэотические отложения носят более или менее мелководный характер.

В западной части моря (Дакийский залив - Югославия, Румыния, Болгария, Молдавия) верхнеэотические отложения представлены глинисто-песчаной пачкой, в которой встречаются прослои с пресноводными (*Unio*, *Dreissena*, *Viviparus* и др.) и солоноватоводными (*Congerina*, некоторые Hydrobiidae, *Theodoxus* и др.) формами, а также с остатками млекопитающих пикермийского типа.

На территории Украины (включая Западный Крым) в верхнем мэотисе преобладают известняки с *Congeria amygdaloides navicula* Andrus. и *Theodoxus stefanescui* (Font.) (рис. 14). К западу известняки становятся песчанистыми и переслаиваются с глинами и глинистыми песками. Слои с *Congeria panticapaea* на западе отсутствуют, вероятно, в связи с регрессией конца раннего — начала позднего мэотиса.

На Керченском полуострове следы этой регрессии тоже заметны: между слоями с морским раннемэотическим комплексом и слоями с *C. amygdaloides navicula*, как правило, имеет место перерыв, так что слои с *C. panticapaea* совсем отсутствуют, а слои с *C. amygdaloides navicula*, в которых встречается также и *C. panticapaea*, ложатся с размывом (наличие гальки) на слои с морской фауной (рис. 16, 18) или же между теми и другими имеется прослой "немой" глины (рис. 17). Если слои с *C. panticapaea* присутствуют в разрезе, то либо взаимоотношения их с нижними слоями неясны (рис. 15, 19), либо между ними прослеживается прослой глинистого мергеля или глины, в котором Н.И. Андрусов (1887, 1893, 1906) отмечал смесь морских (*Parphia abichi*, *Ervilia*, *Ostrea*) и пресноводных (*Planorbis*, *Lymnaea*) раковин. Там, где слои с *C. panticapaea* присутствуют, переход между ними и вышележащими слоями с *C. amygdaloides navicula* постепенный (рис. 15) и выражается в том, что роль руководящих видов переходит к *C. amygdaloides navicula*, *Pseudamnicola (Staja) pseudovariabilis* (Sinz.) и *Theodoxus stefanescui* (Font.). Из морских форм в этих слоях встречаются *Maetra (Maetra) superstes* David. (в одном местонахождении у с. Заветное), единичные *Abra* и *Ervilia*, а также *Sphaeronassa mutabilis andrussovi* (David.) (с. Заветное) и единичные *Bittium acutum* Osaul. и *Mohrensternia* sp. Из остракод встречаются *Cyprideis littoralis* Brady, *C. punctillata* Brady, виды родов *Loxocoeha*, *Ilyocypris*, *Caspiocypris*, *Pontiella* и др. Представлены слои с конгериями в этом районе в основном мелководными отложениями — детритовыми, раковинными, песчанистыми известняками и песками.

В Западном Предкавказье, южнее р. Кубань (Кубанский залив), в верхнем мэотисе развиты известняки-ракушечники, песчаники и пески, в нижней части содержащие комплекс с *C. panticapaea*, а в верхней — комплекс с *C. amygdaloides navicula*. Однако полные разрезы здесь вскрыты только скважинами, а в обнажениях выходят отдельные пачки.

В Грузии (Рионский залив) также полные разрезы очень редки. Верхнемэотические отложения выражены конгломератами, песчаниками, песками, песчаными глинами с прослоями детрита и раковин *Congeria*. Совместное (в одном местонахождении) залегание пачек с *C. panticapaea* внизу и *C. amygdaloides navicula* вверху встречается очень редко. Слои с *C. panticapaea* часто отсутствуют; возможно, им отвечает перерыв, как и в других районах. Слои с *C. amygdaloides navicula* содержат *Pseudamnicola (Staja) striata*, *P. (S.) pseudovariabilis*, *Turricaspia aberrans* (Andrus.), *T. sinzowi* и *Theodoxus stefanescui*. В двух местонахождениях (р. Галидзга у с. Гули и р. Геджири) в этих отложениях были встречены морские формы: *Maetra (Maetra) superstes* David., *Cerastoderma (Cerastoderma) galidzgensis* sp. nov., *Sphaeronassa mutabilis andrussovi* (David.) и *Mohrensternia gupii* sp. nov.

В Восточном Предкавказье (Терский залив) верхняя часть мэотического яруса отмечается только в разрезах рек Аксай и Сулак (рис. 21). Она представлена, как и нижняя часть, песками, песчаниками и глинами с прослоями ракушечников из раковин *Congeria panticapaea*, *Caspiohydrobia tamanensis*, *Turricaspia carinata* (Andrus.), *T. cf. sinzowi*, *Theodoxus stefanescui*, которые на р. Аксай чередуются с прослоями, содержащими наземных гастропод.

Местами сразу выше нижнемэотических морских слоев располагается песчано-глинистая толща с наземными гастроподами (реки Гумс, Ярык-су), на которой лежит акчагыл, т.е. весь верхний мэотис представлен континентальными фациями.

Пачка с *C. amygdaloides navicula* обычно отсутствует и встречена выше слоев с *C. panticapaea* только на р. Гумс.

В Азербайджане (Куринский залив) разрез мэотических отложений очень неполный; к верхнему мэотису относятся обнажающиеся в немногих местах известняки и песчаники с *C.panticapaea*.

В самой восточной области мэотического бассейна, на восточном побережье Каспия (Устюртский залив), между нижнемэотическими и верхнемэотическими отложениями обычно прослеживается прослой без фауны, а на нем лежат мергели с прослоями известняков и глин с *C.amygdaloides navicula*, редкими *C.panticapaea*, *Abra tellinoides* и массой ядер мелких гастропод, среди которых отмечаются *Pseudamnicola purpurina* (Andrus.), *Maetidia bucculenta* Andrus., *Theodoxus stefanescui*, *Turricaspia sinzowi*, *T.carinata* и др. Только в одном обнажении отмечаются две пачки: нижняя – с преобладанием *C.panticapaea*, где *C.amygdaloides navicula* отсутствует, и верхняя – с раковинами того и другого вида.

Позднемэотический бассейн был несколько обширнее раннемэотического на западе и востоке (рис.23). Расположение глубин и грунтов было примерно таким же, что и в раннем мэотисе. Только в самой восточной части бассейна (Устюртский залив) верхнемэотические отложения, образовавшиеся здесь в процессе трансгрессии, захватившей область развития более древних осадков, содержат большую примесь терригенного материала, чем нижнемэотические.

Был ли позднемэотический водоем полностью изолирован от соседних бассейнов Средиземноморской области? Находки, хотя и редкие, некоторых видов морского происхождения, не встреченных в нижнемэотических отложениях, говорят против такого предположения. Так, в двух удаленных друг от друга районах – на Керченском полуострове, у с. Заветное (б. Яныш-такыл), и в Абхазии, у с. Гули и на р. Геджири – в верхнемэотических отложениях, наряду с массовыми *Congeria amygdaloides navicula*, найдены *Maetra superstes*, *Cerastoderma galidzgense*, *Sphaeronassa mutabilis andrussovi* и *Mohrensternia gupii*. Ограниченность проникновения была исключительно высока – пришли только единичные виды. Как и в раннем мэотисе, скорее всего, прохорез происходил с юго-запада через какой-то очень жесткий фильтр. Все эти факты крайне ограниченных прохорезов в течение мэотиса еще требуют объяснения.

Общий обзор развития мэотического бассейна и его фауны привел к выделению двух этапов, которым соответствуют два подъяруса (табл. 3 и 52): нижний – с морским и верхний – с солоноватоводными комплексами моллюсков (Невесская, 1969; Nevesskaja, Iljina, 1969).

Нижнемэотический подъярус, представленный в центральной и восточной частях бассейна багеровским горизонтом, начинается с появления в отложениях морских моллюсков, фораминифер и остракод. Так как трансгрессия раннего мэотиса происходила, по-видимому, очень быстро, переходные слои между солоноватоводно-пресноводными отложениями верхнего сармата и морскими нижнемэотическими отложениями крайне ограничены в своем распространении (некоторые районы Керченского полуострова и Западного Предкавказья). Поэтому границу нижнего подъяруса, проводимую по подошве слоев с морской фауной, можно считать практически синхронной.

В Дакийской части бассейна (Румыния, Болгария, Молдавия) морские отложения залегают на пресноводно-солоноватоводных отложениях, либо переслаиваются с ними. Поэтому нижняя граница мэотиса здесь менее резкая. Солоноватоводные и пресноводные осадки, соответствующие нижней части багеровского горизонта, не следует выделять в качестве самостоятельного горизонта или подъяруса (например, житийского подъяруса; Andreescu, 1973a).

Нижняя граница верхнемэотического подъяруса проводится в центральной и восточной частях бассейна по подошве слоев, в которых преобладают солоноватоводные формы *Congeria*, *Caspiohydrobia*, *Pseudamnicola* и др. Эта верхняя часть мэотического яруса последовательно называлась молдавским (Krejci-Graf, Wenz, 1931), акманайским (Карлов, 1937), тмутаранским (Колесников, 1940a) и молдаванским (Жижченко, 1965) горизонтом или подъярусом.

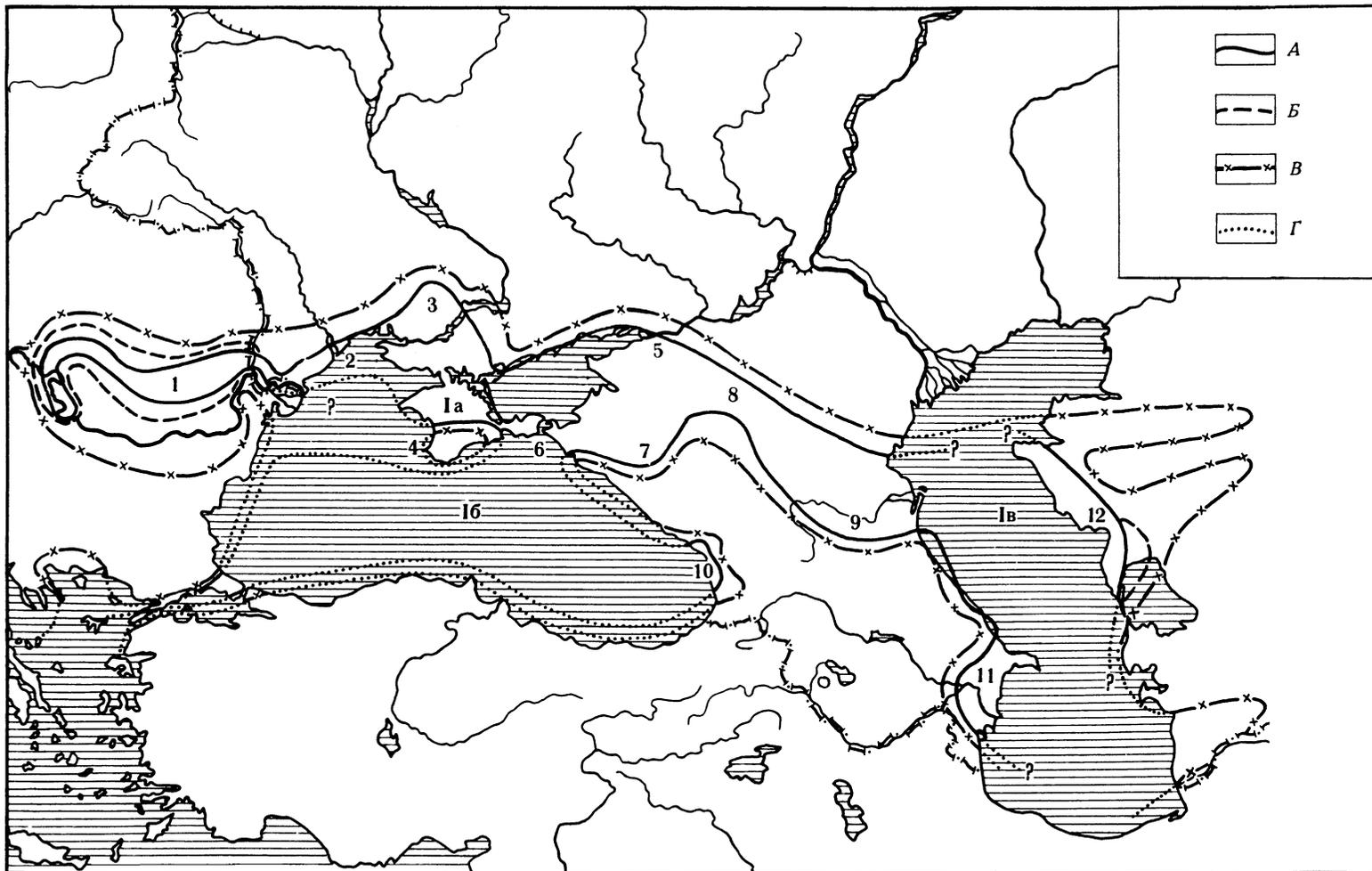


Таблица 3

Стратиграфическая схема мэотического яруса восточной части Паратетиса

Ярус	Подъярус	Горизонт	Характер отложений
Мэотический	Верхний	Акманайский	Солоноватоводные отложения с <i>Congeria</i> (внизу с <i>C. panicarpaea</i> , сверху с <i>C. amygdaloides navicula</i>)
	Нижний	Багеровский	Морские слои с <i>Mytilaster</i> , <i>Loripes</i> , <i>Dosinia</i> , <i>Cerastoderma</i> , <i>Cerithium</i> , <i>Pirenella</i> и др. Внизу местами в глинах желваки мшанковых известняков
Сарматский	Верхний	Митридагский	Солоноватоводные и пресноводные отложения с <i>Congeria</i> , <i>Unio</i> и др.
			Мшанковые биогермные образования
			Мергели с остракодами

Нами было предложено принять название "молдавский горизонт" как имеющее приоритет (Невесская, 1969; Nevevskaia, Iljina, 1969).

В.Х.Рошка (1973, стр.18) на основании изучения последовательности мэотических комплексов моллюсков в районе Северо-Западного Причерноморья пришел к выводу, что "граница между нижним и верхним мэотисом в Гетской области не изохронна с границей между нижним и верхним мэотисом в Эвксинской области". Поэтому он считает необходимым принять две различные стратиграфические шкалы: для западной части мэотического бассейна, с одной стороны, и центральной и восточной - с другой. Для западной части он предлагает названия "бузэуский" и "молдавский" для нижнего и верхнего горизонтов соответственно, а для центральной и восточной - "багеровский" и "акманайский". Кроме того, Рошка предлагает отказаться от подъярусного деления мэотиса.

Что касается выделения для западной части мэотического бассейна других горизонтов, чем для основной (центральной и восточной) части, то с этим предложением следует согласиться, так как геологическая история окраинных

Рис. 23. Очертания мэотических и раннепонтического бассейнов

А - береговая линия раннемэотического бассейна, В - береговая линия позднемэотического бассейна, В - береговая линия раннепонтического бассейна, Г - предполагаемая береговая линия. 1а - северная центральная, или таврическая, часть, 1б - южная центральная, или эвксинская, часть, 1в - восточная, или каспийская, часть; 1 - Дакийский залив, 2 - Одесский пролив, 3 - Борисфенский залив, 4 - Крымско-Добруджинский п-ов, 5 - Танаисский залив, 6 - Еникальский пролив, 7 - Кубанский залив, 8 - Ставропольский пролив, 9 - Терский залив, 10 - Рионский залив, 11 - Куринский залив, 12 - Устьюртский залив

западных районов была иной, чем всего бассейна в целом. Поэтому вместо названия "молдавский горизонт" вслед за В.Х.Рошкой мы принимаем название "акманайский" для Эвксино-Каспийской части мэотического бассейна.

В то же время отказ от деления мэотического яруса на нижний и верхний подъярусы был бы неверным шагом, так как это деление может быть проведено очень отчетливо для обширной территории от Днепра до Мангышлака. Что же касается западной части (Дакийской, или Гетской), то если действительно опреснение в ней началось значительно раньше, чем восточнее, в состав нижнего подъяруса мэотиса здесь войдет как бузэуский горизонт, так и нижняя часть молдавского, тогда как в Эвксино-Каспийской области, т.е. в основной части мэотического бассейна, нижний подъярус будет представлен багеровским, а верхний — акманайским горизонтами.

Верхняя граница мэотиса проводится по подошве слоев с типичной понтической фауной.

Мэотический ярус сопоставлялся с нижними конгериевыми слоями, т.е. верхней частью собственно паннона Паннонского бассейна (Stevanović, 1960; Gillet, 1961; Motaş, 1962; Macarovici, Marinescu, Motaş, 1965; Marinescu, 1967), или верхней частью мальвензийского "яруса" Дакийского бассейна (Motaş, Marinescu, 1971, 1972), а в Средиземноморской области — с частью верхних горизонтов мессинского яруса (Stevanović, 1960; Winkler-Hermaden, 1960; Parr, 1960).

ПОНТИЧЕСКИЙ ЭТАП

В начале понтического века в результате движений земной коры произошло соединение Понто-Каспийской области, в которой существовал к концу мэотиса солонатоводный водоем, с соседними бассейнами (Эберзин, 1949, 1959б, 1962, 1967).

Нижняя граница понтического яруса проводится по появлению чуждых для мэотиса форм — представителей родов *Chione*, *Prosodacna*, *Pseudocatillus*, *Limnocardium*, *Paradacna*, *Plagiodacna*, *Chartoconcha*, *Dreissena*, *Valenciennius* и некоторых других родов гастропод.

Что касается представителей других групп фауны, то из фораминифер в раннепонтическом бассейне встречались только немногочисленные эвригалинные виды, жившие и в сарматском и мэотическом бассейнах — *Streblus ex gr. beccarii* (L.), *Quinqueloculina ex gr. consobrina* Orb., *Elphidium ex gr. macellum* (Ficht. et Moll.) и некоторые другие (Богданович, 1965), а понтические остракоды очень отличны и от сарматских, и от мэотических: преобладают представители подсемейства *Dizorontocyprinidae* — *Caspiocypris*, *Caspiolla*, *Pontoniella*, *Bakunella*, которые, вероятно, пришли из Паннонского бассейна (Ильницкая, 1970, 1972; Шнейдер, 1971, 1973). Представители широко распространенных в мэотическом бассейне родов *Leptocythere* и *Loxococoncha* имели в понте ограниченное распространение, а виды рода *Xestoleberis* совершенно отсутствовали (Ильницкая, 1970).

Раннепонтический бассейн по своим очертаниям был более обширным, чем мэотический: на востоке двумя языками он простирался через Мангышлак и Устюрт по направлению к Аральскому морю, а южнее еще один залив был на территории Юго-Западной Туркмении (рис. 23). В центральной части бассейна границы раннепонтического моря лишь немного расширились по отношению к мэотическому, а на западе северо-западный залив мэотического водоема превратился в достаточно обширный Дакийский, или Гетский, водоем, располагавшийся в основном на территории Румынии и узким проливом в области Железных ворот на Дунае соединявшийся с Паннонским бассейном (Gillet, 1961). На юго-востоке Черноморской части раннепонтический бассейн вдавался в сушу в область Рионского залива несколько больше, чем мэотический, а на юго-западе через Фракию и Дарданеллы соединялся с Эгеем.

Условия обитания в разных частях раннепонтического моря были неодинаковыми. По В.П. Колесникову (1940а), могут быть выделены четыре области. В самой северной из них (Борисфенский, Танаисский и Мангышлакский заливы, Таврический и Ставропольский проливы – Украина, Северный Крым, Ростовская область, Центральное Предкавказье, Мангышлак) были развиты главным образом известняки, сменяющиеся на западе (в Приднестровье) песчано-глинистыми отложениями. В известняках, а также в песках и отчисты в глинах найдены *Limnocardium (Euxinocardium) subodessaе* Sinz., *L. (Tauricardium) odesae* Barb., *Prosodacna (Prosodacna) littoralis* (Eichw.), *Pseudocatillus pseudocatillus* (Barb.), *Chione (Parvivenus) widhalmi* (Sinz.), *Congerina amygdaloides novorossica* (Sinz.), *Dreissena simplex* Barb., *D. tenuissima* Sinz., редкие *Abra tellinoides* (Sinz.), а из гастропод *Valenciennius* sp., *Zagrábica* sp., *Theodoxus* sp. sp., *Pyrgula* sp. sp. и др.

Эти отложения образовались на мелководье раннепонтического моря, где были развиты главным образом ракушечные, а на западе – илесто-песчаные грунты (в связи с большим приносом терригенного материала реками). В лиманах и дельтах рек на илестых грунтах вместе с солоноватоводными формами жили пресноводные (*Unio, Anodonta* и др.).

В северных районах Борисфенского и Танаисского заливов, где трансгрессия отразилась в последнюю очередь, в самом начале понтического века пришельцы из других водоемов еще отсутствовали и господствовали перешедшие из позднеэотического бассейна *Congerina amygdaloides*, представленные подвидом *novorossica* Sinz., а также некоторые гастроподы и остракоды.

В области Еникальского пролива и Кубанского залива (Керченский и Таманский полуострова, низовья р. Кубани) были развиты в основном илы, отлагавшиеся на достаточно больших глубинах и в условиях, вероятно, несколько большей солености, так как здесь должно было меньше чувствоваться влияние речного стока, чем на северо-западе моря. Среди моллюсков преобладали *Paradacna abichi* (R.Нoern.) и *Valenciennius* sp.

В юго-западной области (в районе бывшего Рионского залива) также преобладают глинистые отложения, к прибрежной части переходящие в конгломераты с прослоями песков, песчаников и глин. В глинах найдены *Paradacna abichi* (R.Нoern.), *Valenciennius gurlana* Vog., *Congerina digitifera*. Andrus. Илы, которые в дальнейшем превратились в глины, отлагались на достаточных глубинах у гористых берегов Кавказского полуострова, с которых реки несли терригенный материал в море. Местами илестые осадки, по-видимому, отлагались в более мелководных участках, так как они содержат фауну, в других районах приуроченную к мелководью: *Chione (Parvivenus) widhalmi* (Sinz.), *Pseudocatillus pseudocatillus* (Barb.), *Dreissena tenuissima* Sinz.

В юго-восточной области (Куринский залив – Азербайджан) нижнепонтические отложения представлены достаточно мелководными песчано-глинистыми осадками с *Pseudocatillus pseudocatillus*, *Prosodacna (Prosodacna) littoralis*, *Dreissena tenuissima*, *Chione (Parvivenus) widhalmi*, *Abra tellinoides*, а также более глубоководными глинами с *Paradacna abichi* и *Valenciennius* sp.

Таким образом, в раннепонтическом бассейне, так же как и в эотическом, на больших глубинах были распространены илестые грунты, а ближе к берегам – илы с примесью ракушек и ракушечно-детритовые грунты. В участках речного стока Дакийского, или Гетского, залива (Молдавия, Западная Украина) были развиты песчаные и илесто-песчаные грунты. У гористых берегов Кавказа накапливались мощные толщи галечников.

Наименьшая соленость была, по-видимому, в северо-западных районах, где большое влияние имел приток речных вод. В целом же соленость раннепонтического бассейна была сильно пониженной и, судя по господству солоноватоводных форм, значительно отличалась по ионному составу от морской.

Соединение Понто-Каспийского бассейна с соседними, возникшее в начале раннего понта, вероятно, затем стало довольно затрудненным, так как приход новых форм был весьма ограничен, хотя и продолжался в течение всего раннепонтического времени. Конец этого времени совпадает со вторым прохорезом

фауны из Паннонского бассейна вследствие вновь открывшегося сообщения Понто-Каспийского и Паннонского бассейнов. Таким образом, верхняя граница нижнепонтического подъяруса проводится по появлению представителей *Arpadicardium*, *Phyllocardium*, *Caladacna*, *Dreissenomya*, *Congerina* ex gr. *rhomboidea* и других форм (Эберзин, 1967). Отложения с этой фауной относятся уже к среднепонтическому подъярусу (портаферскому горизонту), который остается вне нашего рассмотрения.

Новороссийский горизонт нижнего понта, которым заканчивается рассмотрение, протягивается и в область Западного Паратетиса (Stevanović, 1960; Gillet, 1961 и др.), а в области Средиземноморья он сопоставляется с отложениями мессинского яруса (Stevanović, 1960; Papp, 1960).

В позднем миоцене – раннем плиоцене на территории юга Центральной Европы, Южной Европы и юга СССР отмечается существование последовательно сменявших друг друга полузамкнутых и полностью замкнутых водоемов.

Существовавшие в конце среднего миоцена бугловский и веселянский бассейны еще имели связь, хотя и ограниченную, с районами открытого Средиземноморья. Сарматский бассейн начала позднего миоцена потерял эту связь и превратился в полностью замкнутый водоем, соленость которого значительно отклонялась от нормальной. К концу сарматского века произошло очень сильное опреснение, вызвавшее полное вымирание моллюсков, а также фораминифер морского происхождения.

В начале мэотического века началась трансгрессия, с которой пришла фауна морских моллюсков, фораминифер и остракод. Имевшаяся в это время связь со Средиземноморьем была весьма затрудненной и к концу раннего мэотиса прервалась почти полностью. Возник снова, как и в конце сармата, замкнутый водоем, соленость которого постепенно снижалась.

На границе мэотического и понтического этапов произошла резкая смена палеогеографических условий, вызвавшая вторжение из смежных бассейнов Центрального Паратетиса богатой и разнообразной солоноватоводной фауны понтического типа.

Раннепонтический водоем был почти полностью замкнут, причем его изолированность от морских бассейнов росла со временем, пока не стала полной.

При такой смене бассейнов различного типа происходили определенные изменения фаун, обусловленные прежде всего изменением солености.

Уже из рассмотрения фактического материала (разрезов и их фаунистической характеристики), проведенного в этой главе, видно, что между сарматом и мэотисом, а также мэотисом и понтом произошли резкие изменения фауны моллюсков, фораминифер и остракод. Относительная значимость этих изменений будет подробно рассмотрена в последующих главах.

В работе положение сармата, мэотиса и понта рассматривается в рамках стратиграфической схемы неогена юга СССР, принятой Неогеновой комиссией МСК в 1974 г., т.е. сармат и мэотис отнесены к верхнему миоцену, а понт – к плиоцену. В связи с этим следует отметить, что последние данные по корреляции Тетиса и Паратетиса (см. Труды VI Конгресса Комитета по стратиграфии неогена Средиземноморья, 1975) вносят некоторые новые данные. Сармат, по-видимому, коррелируется с нижней частью тортона и верхами сerratavia. Мэотис также, возможно, коррелируется с какой-то частью тортона, о чем говорят как фаунистические находки (наличие полигалинных моллюсков в нижнемэотических отложениях Западной Грузии), так и абсолютные датировки тортона (от 12–10,5 до 8–6,6 млн лет) и мессина (до 5 млн лет), с одной стороны, и мэотиса (10,5 млн лет) – с другой. Что касается понта, то он, по-видимому, соответствует какой-то части мессина, а следовательно должен относиться к верхнему миоцену.

ГЛАВА ВТОРАЯ
СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ

САРМАТСКИЙ БАССЕЙН

Очень большая изменчивость сарматских моллюсков и наличие в ряде случаев переходных форм нередко затрудняют определение их видового состава. В первой половине девятнадцатого века, когда сборы ископаемых моллюсков только начались, все более или менее ясно различавшиеся между собою формы описывались как самостоятельные виды (Eichwald, 1830; Эйхвальд, 1850; Orbigny, 1844, 1845; Baily, 1857). При последующем накоплении материала исследователи обратили внимание на значительное сходство форм, относящихся к одному роду. В результате из-за отсутствия детальных исследований многие авторы пришли к очень широкому пониманию вида. Иногда в один вид объединялись весьма разнообразные представители того или другого рода (Abich, 1859; M. Hörnés, 1870; R. Hoernes, 1874; Синцов, 1897а).

Дальнейшее изучение сарматской фауны привело к установлению и описанию огромного числа видов, причем различия между ними не всегда были ясными, иногда преобладали переходные формы. Это обусловило то, что один и тот же вид нередко понимался авторами по-разному.

С 50-х годов нашего века у ряда исследователей сарматских моллюсков появилась тенденция к расширению понятия вида (Papp, 1954; Мерклин, Невеская, 1955; Белокрыс, 1963б; Коюмджиева, 1969а). Это привело к большей определенности в отношении объема и границ многих видов сарматских двустворок. Однако в ряде случаев до сих пор многие формы трактуются весьма по-разному: одни авторы признают их видовую самостоятельность, другие же рассматривают их как подвиды, а третьи — как варианты индивидуальной изменчивости. Причиной этого является, кроме отмеченных особенностей сарматской фауны, также еще недостаточная ее изученность. Указанные причины остаются в силе до сих пор. Поэтому уточнение систематического состава сарматских двустворчатых моллюсков требует еще значительных дополнительных исследований.

Все сказанное выше в неменьшей степени касается и брюхоногих моллюсков, широко известных из ниже- и среднесарматских отложений. Однако по ревизии сарматских гастропод пока сделано неизмеримо меньше, чем по упорядочению систематики двустворчатых. До сих пор основным руководством для определения сарматских гастропод юга СССР является работа В.П. Колесникова "Сарматские моллюски" (1935). Основанная на морфотипологическом подходе к определению вида, эта большая и ценная работа в настоящее время значительно устарела. Достаточно указать, что, по определениям Колесникова, из сарматских отложений юга СССР, т.е. основной и наибольшей части сарматского бассейна, известно всего 18 родов, но более 160 видов гастропод. По последним же данным, приведенным в работах Е. Коюмджиевой (1969а) и И. Швагровского (Švagrovský, 1971), благодаря использованию этими исследователями не только морфологического, но и ряда других критериев для выделения вида, из сармата Болгарии известно 24 рода и только 76 видов, а из сармата Чехословакии — 26 родов и около 100 видов (из них 20 родов и около 80 видов морского происхождения).

Можно надеяться, что дальнейшее изучение сарматских гастропод со всей площади распространения этого бассейна, базирующееся на политипической концепции вида, позволит упорядочить их систематику. На данном же этапе наших знаний о сарматских гастроподах можно говорить только о самых общих сведениях, касающихся этой группы моллюсков.

Поэтому в настоящей работе из сарматских моллюсков рассматриваются только двустворчатые. Некоторые цифровые данные о числе родов и видов сарматских гастропод использованы лишь при сравнении с аналогичными данными о мезотических гастроподах.

В сарматском бассейне жили представители 19 родов двустворчатых моллюсков, принадлежащих к 14 семействам (*Mytilidae*, *Ostreidae*, *Lucinidae*, *Donacidae*, *Veneridae*, *Dreissenidae*, *Cardiidae*, *Mastridae*, *Mesodesmatidae*, *Tellinidae*, *Psammobiidae*, *Scrobiculariidae*, *Solenidae* и *Pholadidae*). Большинство семейств было представлено одним родом. Исключением являлись *Mytilidae* и *Mastridae*, представленные тремя родами каждое, и *Pholadidae*, представленное двумя родами.

В настоящее время описано около 200 видов сарматских двустворчатых моллюсков. Однако представляется, что в действительности их было примерно в два раза меньше. Согласно нашим данным, в сарматских отложениях встречены представители 110 видов (табл. 4). Многие из них были политипичны.

Разные виды в общем комплексе играли весьма различную роль. Из 103 морских видов только 14 являлись массовыми и широко распространенными: *Paphia vitaliana*, *P. ponderosa*, *Cerastoderma (Plicatiforma) praeplicatum*, *C. (P.) plicatum*, *C. (P.) fittoni*, *C. (Obsoletiforma) obsoletum*, *C. (O.) bajarunasi*, *Mastra (Sarmatimastra) eichwaldi*, *M. (S.) vitaliana*, *M. (S.) caspia*, *M. (S.) bulgarica*, *Cryptomastra pesanseris*, *Ervilia pusilla*, *Abra reflexa*, восемь — часто встречающимися: *Mytilaster incrassatus*, *Musculus (Musculus) sarmaticus*, *Donax (Paradonax) dentiger*, *Paphia tricuspia*, *Mastra (Sarmatimastra) podolica*, *M. (S.) fabreana*, *M. (S.) balcica*, *Solen subfragilis*. Большинство видов (47) имели "пятнистое" распространение, т.е. были многочисленны в сравнительно ограниченно распространенных комплексах, значительное число видов (34) встречалось редко, семь видов солоноватоводного рода *Congerina* имели "пятнистое" распространение.

При рассмотрении систематического состава морских раннесарматских двустворчатых моллюсков выделяются две группы (табл. 5): 1) виды, общие с видами из среднемиоценовых бассейнов (18), и 2) эндемичные виды (26), не встречавшиеся в одновременно существовавших открытых морских бассейнах и не известные в среднем миоцене.

В первой группе два вида (*Crassostrea gryphoides* и *Gari labordei*) были представлены в раннесарматском бассейне эндемичными подвидами, имевшими здесь ограниченное распространение, тогда как другие 16 видов и подвидов ничем не отличались от форм из среднемиоценовых бассейнов. Из последних восемь видов и подвидов были более характерны для среднего миоцена, а в раннесарматском бассейне их распространение было ограничено (*Brachidontes marginatus*, *Loriges dujardini*, *L. dentatus niveus*, *Pholas dujardini*, *Mastra basteroti konkensis*, *Abra alba scythica*, *Cerastoderma elegantis*, *Gastrana fragilis fragilis*), хотя часть из них дала начало характерным сарматским видам, получившим широкое распространение в раннесарматском водоеме. Два вида (*Abra reflexa* и *Solen subfragilis*) перешли из открытого среднемиоценового бассейна без изменений и широко распространились в раннесарматском водоеме, а шесть остальных были представлены в раннем сармате подвидами, перешедшими из полузамкнутого конкского бассейна, получившими здесь массовое развитие и давшими в большинстве случаев начало ряду эндемичных подвидов (*Cerastoderma obsoletum*, *C. praeplicatum*, *Mytilaster incrassatus*, *Ervilia pusilla*, *Donax dentiger*, *Paphia vitaliana*). Ниже приводится краткая характеристика перечисленных "унаследованных" сарматских видов.

Crassostrea gryphoides (Schloth.) была представлена в раннем сармате подвидом *sarmatica* (Fuchs), сравнительно мало отличавшимся от типового подвида, широко распространенного в миоценовых бассейнах Европы и плиоцене

Таблица 4

Стратиграфическое распределение и частота встречаемости сарматских двустворчатых моллюсков¹.

Вид и подвид	Подъярус					
	нижнесарматский		среднесарматский		верхнесарматский ²	
	Горизонт					
	нижний	верхний	нижний	верхний	нижний	средний
1	2	3	4	5	6	7
Mytilidae						
<i>Mytilaster incrassatus incrassatus</i> (Orb.)	ч	ч	ч	ч		
<i>M. incrassatus sinzovi</i> (Koles.)			п	п		
<i>M. incrassatus buglovensis</i> (Gat.)	е					
<i>Brachidontes marginatus</i> (Eichw.)	е					
<i>Musculus (Musculus) sarmaticus sarmaticus</i> (Gat.)						
	ч	ч	ч	ч		
<i>M.(M.) sarmaticus naviculoides</i> (Koles.)	ч	ч	ч	ч		
<i>M.(M.) sarmaticus gatuevi</i> (Koles.)			е	е		
<i>M.(M.) sarmaticus maximus</i> Nevessk.	п	п	п	п		
<i>M.(M.) sarmaticus multicostatus</i> (Gat.)			е	е		
<i>M.(M.) sarmaticus talischensis</i> (Sult.)			е	е		
<i>M.(M.) denysianus</i> (Orb.)			е	е		
<i>M.(M.) fuchsi</i> (Sinz.)			е	е		
<i>M.(M.) papilio</i> (Gat.)			е	е		
Ostreidae						
<i>Crassostrea gryphoides sarmatica</i> (Fuchs)						
	е	п				
Lucinidae						
<i>Loripes dujardini</i> (Desh.)						
	пч					
<i>L. dentatus niveus</i> (Eichw.)						
	е					
Donacidae						
<i>Donax (Paradonax) dentiger dentiger</i> Eichw.						
	ч	ч	ч	р		
<i>D.(P.) dentiger lucidus</i> Eichw.	р	р	р	р		
<i>D.(P.) dentiger parvulus</i> Švagr.		п	е	пч		
<i>D.(P.) priscus priscus</i> Eichw.	е	р	р	р		
<i>D.(P.) priscus hoernesii</i> Sinz.			е	е		
<i>D.(P.) planus</i> Param., sp. nov.			?	е		
<i>D.(P.) nevesskajae</i> Param., sp. nov.			пч			
Veneridae						
<i>Paphia vitaliana vitaliana</i> (Orb.)						
	м	м	ч	ч		
<i>P. vitaliana aksajica</i> (Bog.)	ч	р	р	р		

¹ До уточнения в таблице не учитывались данные К.Г. Багдасарян (1970а), Г.И. Попова и Е.П. Юртаевой (1973), А.А. Али-Заде (1974) и К.Ф. Грузинской (1974) о необычной стратиграфической приуроченности *Cerastoderma plicatum plicatum* и *C. obsoletum vindobonense* к конкскому горизонту; *C. michailowi* – к веселянским слоям и нижнему сармату; *C. barbati* – к нижнему сармату; *C. praeplicatum praeplicatum*, *C. obsoletum ruthenicum*, *Maetra bulgarica*, *M. crassicolis* – к среднему сармату; *C. plicatum plicatofittoni*, *C. fittoni fittoni*, *C. obsoletum obsoletum* (" *Cardium* " *uiratamense*), *C. quadripartitum*, *M. andrussowi*, *M. vitaliana vitaliana* – к верхнему сармату.

² В верхнем горизонте верхнесарматского подъяруса двустворчатые моллюски не известны.

Таблица 4 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
<i>P. vitaliana mediosarmatica</i> (Andrus.)			пч	пч		
<i>P. naviculata</i> (R. Hoern.)	р	р	пч	пч		
<i>P. tricuspia</i> (Eichw.)		р	ч	р		
<i>P. ponderosa</i> (Orb.)			м	м		
<i>P. crenelata</i> (Sim. et Barb.)				пч		
Dreissenidae						
<i>Congerina neumayri neumayri</i> Andrus.	?	?	пч	пч		
<i>C. neumayri poenensis</i> Jean.			пч	пч		
<i>C. moldavica moldavica</i> Andrus.	п?	п?	п	п		
<i>C. moldavica carasi</i> Jek.	пч	пч	пч	пч		
<i>C. moldavica politioanei</i> Jek.	пч?	пч?	пч?	пч?		
<i>C. sarmatica</i> Kojum.	п	п	п	п		
<i>C. kosovensis</i> Kojum.			пч	пч		
<i>C. beregovi</i> Kojum.			пч	пч		
<i>C. savuli savuli</i> Jean.			пч	пч		
<i>C. savuli vasluensis</i> Jean.			пч	пч		
<i>C. savuli hilitzae</i> Jean.			пч	пч		
<i>C. elongata elongata</i> Jean.			пч	пч		
<i>C. elongata tacutai</i> Jean.			пч	пч		
Cardiidae						
<i>Cerastoderma (Plicatiforma)</i>						
<i>praeplicatum praeplicatum</i> (Hilb.)	м	е				
<i>C.(P.) praeplicatum pseudoplicatum</i> (Fried.)	пч					
<i>C.(P.) plicatum plicatum</i> (Eichw.)		м	р			
<i>C.(P.) plicatum jammense</i> (Hilb.)		пч	р			
<i>C.(P.) plicatum latisulcum</i> (Münst.)		пч	пч			
<i>C.(P.) plicatum plicatofittoni</i> (Sinz.)		р	р			
<i>C.(P.) fittoni fittoni</i> (Orb.)			?	м		
<i>C.(P.) fittoni rustovense</i> (Sult.)			?	пч		
<i>C.(P.) tzankovi</i> (Kojum.)				пч		
<i>C.(P.) suense</i> (Sidor.)			е	е		
<i>C.(Obsoletiforma) obsoletum ruthenicum</i> (Hilb.)	м	е				
<i>C.(O.) obsoletum lithopodolicum</i> (Dub.)	п	п				
<i>C.(O.) obsoletum vindobonense</i> (Lask.)	пч	м	пч			
<i>C.(O.) obsoletum obsoletum</i> (Eichw.)		м	ч	ч		
<i>C.(O.) obsoletum ghergutai</i> (Jek.)		пч				
<i>C.(O.) obsoletum ringeiseni</i> (Jek.)		пч				
<i>C.(O.) obsoletum nefandum</i> (Koles.)			пч	пч		
<i>C.(O.) obsoletum ingratum</i> (Koles.)			пч	пч		
<i>C.(O.) sarmaticum</i> (Barb.)	пч	пч	пч	пч		
<i>C.(O.) gatuevi gatuevi</i> (Koles.)	р	р	р	р		
<i>C.(O.) gatuevi pseudomichailovi</i> (Koles.)			е	е		
<i>C.(O.) kaundense kaundense</i> (Sidor.)	е	е				
<i>C.(O.) kaundense volhynicum</i> (Grischk.)	пч					
<i>C.(O.) fischeriforme fischeriforme</i> (Papp)		р	р			
<i>C.(O.) fischeriforme millelocum</i> (Sidor.)		пч				
<i>C.(O.) venestum</i> (Koles.)			пч	е		
<i>C.(O.) desperatum</i> (Koles.)				пч		
<i>C.(O.) obsoletiforme</i> (Koles.)			пч	е		
<i>C.(O.) obliquoobsoletum</i> (Koles.)			пч	е		
<i>C.(O.) nalivkini</i> (Koles.)			пч	пч		
<i>C.(O.) beaumonti beaumonti</i> (Koles.)			пч	пч		
<i>C.(O.) beaumonti kavarnense</i> (Kojum.)				пч		
<i>C.(O.) incurvatum</i> (Koles.)			пч	пч		
<i>C.(O.) inflatum inflatum</i> (Sinz.)			пч	пч		
<i>C.(O.) inflatum densicostatum</i> (Sim. et Barb.)			е	е		

Таблица 4 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7
<i>C.(O.) aviculare</i> (Sinz.)			е	е		
<i>C.(O.) loweni loweni</i> (Sinz.)			пч	пч		
<i>C.(O.) loweni squamatum</i> (Koles.)			е	е		
<i>C.(O.) bajarunasi bajarunasi</i> (Koles.)			м	м		
<i>C.(O.) bajarunasi urupense</i> (Koles.)			е	е		
<i>C.(O.) michailowi</i> (Toula)			п	п		
<i>C.(O.) pseudosemisulcatum</i> (Andrus.)			пч	пч		
<i>C.(O.) pseudofischerianum</i> (Sinz.)			е	е		
<i>C.(O.) fischerianum</i> (Öng.)				п		
<i>C.(O.) centopleurum</i> (Andrus.)			пч	пч		
<i>C.(O.) acerbum</i> (Koles.)			е	е		
<i>C.(O.) quadripartitum quadripartitum</i> (Koles.)			пч	пч		
<i>C.(O.) quadripartitum protractiforme</i> (Koles.)			пч	пч		
<i>C.(O.) kishinevense</i> (Koles.)			р	р		
<i>C.(O.) sartasense</i> (Neveesk.)			е	е		
<i>C.(O.) praefischerianum</i> (Koles.)			е	е		
<i>C.(O.) laevigatoloweni</i> (Koles.)			пч	пч		
<i>C.(O.) oncescui</i> (Sagat.)			е			
<i>C.(O.) pseudoinflatum</i> (Sagat.)			е			
<i>C.(O.) filipescui</i> (Sagat.)			е			
<i>C.(O.) karabugasicum</i> (Sidor.)	е	е				
<i>C.(O.) karagiense</i> (Sidor.)	е	е				
<i>C.(O.) descriptum</i> (Volk.)			е	е		
<i>C.(O.) zhizhchenki</i> (Stekl.)			е	е		
<i>C.(O.) lepidosum</i> Param., sp. nov.			п	п		
<i>C.(Inaequicostata) elegantis</i> (Stekl.)	е	е	е			
<i>C.(I.) pium pium</i> (Zhizh.)	пч	пч	пч	пч		
<i>C.(I.) pium pestis</i> (Zhizh.)	е	е	е	е		
<i>C.(I.) pium convexum</i> Param., subsp. nov.		пч				
<i>C.(I.) gracilicos tatum</i> (Jek.)	е	е	е			
<i>C.(I.) suessi</i> (Barb.)		е	р	р		
<i>C.(I.) janoscheki janoscheki</i> (Papp)	пч					
<i>C.(I.) janoscheki radiatum</i> (Švagr.)	е					
<i>C.(I.) inopinatum</i> (Grischk.)	пч					
<i>C.(I.) wiesenense</i> (Papp)		пч				
<i>C.(I.) politioanei politioanei</i> (Jek.)	пч	пч	е			
<i>C.(I.) politioanei suessiforme</i> (Jek.)		е				
<i>C.(I.) politioanei boinitzense</i> (Kojum.)			п	п		
<i>C.(I.) subfittoni subfittoni</i> (Andrus.)			е	е		
<i>C.(I.) subfittoni nigrum</i> (Zhizh.)		п	п	пч		
<i>C.(I.) subfittoni finitimum</i> (Grischk.)		пч	е			
<i>C.(I.) barboti barboti</i> (R. Hoern.)			пч	пч		
<i>C.(I.) barboti lessitchinense</i> (Muskhel.)			е	е		
<i>C.(I.) barboti caucasicum</i> (Sult.)			е	е		
<i>C.(I.) vasoevitshi</i> (Koles.)			пч	пч		
<i>C.(Planacardium) doenginghi doenginghi</i> (Sinz.)	е	пч	пч	е		
<i>C.(P.) doenginghi praeforme</i> (Papp)			е			
<i>C.(P.) doenginghi costatum</i> Param., subsp. nov.				пч		
<i>C.(P.) parvum</i> Param., sp. nov.		е				
<i>C.(P.) neveskajae</i> Param., sp. nov.			пч			
<i>C.(P.) rarum</i> Param., sp. nov.			е			
Mactridae						
<i>Mactra (Sarmatimactra) eichwaldi eichwaldi</i> Lask.	м	м	е			
<i>M.(S.) eichwaldi crassa</i> Sidor.		ч	е			
<i>M.(S.) macarovici</i> Jean.			пч			

Таблица 4 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
<i>M.(S.) andrussovi</i> Koles.	пч	пч	пч			
<i>M.(S.) podolica</i> Eichw.			ч	ч	е	
<i>M.(S.) urupica</i> Dan.	р	р	р	р		
<i>M.(S.) vitaliana vitaliana</i> Orb.			м	м		
<i>M.(S.) vitaliana turkmena</i> Nevessk.			пч	пч		
<i>M.(S.) georgei</i> Baily			пч	пч		
<i>M.(S.) tapesoides</i> Sinz.			пч	пч		
<i>M.(S.) fabreana</i> Orb.				ч		
<i>M.(S.) caspia</i> Eichw.					р	м
<i>M.(S.) bulgarica</i> Toula					р	м
<i>M.(S.) alata</i> Macar.						п
<i>M.(S.) balcica</i> Macar.						пч
<i>M.(S.) timida</i> Zhizh.						п
<i>M.(Eomactra) basteroti konkensis</i> Sok.	е					
<i>Cryptomactra pseudotellina</i> (Andrus.)		р	п	п		
<i>C. pesanseris</i> (May.)			м	м		
<i>Pseudomactra poroschini</i> Stekl.						п
Mesodesmatidae						
<i>Ervilia pusilla trigonula</i> Sok.	р					
<i>E. pusilla dissita</i> (Eichw.)	м	м	е			
<i>E. pusilla andrussovi</i> Koles.	пч	пч				
Tellinidae						
<i>Gastrana fragilis fragilis</i> (L.)	е	е				
<i>G. fragilis sarmatica</i> Koles.			е			
Psammobiidae						
<i>Gari labordei sarmatica</i> (Papp)	е	е				
Scrobiculariidae						
<i>Abra alba scythica</i> (Sok.)	е					
<i>A. reflexa</i> (Eichw.)	м	ч	е			
Solenidae						
<i>Solen subfragilis</i> Eichw.	ч	ч	ч	ч	е	е
Pholadidae						
<i>Pholas dujardini</i> May.	пч					
<i>Ph. hommairei</i> Orb.		п	п	п		
<i>Ph. sinzovi sinzovi</i> Koles.			е	е		
<i>Ph. sinzovi mamedzadei</i> Sult.			пч			
<i>Ph. zardabii</i> Sult.			пч			
<i>Ph. alizadei</i> Sult.			пч			
? <i>Formosulus lucidus</i> Zhizh.			е	е		

Обозначения: м – руководящие формы для широко распространенных комплексов, п – формы с “пятнистым” распространением, руководящие в ограниченно распространенных комплексах; ч – часто встречающиеся формы в широко распространенных комплексах; пч – часто встречающиеся формы в ограниченно распространенных комплексах; р – редкие формы в широко распространенных комплексах; е – единичные, очень редко встречающиеся формы.

Таблица 5

Двустворчатые моллюски раннесарматского бассейна

Виды, встречающиеся в среднемиоценовых бассейнах	Виды, появившиеся в раннесарматском бассейне
<p>Вымершие в раннем сармате</p> <p><i>Brachidontes marginatus</i></p> <p><i>Crassostrea gryphoides</i></p> <p><i>Loripes dujardini</i></p> <p><i>L. dentatus</i></p> <p><i>Cerastoderma (Plicatiforma) praeplicatum</i></p> <p><i>Maetra basteroti</i></p> <p><i>Gari labordei</i></p> <p><i>Abra alba</i></p> <p><i>Pholas dujardini</i></p>	<p>Специфичные</p> <p><i>Cerastoderma (Obsoletiforma) kaudense</i></p> <p><i>C. (O.) karabugasicum</i></p> <p><i>C. (O.) karagiense</i></p> <p><i>C. (Inaequicostata) janoscheki</i></p> <p><i>C. (I.) inopinatum</i></p> <p><i>C. (I.) wiesenense</i></p> <p><i>C. (Planacardium) parvum</i></p>
<p>Переходящие в средний сармат</p> <p><i>Mytilaster incrassatus</i></p> <p><i>Donax dentiger</i></p> <p><i>Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum</i></p> <p><i>C. (Inaequicostata) elegantis</i></p> <p><i>Ervilia pusilla</i></p> <p><i>Gastrana fragilis</i></p> <p><i>Abra reflexa</i></p> <p><i>Paphia vitaliana</i></p> <p><i>Solen subfragilis</i></p>	<p>Переходящие в средний сармат</p> <p><i>Musculus sarmaticus</i></p> <p><i>Donax priscus</i></p> <p><i>Paphia naviculata</i></p> <p><i>P. tricuspia</i></p> <p><i>Cerastoderma (Plicatiforma) plicatum</i></p> <p><i>C. (Obsoletiforma) sarmaticum</i></p> <p><i>C. (O.) gatuevi</i></p> <p><i>C. (O.) fischeriforme</i></p> <p><i>C. (Inaequicostata) pium</i></p> <p><i>C. (I.) suessi</i></p> <p><i>C. (I.) gracilicostatum</i></p> <p><i>C. (I.) politioanei</i></p> <p><i>C. (I.) subfittoni</i></p> <p><i>C. (Planacardium) doengingki</i></p> <p><i>Maetra eichwaldi</i></p> <p><i>M. andrussowi</i></p> <p><i>M. urupica</i></p> <p><i>Cryptomaetra pseudotellina</i></p> <p><i>Pholas hommairei</i></p>

Средиземноморья. У представителей сарматского подвида створки были значительно более массивными, обычно косорасширенными и меньших размеров (длина их обычно не превышала 100 мм, в то время как у типового подвида она доходила до 250 мм). Последние два отличия не постоянны, в Дакийском заливе встречались единичные сильно удлинённые экземпляры (Кожумджиева, 1969а). Представители *C. gryphoides sarmatica* обитали на западе раннесарматского бассейна, в Паннонской части, в Дакийском и Галицийском заливах.

Gari labordei (М. Ноерн.) была представлена в раннем сармате подвидом *sarmatica* (Papp), отличающимся от типового среднемиоценового подвида меньшими размерами (длина 65 мм вместо 110 мм) и удлинённым передним полем. У сарматского подвида переднее поле равно или длиннее заднего, в то время как у типового подвида из бадения Центральной Европы оно значительно короче (Кожумджиева, 1969а). *G. labordei sarmatica* обитала в раннем сармате только на западе бассейна — в Паннонской части и Дакийском заливе.

Brachidontes marginatus (Eichw.) – вид, широко распространенный в среднемиоценовых бассейнах, встречался только в первой половине раннего сармата в западной части бассейна и относился к редким формам (нами найдена лишь одна створка в районе с. Залесцы на Вольни).

Loripes dentatus niveus (Eichw.) и *L. dujardini* (Desh.) обитали в ранне- и среднемиоценовых бассейнах; первый из них в первой половине раннего сармата был очень редок, второй же встречался в довольно больших количествах. Распространены они были только в западной части раннесарматского бассейна, до Борисфенского залива. Подвид *L. dentatus niveus*, живший главным образом во второй половине среднего миоцена, отличался от типового подвида, характерного для первой половины этого времени, меньшими размерами, большей уплощенностью и тонкостенностью створок. Сравнение видов *Loripes*, встречающихся в неогеновых и четвертичных отложениях юга СССР и Европы, приведено ниже при описании мезотического вида *L. pseudoniveus* Andrus. (табл. 55).

Maetra (Eomactra) basteroti konkensis Sok., нередко определявшаяся как *M. eichwaldi buglovensis* Lask. (Парамонова, 1967), в раннем сармате встречалась в виде единичных экземпляров в Галицийском заливе. Вид этот пользовался широким распространением в среднем миоцене, где был представлен двумя подвидами (табл. 6). Типовой подвид был характерен для бадения и сартагана, а *M. (E.) basteroti konkensis* – для бадения, веселянского и бугловского времени. В раннем сармате она обитала в Галицийском заливе.

Таблица 6

Ключ для определения подвигов *Maetra (Eomactra) basteroti*

1. а) Раковина до 30 мм длины, с концентрическими ребрышками по всему закилевому полю *M. (E.) basteroti basteroti* May.
- б) Раковина до 22 мм длины, с концентрическими ребрышками на закилевом поле только вблизи замочного края
. *M. (E.) basteroti konkensis* Sok.

Abra alba (Wood) существует с гельвета доныне. Это политипический вид, представленный четырьмя подвидами (табл. 7). Типовой подвид известен на протяжении всего времени существования вида. В чокракском водоеме отмечен эндемичный подвид *euxinica* Merkl. Подвид *apelina* (Renier) был характерен для конца среднего миоцена, в том числе и для конкского бассейна. Встречавшийся в самом начале раннего сармата подвид *scythica* (Sok.) существовал в конкском и бугловском бассейнах. В конце среднего миоцена этот подвид дал начало виду *Abra reflexa* (Eichw.), широко расселившемуся в раннесарматском бассейне. В начале среднего сармата распространение его резко сокра-

Таблица 7

Ключ для определения подвигов *Abra alba*¹

1. а) Раковина значительно удлиненная (средн. вс/д = 0,65), с дуговидным замочным краем *A. alba alba* (Wood)
- б) Раковина удлиненная (вс/д = 0,68–0,80), с угловатым замочным краем 2
- 2(16). а) Раковина со слабо развитым килем *A. alba scythica* (Sok.)
- б) Раковина без киля 3
- 3(26). а) Раковина удлиненная (вс/д = 0,70–0,75), апикальный угол более 120° *A. alba apelina* (Renier)
- б) Раковина менее удлиненная (вс/д = 0,74–0,81), апикальный угол менее 120° *A. alba euxinica* Merkl.

¹ Ниже употребляются следующие сокращения: д – длина створки, вс – высота створки, вып – выпуклость створки, дпч – длина передней части створки, дс – длина синуса.

Таблица 8

Ключ для определения видов *Abra* из неогеновых и четвертичных отложений юга СССР

1. а) Раковина удлинненно-овальная (вс/д = 0,54–0,62, средн. 0,56–0,59), прозрачная или полупрозрачная *A. milashevichi* Neveesk.
- б) Раковина овальная или треугольно-овальная (вс/д > 0,60, средн. 0,73–0,78), непрозрачная 2
- 2(16). а) Правая створка с хорошо развитым килем, отделяющим узкое заднее поле; синус умеренно длинный (средн. дс/д = 0,65) *A. reflexa* (Eichw.)
- б) Правая створка без килевого перегиба или со слабо развитым перегибом; синус длинный (средн. дс/д = 0,69–0,72) 3
- 3(26). а) На границе заднего и переднего полей нет складки. Раковина слабо неравносторонняя (средн. дпч/д = 0,48), мало-выпуклая (средн. вып/вс = 0,23) *A. ovata* (Phil.)
- б) Заднее поле правой створки часто отделено слабо выступающей валикоподобной складкой; раковина заметно неравносторонняя (средн. дпч/д = 0,53–0,55), различно выпуклая 4
- 4(36). а) Раковина выпуклая (средн. вып/вс = 0,28); боковые зубы в правой створке всегда хорошо развиты *A. alba* (Wood)
- б) Раковина менее выпуклая (средн. вып/вс = 0,22); боковые зубы в правой створке обычно ослаблены или даже отсутствуют *A. tellinoides* (Sinz.)

тилось, и во второй половине этого времени он вымер. Ключ для определения видов *Abra*, встречающихся в неогеновых и четвертичных отложениях юга СССР, приведен в табл. 8, а сравнение *A. alba* с другими видами – в табл. 9.

Solen subfragilis Eichw. жил в течение раннего и среднего миоцена и на протяжении всего сарматского века, он был распространен по всему сарматскому бассейну, но популяции его были обычно малочисленными.

Gastrana fragilis (L.) была представлена в сармате типовым подвидом, живущим с раннего миоцена доныне, и подвидом *sarmatica* Koles. Типовой подвид был распространен в раннем сармате Паннонской части бассейна, а подвид *sarmatica* был эндемичной формой для Галицийского залива среднесарматского моря, отличаясь овальными очертаниями створок.

Cerastoderma (Plicatiforma) praeplicatum (Hilb.) был представлен как типовым подвидом, перешедшим из среднемиоценового бассейна, так и возникшим в сарматском бассейне эндемичным подвидом *pseudoplicatum* (Friedb.). *C.(P.) praeplicatum praeplicatum* встречался очень редко в позднебаденском и бугловском морях, а также в западной части веселянского бассейна. В восточной части веселянского водоема (начиная с Центрального Предкавказья) его представители были более многочисленны. В раннесарматское время подвид этот очень широко распространился в Понто-Каспийской части бассейна. В начале раннего сармата в Галицийском заливе сформировался *C.(P.) praeplicatum pseudoplicatum*, отличающийся резко выраженной диспропорцией ребер, заметной на всей поверхности раковины, а не только в ее примакушечной части. При этом вставочные ребра появлялись не вблизи макушки, а на значительном расстоянии от нее. Представители последнего подвида мигрировали на запад, где расселились в Дакийском заливе и Паннонской части бассейна. Во второй половине раннего сармата вид *C.(P.) praeplicatum* почти полностью вымер.

Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum (Eichw.) был представлен в сармате восемью подвидами (табл. 10), из которых в предшествовавших бугловском и веселянском бассейнах обитал лишь один подвид *ruthenicum* (Hilb.). Этот подвид широко распространился в первой половине раннего сармата в Понто-Каспийской части бассейна на песчаных грунтах. *C.(O.) obsoletum lithopodolicum* (Dub.), возможно; появившийся тоже в конце среднего миоцена, в

Таблица 9

Сравнение признаков видов *Abra* из неогеновых и четвертичных отложений юга СССР

Признак	<i>Abra alba</i>	<i>A. tellinoides</i>	<i>A. ovata</i>	<i>A. reflexa</i>
Максимальная длина, мм	17	16,5	25	19
вс/д	0,59-0,85 M=0,73 $\sigma=0,055$	0,70-0,84 M=0,77 $\sigma=0,033$	0,70-0,83 M=0,78 $\sigma=0,028$	0,67-0,80 M=0,74 $\sigma=0,033$
вып/вс	0,23-0,33 M=0,28 $\sigma=0,025$	0,16-0,29 M=0,22 $\sigma=0,029$	0,19-0,25 M=0,23 $\sigma=0,023$	0,21-0,33 M=0,25 $\sigma=0,02$
Равностворчатость	Слабо неравностворчатая	Слабо неравностворчатая	Равностворчатая	Равностворчатая
дпч/д	0,40-0,64 M=0,55 $\sigma=0,054$	0,42-0,62 M=0,53 $\sigma=0,091$	0,40-0,60 M=0,48 $\sigma=0,054$	0,49-0,59 M=0,54 $\sigma=0,03$
дс/д	0,60-0,80 M=0,69 $\sigma=0,049$	0,65-0,78 M=0,72 $\sigma=0,038$	0,65-0,78 M=0,70 $\sigma=0,039$	0,58-0,70 M=0,65 $\sigma=0,032$
Апикальный угол	113-130°	111-138° M=125° $\sigma=5,6$	средн. 120-125°	118-132° M=124° $\sigma=4,5$
Замок	Боковые зубы на правой створке хорошо развиты	Боковые зубы на правой створке развиты или отсутствуют	Боковые зубы на правой створке хорошо развиты	Боковые зубы на правой створке хорошо развиты
Скульптура	Слабо концентрически струйчатая; киль слабый или отсутствует	Слабо концентрически струйчатая; киль нет, редко слабые складки сзади	Тонко концентрически струйчатая; киль нет	Только линии нарастания; на правой створке обычно киль
Синус	Овальный, редко слабо угловато выступающий к макушке	Овальный, иногда слабо угловато выступающий к макушке	Обычно угловато выступающий к макушке	Овальный

раннесарматском бассейне был распространен почти исключительно на илистых грунтах. Его представители отличались более удлиненной раковиной и обычно гладкими низкими ребрами, нередко прямоугольного сечения. В раннесарматское время в Паннонской части бассейна появился подвид *vindobonense* (Lask.), характеризовавшийся более выпуклыми створками с заметно выдающимися макушками. Представители его мигрировали на восток в Дакийский и Галицийский заливы. В Дакийском заливе он продолжал жить в среднем сармате, в Галицийском же — лишь во второй половине раннего сармата. В это же время восточнее широко распространился типовой подвид, живший также и в среднем сармате. Раковина его не была столь резко килеватой и выпуклой. Во второй половине раннего сармата в Паннонской части бассейна и Дакийском заливе обитали еще подвиды *ghergutai* (Jek.) и *ringeiseni* (Jek.), в среднем сармате Понто-Каспийской части появились подвиды *nefandum* (Koles.) и *ingratum* (Koles.).

Mytilaster incrassatus (Orb.) — политипический вид, встречающийся в средне- и позднемиоценовых бассейнах Паратетиса (табл. 11). В чокракском бас-

сейне существовали подвиды *lucidus* (Zhizh.) и *sultanensis* (Gat.), в веселянском — *kolesnikovi* (Liv.). В Галицийском заливе в начале раннего сармата обитали представители подвида *buglovensis* (Gat.), перешедшего сюда из бугловского бассейна.

Таблица 10

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum* (Eichw.)

1. а) Раковина с редкими гребневидными чешуйками на ребрах *C.(O.) obsoletum ringeiseni* (Jek.)
 б) Раковина либо с гладкими ребрами, либо с частыми черепицевидами чешуйками на ребрах 2
- 2(16). а) Раковина умеренно удлинённая (вс/д = 0,57–0,95), с округло-выпуклыми или четырехугольными, обычно гладкими ребрами. Иногда чешуйки бывают лишь на 7–10 передних *C.(O.) obsoletum lithopodolicum* (Dub.)
 б) Раковина слабоудлинённая (вс/д = 0,67–1,05), с гладкими или чешуйчатými ребрами 3
- 3(26). а) Раковина либо с гладкими ребрами, либо с чешуйками только на 6–10 передних 4
 б) Раковина с чешуйчатými ребрами на всей поверхности раковины, либо на передних и закилевых 6
- 4(3а). а) Раковина короткая (вс/д = 0,90–1,05), резко килеватая, с высокой макушкой, гладкими ребрами, обычно с шестью ребрами на закилевом поле *C.(O.) obsoletum ghergutai* (Jek.)
 б) Раковина слабоудлинённая (вс/д = 0,71–0,93), с более или менее четким килем, с 6–10 чешуйчатými широкими ребрами, обычно с 7–8 ребрами на закилевом поле 5
- 5(4б). а) Раковина килеватая, с ребрами, расположенными пучками на заднем поле *C.(O.) obsoletum ruthenicum* (Hilb.)
 б) Раковина с округлым килем, с равномерно расположенными ребрами на заднем поле *C.(O.) obsoletum ingratum* (Koles.)
- 6(3б). а) Раковина резко килеватая, с высокой макушкой, значительно выпуклая (вып/вс = 0,31–0,46) *C.(O.) obsoletum vindobonense* (Lask.)
 б) Раковина ясно килеватая, с небольшой макушкой, выпуклая (вып/вс = 0,24–0,45) 7
- 7(6б). а) Раковина с 17–34 ребрами, из которых на заднем поле обычно находятся шесть *C.(O.) obsoletum obsoletum* (Eichw.)
 б) Раковина с 24–38 ребрами, из которых на заднем поле обычно находятся семь–восемь *C.(O.) obsoletum nefandum* (Koles.)

Последний подвид очень быстро вымер, а на смену ему появился типовой подвид, широко распространившийся по всему бассейну и живший вплоть до позднего сармата. Представители типового подвида были более крупных размеров (до 30 мм длины вместо 20 мм); зубчики на внутренней поверхности спинного края были очень слабо выражены или отсутствовали совсем. В среднем сармате Понто–Каспийской части бассейна от типового подвида возник подвид *sinzovi* (Koles.), имевший более выпуклые створки и сильно завернутые макушки. Он был приурочен к мшанковым биогермным образованиям.

Таблица 11

Ключ для определения подвидов *Mytilaster incrassatus* (Orb.)

1. а) Раковина почти прямоугольной формы; спинной и задний края образуют резко выраженный угол в передней четверти раковины *M. incrassatus sultanensis* (Gat.)
 б) Раковина клиновидная; спинной и задний края образуют округлый угол в средней части раковины или в ее задней половине 2

Таблица 11 (окончание)

- 2(16). а) Макушка завернута внутрь; киль прямой, слегка S-образно изогнутый лишь в примакушечной части *M. incrassatus lucidus* (Zhizh.)
 б) Макушка повернута вперед; киль S-образно изогнутый 3
- 3(26). а) Раковина до 15 мм длины; на внутренней поверхности спинного края хорошо видны зубчики 4
 б) Раковина до 30 мм длины; на внутренней поверхности спинного края зубчики слабо выражены или отсутствуют 5
- 4(3а). а) Раковина тонкостенная, выпуклая (вып/д = 0,29-0,58) *M. incrassatus buglovensis* (Gat.)
 б) Раковина толстостенная, сильновыпуклая (вып/д = 0,45-0,80) *M. incrassatus kolesnikovi* (Liv.)
- 5(36). а) Раковина выпуклая (вып/д = 0,32-0,50), с повернутой вперед макушкой *M. incrassatus incrassatus* (Orb.)
 б) Раковина сильновыпуклая (вып/д = 0,41-0,80), с сильно завернутой вперед макушкой *M. incrassatus sinzovi* (Koles.)

Ervilia pusilla (Phil.) была представлена в раннем сармате подвидами *trigonula* Sok., *dissita* (Eichw.) и *andrussovi* Koles. Представители первого из них, не превышавшие в длину 16 мм, были широко распространены в конце среднего миоцена и вымерли в самом начале раннего сармата. Подвид *dissita* появился в бугловском бассейне, где встречался редко. В раннем сармате он получил очень широкое распространение в мелководной части бассейна, где достигал 26 мм длины. В конце этого времени он почти всюду вымер и в начале среднего сармата как реликт встречался в Галицийском, Кубанском и Куринском заливах. Появившийся в раннем сармате подвид *andrussovi*, имевший раковину треугольной формы, расселился в более глубоководных участках бассейна на илестых грунтах. Вид *E. pusilla* был широко распространен в других миоценовых бассейнах Европы и юга СССР; в состав его входили еще три подвида. Ключ для определения подвидов *Ervilia pusilla* см. в табл. 12.

Таблица 12

Ключ для определения подвидов *Ervilia pusilla* (Phil.) из неогена Европы и юга СССР

1. а) Раковина до 15 мм длины, короткая (вс/д = 0,74-0,90), с отчетливым килем 2
 б) Раковина различной величины, удлиненная (вс/д = 0,50-0,80); киль округлый или совсем отсутствует 3
- 2(1а). а) Раковина сильно неравносторонняя (дпч/д = 0,32-0,45); апикальный угол обычно больше 110° *E. pusilla praepodolica* Andrus.
 б) Раковина слабо неравносторонняя (дпч/д = 0,43-0,50); апикальный угол меньше 110° *E. pusilla andrussovi* Koles.
- 3(16). а) Раковина заметно выпуклая (вып/вс = 0,30-0,44, средн. 0,34-0,38) *E. pusilla minuta* Sinz.
 б) Раковина менее выпуклая (вып/вс = 0,22-0,38, средн. не больше 0,32) 4
- 4(36). а) Раковина до 10-16 мм длины; замочный край равномерно выпуклый; кия нет 5
 б) Раковина до 15-26 мм длины; замочный край S-образно изогнут; киль округлый *E. pusilla dissita* (Eichw.)
- 5(4а). а) Раковина слабовыпуклая (вып/вс = 0,18-0,33, средн. 0,25-0,30), слабо неравносторонняя (средн. дпч/д = 0,46-0,49) *E. pusilla trigonula* Sok.
 б) Раковина более выпуклая (вып/вс = 0,27-0,38, средн. 0,31-0,32), более неравносторонняя (средн. дпч/д = 0,40-0,43) *E. pusilla pusilla* (Phil.)

Таблица 13

Двустворчатые моллюски среднесарматского бассейна

Виды, встречавшиеся в других бассейнах	Виды, появившиеся в среднесарматском бассейне
В среднемиоценовых и раннесарматском	Специфичные
<i>Mytilaster incrassatus</i> <i>Donax dentiger</i> <i>Cerastoderma (Obsoletiforma)</i> <i>obsoletum</i> <i>Ervilia pusilla</i> <i>Gastrana fragilis</i> <i>Abra reflexa</i> <i>Paphia vitaliana</i> <i>Cerastoderma (Inaequicostata)</i> <i>elegantis</i> <i>Solen subfragilis</i> ¹	<i>Musculus denysianus</i> <i>M. fuchsi</i> <i>M. papilio</i> <i>Donax planus</i> <i>D. neveskajae</i> <i>Paphia ponderosa</i> <i>P. crenelata</i> <i>Cerastoderma (Plicatiforma) fittoni</i> <i>C.(P.) tzankovi</i> <i>C.(P.) suense</i> <i>C.(Obsoletiforma) venestum</i> <i>C.(O.) desperatum</i> <i>C.(O.) obsoletiforme</i> <i>C.(O.) obliquoobsoletum</i> <i>C.(O.) nalivkini</i> <i>C.(O.) beaumonti</i> <i>C.(O.) incurvatum</i> <i>C.(O.) inflatum</i> <i>C.(O.) aviculare</i> <i>C.(O.) loweni</i> <i>C.(O.) bajarunasi</i> <i>C.(O.) michailowi</i> <i>C.(O.) pseudosemisulcatum</i> <i>C.(O.) pseudofischerianum</i> <i>C.(O.) fischerianum</i> <i>C.(O.) centopleurum</i> <i>C.(O.) acerbum</i> <i>C.(O.) quadripartitum</i> <i>C.(O.) kishinevense</i> <i>C.(O.) sartasense</i> <i>C.(O.) praefischerianum</i> <i>C.(O.) laevigatoloweni</i> <i>C.(O.) oncescui</i> <i>C.(O.) pseudoinflatum</i> <i>C.(O.) filipescui</i> <i>C.(O.) descriptum</i> <i>C.(O.) zhizhchenki</i> <i>C.(O.) lepidosum</i> <i>C. (Inaequicostata) barboti</i> <i>C.(I.) vasoovitshi</i> <i>C.(Planacardium) neveskajae</i> <i>C.(P.) rarum</i> <i>Maetra vitaliana</i> <i>M. macarovici</i> <i>M. georgei</i> <i>M. tapesoides</i> <i>M. fabreana</i> <i>Cryptomactra pesanseris</i>
В раннесарматском	
<i>Musculus sarmaticus</i> <i>Donax priscus</i> <i>Paphia naviculata</i> <i>P. tricuspia</i> <i>Cerastoderma (Plicatiforma) plicatum</i> <i>C.(Obsoletiforma) sarmaticum</i> <i>C.(O.) gatuevi</i> <i>C.(O.) fischeriforme</i> <i>C.(Inaequicostata) pium</i> <i>C.(I.) suessi</i> <i>C.(I.) gracilicostatum</i> <i>C.(I.) politioanei</i> <i>C.(I.) subfittoni</i> <i>C.(Planacardium) doengingki</i> <i>Maetra eichwaldi</i> <i>M. andrussowi</i> <i>M. urupica</i> <i>Cryptomactra pseudotellina</i> <i>Pholas hommairei</i>	

Таблица 13 (окончание)

Виды, встречавшиеся в других бассейнах	Виды, появившиеся в среднесарматском бассейне
	<i>Pholas sinzovi</i> <i>Ph.zardabii</i> <i>Ph. alizadei</i> <i>Formosulus lucidus</i> <i>Maetra podolica</i> ¹

¹ Переходящие в позднесарматский бассейн.

Остальные четыре вида из первой группы – *Cerastoderma (Inaequicostata) elegantis*, *Pholas dujardini*, *Donax (Paradonax) dentiger* и *Paphia vitaliana*, явившиеся родоначальниками ряда сарматских эндемичных видов, будут рассмотрены ниже, вместе с эндемичными ранне-, средне- и позднесарматскими видами.

Половина раннесарматских видов, относящихся к первой группе, т.е. общих с видами из среднего миоцена, вымерла в раннем сармате. Из остальных восьми, перешедших в средний сармат, три существовали очень недолго: *Ervillea pusilla*, *Gastrana fragilis* и *Abra reflexa*.

Виды второй группы, т.е. появившиеся в раннем сармате, в подавляющем большинстве (19 из 26) продолжали жить в среднем сармате. Только немногие из них довольно скоро вымерли: *Maetra eichwaldi*, *Cerastoderma fischeriforme*, *C. plicatum*, *Paphia tricuspsia*. Специфичными для раннего сармата были лишь семь видов, причем относящиеся исключительно к роду *Cerastoderma* (табл. 5). Фауна среднесарматского бассейна претерпела значительные изменения в основном за счет появления гораздо большего числа новых видов (53 вместо 26 в раннем сармате). При этом все новые виды, за исключением *Maetra podolica*, были специфичными (табл. 13). К концу среднего сармата почти все моллюски вымирают. Фауна позднесарматского бассейна была наиболее обедненной (табл. 14).

Таблица 14

Двустворчатые моллюски позднесарматского бассейна

Виды, встречавшиеся в других бассейнах	Виды, появившиеся в позднесарматском бассейне
<i>Solen subfragilis</i> <i>Maetra podolica</i>	Специфичные <i>Maetra caspia</i> <i>M. bulgarica</i> <i>M. alata</i> <i>M. balcica</i> <i>M. timida</i> <i>Pseudomaetra poroschini</i>

Родственные связи эндемичных сарматских видов в ряде случаев можно проследить. Как отмечалось, значительные затруднения нередко вызывает установление их видовой, а иногда и родовой принадлежности ввиду значительной изменчивости и наличия переходных форм, а также из-за еще недостаточной изученности.

Таблица 15

Ключ для определения подвидов *Musculus (Musculus) sarmaticus* (Gat.)

1. а) Раковина вздутая в передней части (вып/д до 0,56); макушка сильно загнута вперед *M.(M.) sarmaticus gatuevi* (Koles.)
- б) Раковина выпуклая (вып/д = 0,23-0,46); макушка повернута вперед 2
- 2(16). а) Раковина небольшая, до 11 мм длины; на переднем ее поле ребрышки расщепляются *M.(M.) sarmaticus talischensis* (Sult.)
- б) Раковина обычно более 11 мм длины; на переднем ее поле ребрышки не расщепляются 3
- 3(26). а) Раковина до 35 мм длины *M.(M.) sarmaticus maximus* Nevessk.
- б) Раковина до 25, редко 30 мм длины 4
- 4(36). а) Раковина с расширенным крыловидным спинным полем
. *M.(M.) sarmaticus multicosatus* (Gat.)
- б) Раковина без расширенного крыловидного спинного поля 5
- 5(46). а) Передняя часть раковины узкая; брюшное поле более или менее крутое; зубчиков на внутренних краях обычно нет
. *M.(M.) sarmaticus sarmaticus* (Gat.)
- б) Передняя часть широкая; брюшное поле пологое; зубчики обычно есть *M.(M.) sarmaticus naviculoides* (Koles.)

Типовой подрод рода *Musculus* был представлен в раннем сармате широко распространенным политипическим видом *M.(M.) sarmaticus* (Gat.) (табл. 15). Два его подвида – типовой и *naviculoides* (Koles.) обитали преимущественно на мелководных участках, а третий – *maximus* Nevessk. – на сравнительно глубоководных. Происхождение вида не совсем ясно. Наиболее вероятным его предком является *M.(M.) naviculus* (Dub.), известный в бадении ("тортоне"), тархане и чокраке. Виды эти морфологически столь сходны, что ранее некоторыми авторами даже не различались (R. Hoernes, 1874; Гатуев, 1916; Давиташвили, 1932). В среднем сармате появились три новых подвида *M.(M.) sarmaticus – gatuevi* (Koles.), *multicosatus* (Gat.) и *talischensis* (Sult.) и три новых вида – *M.(M.) denysianus* (Orb.), *M.(M.) fuchsi* (Sinz.) и *M.(M.) papilio* (Gat.). Все они, за исключением подвида *talischensis*, жившего в сравнительно глубоководных участках Куринского залива, были приурочены к мшанковым биогермным образованиям, где встречались очень редко.

Отличия отдельных видов *Musculus* показаны в табл. 16.

Таблица 16

Ключ для определения миоценовых видов *Musculus (Musculus)*

1. а) Раковина маленькая, не более 5 мм длины; на спинном поле обычно депрессия *M.(M.) naviculus* (Dub.)
- б) Раковина более 10 мм длины, без депрессии на спинном поле . . . 2
- 2(16). а) Раковина слабо вытянутая (вс/д = 1,08-1,52); киль отчетливый лишь вблизи макушки *M.(M.) conditus*¹ (Mayer)
- б) Раковина вытянутая (вс/д = 1,47-2,21, редко до 1,2); киль отчетливый на всем протяжении раковины 3
- 3(26). а) Ребрышки спинного поля в задней части раковины более или менее резко изгибаются *M.(M.) fuchsi* (Sinz.)
- б) Ребрышки не изгибаются 4
- 4(36). а) Брюшной край сильно вогнут; брюшное поле узкое, крутое
. *M.(M.) denysianus* (Orb.)
- б) Брюшной край слабовогнутый или выпуклый; брюшное поле широкое, пологое 5

¹ Для видов *M.(M.) naviculus* и *M.(M.) conditus* использованы данные Р.Л.Мерлина (1950) и Б.П.Жижченко (1959).

Таблица 16 (окончание)

- 5(46). а) На спинном поле ребрышки и разделяющие их промежутки расширяются, что делает поверхность раковины волнистой
 *M.(M.) papilio* (Gat.)
 б) Ребрышки и разделяющие их промежутки одинаковы на всей поверхности раковины *M.(M.) sarmaticus* (Gat.)

Donax в сармате был представлен четырьмя видами, относящимися к подроду *Paradonax* (ключ для определения среднемиоценовых и сарматских видов см. в табл. 17). Два из них, *D.(P.) dentiger* Eichw. и *D.(P.) priscus* Eichw., жили в раннем и среднем сармате, причем последний был больше характерен для среднего сармата, но встречался очень редко. *D.(P.) dentiger dentiger* существовал уже в бугловском бассейне, но был там довольно редок. В веселянском бассейне этот вид был представлен подвидом *tanaica* Gat. В раннесарматском бассейне очень широкое распространение получил типовой подвид, хотя представители его встречались обычно не в очень большом количестве. Этот подвид продолжал существовать и в среднем сармате. Еще два новых подвида появились во второй половине раннего сармата и продолжали встречаться в среднесарматском бассейне — *D.(P.) dentiger lucidus* Eichw. и *D.(P.) dentiger parvulus* Švagr. (табл. 18). Подвид *lucidus* обычно рассматривается как самостоятельный вид. Однако правильнее считать его подвидом (Коюмджиева, 1969а), так как эти формы связаны большим количеством переходов и встречаются обычно в разных местонахождениях. Уже Н.А.Соколов (1899) и В.Д.Ласкарев (1903) пришли к выводу, что *D. dentiger* происходит от среднемиоценового вида *D. intermedius* M. Hoern., причем переходной формой был *D. rutrum* Sok., живший в конкском бассейне. Скульптура закилевой части у *D. rutrum* стала менее резко выраженной, чем у *D. intermedius*, а у *D. dentiger* она исчезла совсем.

D.(P.) priscus был представлен двумя подвидами (табл. 19). Типовой из них жил в течение раннего и среднего сармата, а *D.(P.) priscus hoernesii* Sinz. появился в среднесарматское время и был связан с типовым подвидом большим количеством переходов. В среднем сармате появились два новых вида: *D.(P.) planus* Param., sp. nov. и *D.(P.) neveskajae* Param., sp. nov., которые были ограничены Галицийским заливом¹.

Таблица 17

Ключ для определения миоценовых видов *Donax (Paradonax)*

1. а) Раковина резко килеватая; закилевое поле вогнутое, задненижний угол заостренный; радиальные струйки на переднем поле вблизи киль более резко обозначенные . *D.(P.) tarchanensis* (Andrus.) Bajar.
 б) Раковина с более или менее ясным или слабо выраженным килем; закилевое поле невогнутое, задненижний угол округлый 2
 2(16). а) Раковина очень массивная, со значительно выступающей макушкой *D.(P.) bajarunasi* Andrus.
 б) Раковина немассивная, с очень слабо выступающей макушкой . . . 3
 3(26). а) Раковина овальная, почти равносторонняя (дпч/д = 0,45–0,56); киль выражен слабо *D.(P.) priscus* Eichw.
 б) Раковина овально-треугольная, неравносторонняя (дпч/д=0,53–0,63); киль отчетливый 4
 4(36). а) На закилевом поле раковины имеются тонкие концентрические ребрышки 5
 б) На закилевом поле раковины имеются только линии нарастания . . . 6
 5(4а). а) Концентрические ребрышки расположены на всей поверхности закилевого поля *D.(P.) intermedius* M. Hoern.

¹ См. описание новых видов.

Таблица 17 (окончание)

- б) Концентрические ребрышки расположены на закилевом поле только вблизи макушки *D. (P.) rutrum* Sok.
- 6(46). а) Раковина небольшая, до 15 мм длины, с синусом, превышающим по длине половину длины раковины 7
- б) Раковина обычно большая, до 20–25 мм длины, с синусом по длине меньше половины длины раковины 8
- 7(6а). а) На раковине радиальные струйки развиты лишь в средней части переднего поля *D. (P.) natjurus* Gat.
- б) На раковине радиальные струйки развиты по всей поверхности переднего поля *D. (P.) sallomacensis* Coss. et Peyr.
- 8(6б). а) Раковина очень плоская (вып/вс = 0,11–0,20) *D. (P.) planus* Param., sp. nov.
- б) Раковина выпуклая (вып/вс = 0,18– 0,33) 9
- 9(8б). а) Раковина с валикообразным килевым перегибом и вогнутым нижним краем в прикилевой части переднего поля *D. (P.) nevesskajae* Param., sp. nov.
- б) Раковина с более или менее ясно выраженным килевым перегибом и слабовыпуклым нижним краем *D. (P.) dentiger* Eichw.

Таблица 18

Ключ для определения подвидов *Donax (Paradonax) dentiger* Eichw.

1. а) Раковина с отчетливым килем; макушечный угол 120–146° *D. (P.) dentiger dentiger* Eichw.
- б) Раковина с округлым килем; макушечный угол 130–150° 2
- 2(1б). а) На переднем поле раковины перед килем очень слабое вдавление, на закилевом поле – две слабо выраженные складочки *Donax (P.) dentiger tanaica* Gat.
- б) Переднее и заднее поля раковины гладкие 3
- 3(2б). а) Раковина небольшая, до 12,5 мм длины, с сравнительно широкой макушкой *D. (P.) dentiger parvulus* Svagr.
- б) Раковина большая, до 21 мм длины, с узкой макушкой *D. (P.) dentiger lucidus* Eichw.

Таблица 19

Ключ для определения подвидов *Donax (Paradonax) priscus* Eichw.

1. а) Раковина с отчетливыми зубчиками на нижнем крае *D. (P.) priscus priscus* Eichw.
- б) Раковина с гладким нижним краем или с мелкими, слабо различимыми на нем зубчиками *D. (P.) priscus hoernesi* Sinz.

В систематике сарматских представителей подсемейства Tarpetinae семейства Veneridae остается еще очень много неясного, начиная с их родовой принадлежности. В современной литературе одни и те же виды сарматских венерид описываются под тремя родовыми названиями: *Tapes* (Давиташвили, 1932; Колесников, 1935; Simionescu et Barbu, 1940; Мерклин, Невеская, 1955; Белокрыс, 1963в; Коюмджиева, 1969а), *Irus* (Kautsky, 1929; Papp, 1939, 1954; Jekelius, 1944; Voda, 1959; Sagatovici, 1968а,б; Švagrovský, 1971) и *Paphia* (Зелинская, Куличенко, Макаренко, Сорочан, 1968). Что касается рода *Irus*, то характерные для его представителей приподнятые концентрические пластинки, пересекающиеся слабыми радиальными ребрами, у сарматских форм не наблюдались. Сарматские виды принадлежат либо к роду *Tapes*, либо к роду *Paphia*, ясности в этом вопросе пока нет. Здесь они отнесены к роду *Paphia*, как и мезотические виды тапетин. Происхождение *P. vitaliana* (Orb.) – вида, жившего в бутловском и конкском бассейнах и явившегося родоначаль-

ником сарматских пафий, остается неясным. Наиболее вероятно предположение В.Д. Ласкарева (1903), что этот вид происходит от средиземноморского ("тортонского") *P. modesta* (Dub.), у которого поверхность раковины покрыта хорошо выраженными концентрическими ребрышками, а синус мантийной линии глубокий, занимающий в длину более половины длины раковины. Как отмечает Н.А. Соколов (1899), у *P. vitaliana* из местонахождений р. Конки синус несколько более глубокий, чем у сарматских представителей этого вида.

Из миоцена Европы описано не менее семи видов рода *Paphia*. Все они, за исключением *P. taurica* (Andrus.), имеют на поверхности резко выраженные концентрические ребра. У сарматских форм (табл. 20) в общем отмечается сглаживание ребрышек. В раннем сармате от типового подвида вида *P. vitaliana* отделились подвид *aksajica* (Bog.) (табл. 21) и вид *P. naviculata* (R. Hoern.), обитавший в более глубоководных участках бассейна. Во второй половине раннего сармата появился вид *P. tricuspsia* (Eichw.). В начале среднего сармата возник вид *P. ponderosa* (Orb.), в конце среднего — *P. crenelata* (Sim. et Barbu). Сарматские пафии ввиду значительной изменчивости и большого числа переходных форм представляют немало трудностей для их видовой диагностики.

Таблица 20

Ключ для определения сарматских видов *Paphia*

1. а) Раковина удлинённая (вс/д = 0,55–0,83). . . *P. vitaliana* (Orb.)
- б) Раковина в среднем менее удлинённая (вс/д = 0,69–0,92) . . . 2
- 2(16). а) Раковина небольших размеров, длиной до 23 мм; примакушечный угол небольшой (68–107°) 3
- б) Раковина большая, до 40–50 мм длины; примакушечный угол более значительный (74–140°) 4
- 3(2а). а) Раковина с сильно выдающейся макушкой. *P. naviculata* (R. Hoern.)
- б) Раковина со слабо выдающейся макушкой
. *P. crenelata* (Sim. et Barbu)
- 4(2б). а) Раковина до 37 мм длины, овальная (вс/д = 0,69–0,89), толсто-стенная; примакушечный угол 74–117° . . . *P. tricuspsia* (Eichw.)
- б) Раковина до 50 мм длины, округлая или короткоовальная (вс/д = 0,73–1,00), очень массивная; примакушечный угол 74–132° *P. ponderosa* (Orb.)

Таблица 21

Ключ для определения подвидов *Paphia vitaliana*

1. а) На наружной поверхности раковины концентрические валикообразные ребра; примакушечный угол 80–115° . *P. vitaliana aksajica* (Bog.)
- б) На наружной поверхности раковины обычно только линии нарастания; примакушечный угол 119–140° 2
- 2(16). а) На наружной поверхности раковины морщинистые линии нарастания; заднезамочный край скошенный *P. vitaliana vitaliana* (Orb.)
- б) На наружной поверхности раковины очень тонкие линии нарастания; заднезамочный скошенный край на конце несколько приподнят *P. vitaliana mediosarmatica* (Andrus.)

Представители семейства Cardiidae были очень широко распространены в ранне- и среднесарматское время и встречались в больших количествах. В литературе их описано около 170 видов. Они давно обращали на себя внимание исследователей огромным разнообразием форм и своеобразием строения. Большая изменчивость, наличие нередко переходных форм, неясные филогенетические отношения с другими представителями надсемейства Cardiacae, а иногда и между собой — все это вызывало и продолжает вызывать большие трудности в установлении их систематического положения как на видовом, так и на родовом уровнях. Среди сарматских кардиид было выделено несколько групп род-

ственных видов. Еще В. Гильбер (Hilber, 1891) писал о сарматских кардидах, группирующихся вокруг *Cardium plicatum* Eichw. В.Д. Ласкарев (1903) выделил три группы видов: *C. plicatum* Eichw., *C. obsoletum* Eichw. и *C. protractum* Eichw. С. Жийе (Gillet, 1938), относившая сарматских кардиид к роду *Limnocardium* Stoliczka, выделила еще группу *L. irregulare* Eichw. В.П. Колесников (1948) стал рассматривать группы В.Д. Ласкарева как эндемичные секции *Plicatiformes*, *Obsoletiformes* и *Protractiformes*, указав для них типовые виды. Ряд видов, генетические связи которых были неясны, остались вне секций. В 1958г. Г.Н. Пришкевич и Л.А. Невеская выделили группу *Cardium transcarpaticum* Grischk. Е. Коюмджиева (1969а) описанных ею сарматских кардиид Болгарии отнесла к четырем группам, три из которых соответствуют секциям Колесникова, а четвертая (*Inaequicostates*) отвечает группе *C. transcarpaticum*.

Большинство авторов как в прошлом, так и в настоящем относили всех (или почти всех) сарматских кардиид к роду *Cardium* L. в широком его понимании, не указывая подродовой принадлежности (Eichwald, 1829, 1830; Эйхвальд, 1850; Синцов, 1892, 1897а; Андрусов, 1902в; Колесников, 1929, 1935, 1948; Давиташвили, 1932; Jekelius, 1944; Мерклин, Невеская, 1955; Papp, 1954; Boda, 1959; Гришкевич, 1961; Spajić, 1963; А.А. Али-Заде, 1967, 1974; Švagróvský, 1971 и др.). Однако сарматские кардииды сильно отличаются от типичных представителей рода *Cardium*, имеющих сильно вздутую раковину, покрытую широкими плоскими ребрами-складками, прямолинейную замочную площадку и полностью развитый замок. Некоторые исследователи всех сарматских кардиид или часть их объединяли с представителями разных родов (или подродов), иногда принадлежащих к различным подсемействам (или семействам).

В. Гильбер (Hilber, 1891) ошибочно описал некоторых сарматских кардиид в составе подрода *Monodaena* Eichw. До 40-х годов нашего века нередко частично или целиком сарматские кардииды относились к роду *Limnocardium* Stoliczka (Синцов, 1897а; Friedberg, 1934; Davies, 1935; Gillet, 1938). Своеобразный вид *Cardium doengingki* Sinz. часто включался в состав рода (или подрода) *Phyllocardium* Fischer (Андрусов, 1903б; Давиташвили, 1932; Gillet, 1938).

Несостоятельность подобных взглядов была показана в работах А.Г. Эберзина (1947б, 1951б), который доказал, что по особенностям строения наружной поверхности и замочного аппарата сарматские кардииды резко отличаются от лимнокардиид, и в том числе от *Limnocardium*, получивших массовое развитие лишь в плиоцене. Особенно нужно подчеркнуть, что у сарматских форм никогда не происходило сильного развития передних боковых зубов и резкого их выделение на фоне ослабленных кардинальных и задних боковых зубов, что характерно для лимнокардиумов. К тому же у наиболее древних подродов *Limnocardium*, известных с начала понта (*Limnocardium* s. str., *Tauricardium* Ebers., *Euxinocardium* Ebers., имеются либо зубы Р III и Р II, либо 4b и Р II, отсутствовавшие у сарматских видов. Эберзин отметил также отличительные признаки *Cardium doengingki* от *Phyllocardium*, не дающие возможности присоединять сарматский вид к плиоценовому роду (у *C. doengingki* в правой створке обычно один, а не два кардинальных зуба, слабо развита нимфа, нет дополнительной полувнутренней связи и другой характер ребристости: одни ребра начинаются у самой макушки, другие - на некотором расстоянии от нее).

А. Папп (Papp, 1954) указал на тесную связь сарматских кардиид с *Cardium edule* и на возможность их отнесения к подроду *Cerastoderma*. И.А. Коробков же (1954) отнес большинство сарматских видов рода *Cardium* к подроду *Cerastoderma*. Некоторые авторы приняли эту точку зрения (Moisescu, 1955; Коюмджиева, 1969а), многие же продолжали относить сарматских кардиид к роду *Cardium* в широком его понимании, хотя некоторые исследователи выделили часть сарматских кардиид в новые подроды в пределах рода *Cardium*. Так, виды секции *Plicatiformes* Л.А. Невеской (1950) были выделены в подрод *Plicatocardium*, Л.В. Мусхелишвили (1965, 1966) установила подроды *Kubanocardium* (в составе *Cardium loweni* Sinz. и *C. laevigatoloweni* Koles.),

Chartocardium (в составе *Cardium barbati* R. Hoern и *C. lessitchinense* nom. nud.) и *Kolesnikovia* (в составе части видов секции *Plicatiformes*). Для последних двух подродов не было дано описаний и не выделены типовые виды.

Э. Екелиус (Jekelius, 1944) при описании кардиид Сочи (Центральный Паратетис) выделил подрод *Replidacna* в составе рода *Cardium* и род *Prophylicardium*, характеризующиеся необычным строением замка. К сожалению, у *Prophylicardium* замок был изучен только на левых створках очень маленьких экземпляров. У *Replidacna*, по Екелиусу, зубы проходили параллельно раздельной поверхности створок и заворачивались кверху. Они нередко были увеличенных размеров и срастались с завернутым замочным краем. Иногда они все сливались и образовывали широкую выдающуюся пластинку. По мнению В.П. Колесникова (1949б), выделение этого подрода необоснованно. С. Жийе (Gillet, 1959) пришла к выводу, что подобные формы являются тератологическими. По-видимому, кроме тератологических форм, Екелиусом были отнесены к *Replidacna* и *Prophylicardium* в основном обломки примакушечных частей створок различных видов сарматских кардиид. В таких случаях возникает неправильное представление о гипертрофии зубов по отношению к очень маленькой створке. В действительности же зубы имели нормальные размеры по отношению к большой створке, от которой сохранилась только примакушечная часть. При этом также создается ложное впечатление об иной ориентировке зубов. Очень показательно, что материал по *Replidacna* как из сармата Румынии и СССР (Азербайджан и Туркмения), так и акчагыла Азербайджана представлен почти исключительно мелкими обломками примакушечной части створок (Jekelius, 1944; Али-Заде, 1969, 1974).

Монографическое исследование имевшегося в нашем распоряжении материала показало, что сарматские кардииды, особенно более ранние их представители — "*Cardium*" *praeplicatum* (Hilb.) и "*C.*" *obsoletum* Eichw., по своему морфологическому строению ближе всего стоят к представителям рода *Cerastoderma* Poli. От типового вида *Cerastoderma edule* (L.) они отличаются некоторой ослабленностью замка: отсутствием зубов 4b и P III и редукцией, часто полной, P II. У некоторых видов исчезают также зубы 3a и A II. Именно эти отличия вызывали сомнения в правильности отнесения сарматских кардиид к *Cerastoderma*. Однако в целом для церастодерм также характерна некоторая ослабленность замка. Так, значительная редукция зубов P III и P II, нередко до полного исчезновения, отмечается, например, у позднеолигоценовых *C. levinae* (Merkl.); у акчагыльских *C. dombra* (Andrus.) и других видов отсутствует зуб P III. У сарматских кардиид, как и у церастодерм, не отмечено случаев гипертрофии отдельных элементов замка или полного исчезновения всех латеральных или кардинальных зубов, что характерно для плиоценовых кардиид. В настоящее время ясно, что сарматских кардиид не следует причислять ни к роду *Cardium*, ни к плиоценовым родам подсемейства *Lymnocardiinae*: они должны быть отнесены к роду *Cerastoderma*. К этому же выводу пришел А. Папп, переописавший в 1974 г. материал из Центрального Паратетиса. Однако сарматские кардииды в своем развитии столь значительно уклонились от представителей типового подрода *Cerastoderma*, что образуют четыре особых подрода: *Plicatiforma* Koles., *Obsoletiforma* Koles., *Inaequicostata* Kojumd. и *Planacardium* Param. Они различаются не только по своему морфологическому строению (табл. 22), но также экологическими особенностями и до некоторой степени — путями эволюционного развития (Парамонова, 1971б). Их отличие от типового подрода было подтверждено также данными по микроструктуре раковины (Попов, 1974). Строение раковины, близкое к строению типичных церастодерм, отмечено у некоторых видов *Obsoletiforma*; наиболее измененными были представители подродов *Plicatiforma* и *Planacardium*.

В последнее время вопросы систематики сарматских кардиид затрагиваются во многих статьях К.Г. Багдасарян (1970б, 1973, 1974). Автор совершенно справедливо подчеркивает своеобразие этих кардиид и говорит о необходимости построения их систематики на основе данных В.П. Колесникова. Однако часто меняющиеся взгляды К.Г. Багдасарян на систематическое положение тех или

иных видов, на объем тех или иных таксонов (без приведения аргументации) не способствуют уточнению их систематики. В целом представляется, что дробление сарматских кардиид, в подавляющем большинстве случаев генетически тесно между собою связанных, на многие роды и подроды является неоправданным. Разнообразие сарматских кардиид, обусловленное спецификой бассейна, в основном выражается в изменении таких видовых признаков, как форма раковины и характер ребристости. При выделении же среди них таксонов надвидового уровня следует учитывать гораздо большую устойчивость таких признаков, как замочный аппарат и микроструктура раковины.

Происхождение сарматских церастодерм остается пока еще неясным. Первые представители подродов *Plicatiforma* и *Obsoletiforma* — *C.(P.) praeplicatum praeplicatum* (Hilb.) и *C.(O.) obsoletum ruthenicum* (Hilb.), как уже было сказано, известны в отложениях верхов среднего миоцена, в том числе в бутловских и конкских слоях. По своему морфологическому строению из всех сарматских кардиид они наиболее близки к типичным церастодермам. По-видимому, они произошли от *C.(Cerastoderma) edule* (L.) или близкого к нему вида, обитавшего в морских бассейнах Центральной Европы с раннего миоцена (Mars, 1951). Внутривидовой состав этих видов в раннем сармате был разобран выше. От *C.(O.) obsoletum ruthenicum* в конкском бассейне отделился *C.(Inaequicostata) elegantis* (Stekl.), давший начало эндемичному сарматскому подроду. В конце первой половины раннего сармата от *C.(P.) praeplicatum praeplicatum* возник очень своеобразный *C.(Planacardium) doenginki doenginki* (Sinz.), т.е. сформировался еще один эндемичный подрод.

В среднем сармате число видов сарматских кардиид резко возросло, причем в основном за счет представителей подрода *Obsoletiforma*. Гораздо меньше появилось новых видов среди *Planacardium*, *Inaequicostata* и *Plicatiforma*. Подрод *Plicatiforma* (табл. 23) был представлен тремя широко распространенными политипическими видами (табл. 24–26), сменявшими друг друга во времени, — *C.(P.) praeplicatum* (Hilb.), *C.(P.) plicatum* (Eichw.) и *C.(P.) fittoni* (Orb.). Кроме того, по-видимому, к этому подроду относились *C. tzankovi* (Kojum.) и *C. sussenense* (Sidor.), обитавшие в среднем сармате в очень ограниченных районах. Их филогенетические отношения с другими видами неясны.

Таблица 22

Ключ для определения подродов рода *Cerastoderma*

1. а) Раковина обычно с полным замком; могут быть редуцированы лишь зубы Р III и Р II *Cerastoderma*
- б) Раковина с неполным замком: отсутствуют зубы 4b, Р III и обычно Р II, могут быть редуцированы 3a, А II, А III 2
- 2(16). а) Раковина сильно уплощенная (вып/д = 0,10–0,20), с ортогирной макушкой, с ребрами, расширяющимися в прикилевой части переднего края, и сильно ослабленным замком (нет зубов 3a, А II, А III) *Planacardium*
- б) Раковина выпуклая (обычно вып/д = 0,17–0,47), с прозогирной макушкой, с ребрами, не расширяющимися в прикилевой части переднего поля; всегда имеется зуб А III, часто присутствуют зубы 3a и А II 3
- 3(26). а) Раковина с резко неравномерно развитыми ребрами на переднем поле, либо на всей ее поверхности, либо в верхней ее половине; между килевым и последующим главным ребрами на переднем поле обычно находится несколько вставочных *Inaequicostata*
- б) Раковина обычно с равномерно развитыми ребрами на переднем поле; редко могут выделяться лишь килевое ребро или чередующиеся через одно главные и вставочные ребра в верхней половине раковины. В исключительных случаях при нахождении на раковине впереди киля нескольких вставочных ребер главные ребра покрыты различно развитыми чешуйками 4

Таблица 22 (окончание)

- 4(36). а) Раковина с 17–37 часто расположенными ребрами, иногда сглаженными; редко не переднем поле может выдаваться одно килевое ребро или несколько главных; в последнем случае они покрыты различно развитыми чешуйками *Obsoletiforma*
 б) Раковина с 7–27 ребрами, либо широко расставленными в прикилевой части переднего поля, либо неравномерно развитыми через одно, либо несколько дуговидно изогнутыми вперед *Plicatiforma*

Таблица 23

Ключ для определения видов *Cerastoderma* (*Plicatiforma*)

1. а) Раковина с 17–27 ребрами, в прикилевой части переднего поля либо неравномерно развитыми через одно, либо дуговидно изогнутыми вперед 2
 б) Раковина с 7–23 ребрами, более широко расставленными в прикилевой части переднего поля 4
 2(1а). а) Раковина до 15 мм длины, с равномерно развитыми ребрами, в прикилевой части переднего поля дуговидно изогнутыми вперед *C.(P.) tzankovi* (Kojum.)
 б) Раковина различной длины, с неравномерно развитыми ребрами через одно на переднем поле и собранными в пучки по два–три на заднем поле 3
 3(26). а) Раковина до 27 мм длины; на заднем ее поле обычно развито более шести ребер *C.(P.) praeplicatum* (Hilb.)
 б) Раковина до 7 мм длины; на заднем поле обычно развито шесть ребер *C. (P.) suense* (Sidor.)
 4(16). а) Раковина средних размеров, до 20–31 мм длины, с 9–23 ребрами, из которых на заднем поле обычно расположено более трех *C.(P.) plicatum* (Eichw.)
 б) Раковина обычно больших размеров, до 35 мм длины, с 7–15 ребрами, из которых на заднем поле обычно расположено не более трех *C.(P.) fittoni* (Orb.)

Таблица 24

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma* (*Plicatiforma*) *praeplicatum* (Hilb.)

1. а) Раковина с неравномерно развитыми ребрами лишь в примакующей части переднего поля *C.(P.) praeplicatum praeplicatum* (Hilb.)
 б) Раковина с неравномерно развитыми ребрами на всей поверхности переднего поля *C.(P.) praeplicatum pseudoplicatum* (Eichw.)

Таблица 25

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma* (*Plicatiforma*) *plicatum* (Eichw.)

1. а) На раковине обычно 15 ребер; в прикилевой части переднего поля они расставлены сравнительно нешироко [отношение ширины ребра (ш.р.) к ширине межреберного промежутка (ш.мр.п.) в среднем 0,4–1,3] 2
 б) На раковине обычно менее 15 ребер; в прикилевой части переднего поля они расставлены широко (ш.р./ш.мр.п. = 0,2–0,5) 3

Таблица 25 (окончание)

- 2(1а). а) Раковина обычно удлинненно-овальная (вс/д = 0,61-0,92), не более 23 мм длины; ребер может быть до 23; в прикилевой части переднего поля они обычно уже межреберных промежутков (ш.р./ш.мр.п. в среднем 0,4-0,9) . . . *C. (P.) plicatum plicatum* (Eichw.)
- б) Раковина часто округлой формы (вс/д = 0,70-0,95), до 31 мм длины; ребер не более 18; в прикилевой части переднего поля они часто шире межреберных промежутков (ш.р./ш.мр.п. в среднем 0,9-1,3) . . . *C. (P.) plicatum jammense* (Hilb.)
- 3(1б). а) На раковине обычно 10-13 ребер (минимум девять); в прикилевой части переднего поля они редко слабо выдаются за нижний край . . . *C. (P.) plicatum latisulcum* (Münst.)
- б) На раковине обычно 14-15 ребер (минимум 12); в прикилевой части переднего поля они обычно выдаются за нижний край . . . *C. (P.) plicatum plicatofittoni* (Sinz.)

Таблица 26

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Plicatiforma) fittoni* (Orb.)

1. в) Раковина массивная, с толстыми шипами на массивных 10-15 ребрах . . . *C. (P.) fittoni fittoni* (Orb.)
- б) Раковина тонкостенная, с тонкими шипами на очень тонких 7-10 ребрах . . . *C. (P.) fittoni rustovense* (Sult.)

В составе подрода *Obsoletiforma* насчитывается 35 видов (табл. 27), причем они очень различны как по своему объему, так и по занимаемым ареалам. Одни виды, как *C. (O.) obsoletum*, состоят из большого числа подвидов и очень широко распространены во времени и пространстве, другие же - монотипны и отличаются ограниченным распространением. В раннем сармате обитали лишь семь видов. В основном они продолжали существовать и в среднем сармате, где появилось большое число новых видов. Последние в большинстве случаев были приурочены к биогермным образованиям. Необходимо отметить, что границы некоторых видов ввиду их большой изменчивости и наличия переходных форм не всегда ясны и поэтому в какой-то мере условны. В то же время в массе они были достаточно различны по морфологии и часто обитали на одних и тех же биотопах, поэтому считать их подвидами невозможно. Несомненно, что для окончательных выводов необходим дополнительный материал. Для видов из Паннонской части бассейна мы имели только литературные данные.

Представителей подрода *Obsoletiforma* Е.Коюмджиева (1970а) по морфологии и родственным связям разделила на шесть подгрупп¹: *Cerastoderma obsoletum*, *C. kolesnikovi*, *C. bajaranasi*, *C. gatuevi*, *C. lithopodolicum* и *C. fischerianum*. Несомненно, что выделение таких подгрупп полезно, так как они облегчают ориентировку в очень большом многообразии форм подрода *Obsoletiforma*. В то же время, чтобы эти подгруппы были равноценны, необходимо выделить еще ряд подгрупп очень своеобразных видов: *C. desperatum* (с округло-четырехугольной раковиной и сильно сглаженными ребрами - *C. desperatum* и *C. venustum*), *C. inflatum* (раковина авикуловидная, ребра сглаженные - *C. inflatum* и *C. aviculare*), *C. loweni* (раковина с широким крыловидным задним краем, угловатыми ребрами и ослабленным замком - *C. loweni* и *C. laevigatoloweni*).

¹ По Коюмджиевой (1970а), эти подгруппы составляют две группы: *Obsoletiformes* и *Protractiformes*. Однако последние не имеют систематического значения: они очень тесно связаны между собой и составляют один подрод *Obsoletiforma* (Парамонова, 1971а, б).

Ключи для определения видов и подвидов представителей подрода *Obsoletiforma* см. в таблицах 27–34.

Таблица 27 .

Ключ для определения видов подрода *Obsoletiforma*

1. а) Раковина авикуловидная; ребра полностью сглажены или имеются два–три тонких ребра на заднем поле и иногда одно–два на переднем поле раковины 2
- б) Раковина округлая, округло– или овально–четырёхугольная, иногда более или менее скошенная; ребра обычно хорошо выражены, реже сглажены 3
- 2(1а). а) Раковина с полностью сглаженными ребрами; два задних ребра могут намечаться по сохранившимся на их месте маленьким шипикам *C.(O.) inflatum* (Sinz.)
- б) На раковине имеются два–три тонких ребра на закиловом поле и иногда одно–два ребра на переднем конце раковины *C.(O.) aviculare* (Sinz.)
- 3(1б). а) Раковина округлая, слабо килеватая 4
- б) Раковина округло– или овально–четырёхугольная, иногда более или менее скошенная; киль от резкого до округлого 8
- 4(3а). а) На ребрах в прикилевой части переднего поля дополнительное нитевидное чешуйчатое ребрышко *C.(O.) zhizhenki* (Stekl.)
- б) Раковина с ребрами без дополнительных ребрышек 5
- 5(4б). а) Раковина со сглаженными ребрами; лишь на переднем ее конце имеется семь–восемь тонких чешуйчатых ребер *C.(O.) michailowi* (Toula)
- б) Раковина с хорошо выраженными ребрами на всей поверхности 6
- 6(5б). а) Раковина с острыми угловатыми ребрами либо на всей поверхности раковины, либо в передней части переднего поля *C.(O.) gatuevi* (Koles.)
- б) Раковина с округло–выпуклыми ребрами 7
- 7(6б). а) Раковина сильновыпуклая (вып/вс = 0,37–0,42), с сильно загнутой вперед макушкой, с 30–40 ребрами *C.(O.) pseudosemisulcatum* (Andrus.)
- б) Раковина выпуклая (вып/вс = 0,24–0,33), с умеренно загнутой вперед макушкой, с 22–32 ребрами *C.(O.) bajarunasi* (Koles.)
- 8(3б). а) Раковина с неравномерно развитыми ребрами на переднем поле и резким килевым перегибом 9
- б) Раковина с равномерно развитыми ребрами на переднем поле и ясным килевым перегибом 15
- 9(8а). а) Раковина с выдающимся килевым ребром, тремя–пятью главными ребрами на переднем поле и несколькими вставочными ребрами впереди кия *C.(O.) lepidosum* Param., sp. nov.
- б) Раковина с выдающимся килевым ребром, иногда только у макушки с заметным чередованием различно выраженных ребер (через одно) 10
- 10(9б). а) На раковине 16–24 ребра, из них на заднем поле шесть, очень редко пять–семь 11
- б) На раковине 22–37 ребер, из них на заднем поле 7–12 13
- 11(10а). а) Раковина с очень резким килем, подчеркнутым шиповидным ребром; остальные ребра гладкие, за исключением крайнего заднего ребра с шипами *C.(O.) fischerianum* (Döng.)
- б) Раковина с резким килем; килевое ребро и ребра закилового поля шиповатые или чешуйчатые 12

Таблица 27 (продолжение)

12(116).а)	Раковина с шиповатыми килевым и закилевым ребрами; ребра переднего поля, за исключением трех-шести чешуйчатых передних, гладкие	<i>C.(O.) pseudofischerianum</i> (Sinz.)	
	б) Раковина с более или менее хорошо выраженными чешуйками на всех ребрах	<i>C.(O.) fischeriforme</i> (Papp)	
13(106).а)	Раковина с чешуйчатыми ребрами, нередко сильно сглаживающимися; в таком случае они прослеживаются по сохраняющимся чешуйкам	<i>C.(O.) centopleurum</i> (Andrus.)	
	б) Раковина с гладкими ребрами на переднем поле, за исключением 4-13 чешуйчатых передних		14
14(136).а)	Раковина с гладкими ребрами на закилевом поле	<i>C.(O.) praefischerianum</i> (Koles.)	
	б) Раковина с более или менее хорошо выраженными чешуйками на закилевых ребрах	<i>C.(O.) kaundense</i> (Sidor.)	
15(86). а)	Раковина с более или менее сглаженными ребрами в прикилевой части переднего поля		16
	б) Раковина с хорошо выраженными ребрами в прикилевой части переднего поля		18
16(15а).а)	Раковина с крыловидным задним полем и зубчатым задним краем; ребра в прикилевой части переднего поля асимметричны	<i>C.(O.) acerbum</i> (Koles.)	
	б) Раковина с узким закилевым полем и ровным или слабоволнистым задним краем; ребра в прикилевой части переднего поля симметричные		17
17(16а).а)	Раковина выпуклая (вып/вс = 0,24-0,35), с гладкими, почти совершенно сглаженными ребрами в прикилевой части переднего поля	<i>C.(O.) desperatum</i> (Koles.)	
	б) Раковина сильновыпуклая (вып/вс = 0,27-0,42) со слабочешуйчатыми ребрами на переднем конце и сглаженными на остальной части раковины	<i>C.(O.) venestum</i> (Koles.)	
18(156).а)	Раковина с асимметричными ребрами в прикилевой части переднего поля		19
	б) Раковина с симметричными ребрами в прикилевой части переднего поля		26
19(18а).а)	Раковина крупная, до 60 мм длины, с почти прямым замочным краем; заднее поле составляет почти половину поверхности раковины	<i>C.(O.) laevigatoloweni</i> (Koles.)	
	б) Раковина не более 40 мм длины; ветви замочного края более или менее скошены; закилевое поле занимает не более 1/4 поверхности раковины		20
20(196).а)	Раковина со сглаженными задними ребрами	<i>C.(O.) descriptum</i> (Volk.)	
	б) Раковина с хорошо выраженными задними ребрами		21
21(206).а)	На передних ребрах имеется дополнительное тоненькое нитевидное ребрышко	<i>C.(O.) karagiense</i> (Sidor.)	
	б) На ребрах раковины нет дополнительного ребрышка		22
22(216).а)	Раковина значительно удлиненная (вс/д = 0,64-0,79); на закилевом поле обычно семь ребер		23
	б) Раковина слабоудлиненная (вс/д = 0,77-1,1), на закилевом поле обычно шесть ребер		24
23(22а).а)	Раковина крупная, до 40 мм длины, с шипиками на прикилевых ребрах переднего поля и на заднем поле, слабовыпуклая (вып/д = 0,17-0,25)	<i>C.(O.) loweni</i> (Sinz.)	
	б) Раковина большая, до 30 мм длины, с гладкими ребрами в прикилевой части переднего поля и на заднем поле, выпуклая (вып/д = 0,20-0,33)	<i>C.(O.) obsoletiforme</i> (Koles.)	

Таблица 27 (окончание)

- 24(226).а) Раковина средних размеров, до 25 мм длины, с 19–27 ребрами, с часто вогнутым закилевым полем *C.(O.) naliukini* (Koles.)
 б) Раковина до 25–34 мм длины, с 26–36 ребрами, с выпуклым закилевым полем 25
- 25(246).а) Раковина крупная, до 34 мм длины, с резко угловатыми асимметричными чешуйчатыми ребрами в прикилевой части переднего поля, обычно с шестью также чешуйчатыми ребрами на заднем поле *C.(O.) beaumonti* (Koles.)
 б) Раковина большая, до 25 мм длины, с округлыми или округлоугловатыми гладкими ребрами в прикилевой части переднего поля, обычно с семью гладкими ребрами на заднем поле *C.(O.) obliquoobsoletum* (Koles.)
- 26(186).а) Раковина с мозолевидным утолщением на внутренней поверхности в передненижнем углу *C.(O.) karabugasicum* (Sidor.)
 б) Раковина без мозолевидного утолщения 27
- 27(266).а) Раковина с крыловидным задним полем, на котором ребра нередко сглажены; в прикилевой части переднего поля ребра округлые, гладкие 28
 б) Раковина с небольшим задним полем, на котором ребра обычно более или менее ясно выражены; ребра переднего поля могут быть как гладкими так и чешуйчатыми 31
- 28(27а).а) Раковина маленькая, до 11 мм длины, значительно удлинённая (вс/д = 0,55–0,58), слабовыпуклая (вып/вс = 0,17–0,28) *C.(O.) filipescui* (Sagat.)
 б) Раковина большая, до 30–40 мм длины, удлинённая (вс/д = 0,60–0,77), выпуклая (вып/вс = 0,26–0,40) 29
- 29(286).а) Раковина с 27–37 ребрами, из которых на закилевом поле расположено обычно более шести *C.(O.) quadripartitum* (Koles.)
 б) Раковина с 16–23 ребрами, из которых на закилевом поле обычно находится шесть 30
- 30(296).а) Раковина с гладкими ребрами *C.(O.) sarmaticum* (Barb.)
 б) Раковина с грубочешуйчатыми пятью–семью передними ребрами. *C.(O.) sartasense* (Nevevsk.)
- 31(276).а) Раковина маленькая, до 10 мм длины, плоская (вып/вс = 0,14) *C.(O.) pseudoinflatum* (Sagat.)
 б) Раковина различных размеров, выпуклая (вып/вс = 0,24–0,46) 32
- 32(316).а) Раковина с неглубокой тонкой бороздкой на ребрах прикилевой части переднего поля *C.(O.) kishinevense* (Koles.)
 б) Раковина без бороздок на ребрах 33
- 33(326).а) Раковина маленькая, до 7 мм длины, с нитевидными не всегда хорошо выраженными ребрами на заднем поле *C.(O.) oncescui* (Sagat.)
 б) Раковина большая, до 22 мм длины; ребра заднего поля сравнительно широкие 34
- 34(336).а) Раковина короткая (вс/д = 0,91–1,00), с максимумом выпуклости в прикилевой части; закилевое поле обычно вогнутое *C.(O.) incurvatum* (Koles.)
 б) Раковина от короткой до удлинённой, с максимумом выпуклости в средней части раковины; закилевое поле обычно выпуклое *C.(O.) obsoletum* (Eichw.)

Таблица 28

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Obsoletiforma) gatuevi* (Koles.)

1. Ребра в прикилевой части переднего поля и на закилевом поле хорошо развитые, угловатые *C.(O.) gatuevi gatuevi* (Koles.)
2. Ребра в прикилевой части переднего поля и на закилевом поле уплощенные *C.(O.) gatuevi pseudomichailovi* (Koles.)

Таблица 29

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Obsoletiforma) kaundense* (Sidor.)

1. Раковина большая, до 20 мм длины, с 24–37 ребрами *C.(O.) kaundense volhynicum* (Grischk.)
2. Раковина небольшая, до 9 мм длины, с 23–30 ребрами *C.(O.) fischeriforme millelocum* (Sidor.)

Таблица 30

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Obsoletiforma) fischeriforme* (Papp)

1. Раковина маленькая, до 12 мм длины, выпуклая (вып/д = 0,22–0,30), в примакушечной части с неравномерно развитыми ребрами (через одно) *C.(O.) fischeriforme fischeriforme* (Papp)
2. Раковина большая, до 18 мм длины, слабовыпуклая (вып/д = 0,19–0,26); неравномерность развития ребер слабо заметна лишь у самой макушки *C.(O.) fischeriforme millelocum* (Sidor.)

Таблица 31

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Obsoletiforma) inflatum* (Sinz.)

1. Раковина с полностью сглаженными ребрами *C.(O.) inflatum inflatum* (Sinz.)
2. Раковина с двумя рядами маленьких шипиков на месте двух задних ребер; иногда намечается раздвоение ребер *C.(O.) inflatum densicostatum* (Sim. et Barbu)

Таблица 32

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Obsoletiforma) loweni* (Sinz.)

1. Раковина со значительно оттянутым задненижним концом, со сглаженными ребрами на закилевом поле, за исключением двух–трех ребер у края с игловидными шипиками *C.(O.) loweni squamatum* (Koles.)
2. Раковина с умеренно оттянутым задненижним концом, с хорошо выраженными чешуйчатыми ребрами на закилевом поле *C.(O.) loweni loweni* (Sinz.)

Таблица 33

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Obsoletiforma) bajarunasi* (Koles.)

1. Раковина с хорошо выраженными чешуйчатыми ребрами в прикилевой части переднего поля *C.(O.) bajarunasi bajarunasi* (Koles.)
2. Раковина с гладкими, более или менее сглаженными ребрами в прикилевой части переднего поля *C.(O.) bajarunasi urupense* (Koles.)

Таблица 34

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Obsoletiforma) quadripartitum* (Koles.)

1. Раковина неравносторонняя (дпч/д = 0,26–0,37), с округлым килем, с 27–32 ребрами *C.(O.) quadripartitum quadripartitum* (Koles.)
2. Раковина сильно неравносторонняя (дпч/д = 0,21–0,32), резко килеватая, с 29–37 ребрами *C.(O.) quadripartitum protractiforme* (Koles.)

Подрод *Inaequicostata* был представлен 11 видами (табл. 35), восемь из которых появились уже в раннем сармате. Из них три вида вымерли в раннем сармате, остальные продолжали существовать и в среднем, причем некоторые из них дали новые подвиды (табл. 36–40). В среднем сармате появились еще два новых вида – *C.(I.) vasoevitshi* (Koles.) и *C.(I.) barboti* (R. Hoern.). Очень сходны по своему морфологическому строению виды *C.(I.) janoscheki* (Papp) и *C.(I.) elegantis* (Stekl.). Возможно, они являются лишь подвидами одного вида. Однако недостаточно детальное описание первого вида и отсутствие у нас соответствующего материала не позволяют пока решить этот вопрос.

Таблица 35

Ключ для определения видов подрода *Inaequicostata*

1. а) Раковина с неравномерно развитыми ребрами 2
- б) Раковина с неравномерно развитыми ребрами только в примакушечной части (до 5–6 мм) 10
- 2(16). а) Раковина с более развитым килевым ребром *C.(I.) vasoevitshi* (Koles.)
- б) Раковина с несколькими более развитыми ребрами 3
- 3(26). а) Раковина с незакономерным чередованием главных и вставочных ребер; последние появляются между главными на различном расстоянии и в различном числе 4
- б) Раковина с приблизительно одновременно появляющимися вставочными ребрами, причем впереди киля располагается от одного до семи ребер, между последующими главными – от одного до трех 5
- 4(3а). а) Раковина с маленькой макушкой, слабо сдвинутой вперед, с хорошо выраженными ребрами (не более 28) . . . *C.(I.) subfittoni* (Andrus.)
- б) Раковина с высокой макушкой, значительно сдвинутой вперед, со слабо выраженными ребрами (до 50), прослеживаемыми нередко лишь по оставшимся от них шипикам . . . *C.(I.) barboti* (R. Hoern.)
- 5(36). а) Раковина с тремя (редко четырьмя) главными ребрами на переднем поле, впереди киля с четырьмя–восемью сильно ослабленными вставочными ребрами *C.(I.) inopinatum* (Grischk.)
- б) Раковина не менее, чем с четырьмя главными ребрами на переднем поле и не более, чем с четырьмя вставочными ребрами впереди киля 6
- 6(56). а) Раковина маленькая, до 6,5 мм длины, обычно с шестью ребрами на закилевом поле 7
- б) Раковина большая, до 17–24 мм длины; обычно на закилевом поле более шести ребер 9
- 7(6а). а) Раковина с прямой задней ветвью замочного края, с несколько оттянутой задненижней частью, с 8–12 ребрами . *C.(I.) gracilicostatium* (Jek.)
- б) Раковина со скошенной задней ветвью замочного края, с 13–19 ребрами 8
- 8(76). а) Раковина маленькая, до 6,5 мм длины; на заднем поле семь–восемь ребер *C.(I.) janoscheki* (Papp)
- б) Раковина очень маленькая, до 3,5 мм длины; на заднем поле обычно пять–шесть ребер *C.(I.) elegantis* (Stekl.)

Таблица 35 (окончание)

- 9(66). а) Раковина с 13–19 ребрами, с одним или двумя вставочными ребрами впереди кия *C.(I.) pium* (Zhizh.)
 б) Раковина с 18–24 ребрами, обычно с тремя вставочными ребрами впереди кия *C.(I.) suessi* (Barb.)
- 10(16). а) Раковина до 25 мм длины, с семью ребрами на закилевом поле и тремя–четырьмя вставочными впереди кия *C.(I.) wiesenense* (Papp)
 б) Раковина до 17 мм длины, обычно с шестью ребрами на закилевом поле и четырьмя–шестью вставочными впереди кия *C.(I.) politioanei* (Jek.)

Таблица 36

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Inaequicostata) pium* (Zhizh.)

1. а) Раковина с двумя вставочными ребрами впереди кия 2
 б) Раковина с одним вставочным ребром впереди кия
 *C.(I.) pium convexum* Param., subsp. nov.
- 2(1a). а) Раковина с достаточно хорошо выраженными вставочными ребрами *C.(I.) pium pium* (Zhizh.)
 б) Раковина с очень слабо выраженными, часто совсем исчезающими ребрами *C.(I.) pium pestis* (Zhizh.)

Таблица 37

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Inaequicostata) janoscheki* (Papp)

1. Раковина с равномерно развитыми ребрами на заднем поле
 *C.(I.) janoscheki janoscheki* (Papp)
2. Раковина с неравномерно развитыми ребрами на заднем поле
 *C.(I.) janoscheki radiatum* (Švagr.)

Таблица 38

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Inaequicostata) politioanei* (Jek.)

1. а) Раковина слабо удлинённая (вс/д = 0,91–1,00), с заметно выдающимися макушками, с гладкими ребрами, за исключением главных, чешуйчатых в примакушечной части
 *C.(I.) politioanei politioanei* (Jek.)
 б) Раковина удлинённая (вс/д = 0,77–0,95), с маленькими макушками; в примакушечной ее части либо все ребра, либо за исключением средних шиповатые 2
- 2(16). а) Ребра в средней части переднего поля гладкие
 *C.(I.) politioanei boinitzense* (Kojum.)
 б) Ребра в средней части переднего поля обычно чешуйчатые в примакушечной области *C.(I.) politioanei suessiforme* (Jek.)

Таблица 39

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Inaequicostata) subfittoni* (Andrus.)

1. а) Раковина с равномерно развитыми ребрами в средней части раковины *C.(I.) subfittoni finitimum* (Grischk.)
 б) Раковина с неравномерно развитыми ребрами по всему переднему полю 2

Таблица 39 (окончание)

- 2(16). а) Раковина уплощенная, с пологим закилевым полем, с ребрами, обычно расширяющимися и уплощающимися к нижнему краю *C.(I.) subfittoni nigrum* (Zhizh.)
 б) Раковина выпуклая, с более или менее крутым закилевым полем, с узкими, высокими ребрами *C.(I.) subfittoni subfittoni* (Andrus.)

Таблица 40

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Inaequicostata) barboti* (R. Hoern.)

1. а) Раковина либо с гладкой прикилевой частью, либо с едва различимыми ребрами на ней *C.(I.) barboti lessitchinense* (Muskhel.)
 б) Раковина с ребрами на всей поверхности раковины 2
 2(16). а) Ребра заднего поля раздвоены *C.(I.) barboti caucasicum* (Sult.)
 б) Ребра заднего поля не раздвоены *C.(I.) barboti barboti* (R. Hoern.)

Подрод *Planacardium* представлен четырьмя видами (табл. 41), из которых широко был распространен только *C.(P.) doengingki* (Sinz.), появившийся в конце первой половины раннего сармата. В раннем сармате от него отделился *C.(P.) parvum* Param., расселившийся на илистых грунтах в Терском и Куринском заливах. Также ограничены были ареалы у появившихся в среднем сармате двух новых видов и подвидов *C. doengingki* (табл. 42). Все виды *Planacardium* обычно встречались редко и в небольших количествах.

Таблица 41

Ключ для определения видов подрода *Planacardium*

1. а) Раковина с резко расширяющимися (в 5–8 раз) ребрами в прикилевой части переднего поля, образующими у нижнего края округлые выступы *C.(P.) nevesskajae* Param.
 б) Раковина с умеренно расширяющимися (не более чем в 3–4 раза) ребрами в прикилевой части переднего поля, без заметных выступов у нижнего края 2
 2(16). а) Раковина небольшая, до 7–11 мм длины, на переднем поле с резко неравномерно развитыми ребрами через одно; главные из них морщинисты или грубочешуйчатые *C.(P.) parvum* Param.
 б) Раковина большая, до 25–27 мм длины, обычно с равномерно развитыми гладкими передними ребрами; редко развито вставочное ребро впереди кила или заметна неравномерность развития ребер через одно в примакушечной части 3
 3(26). а) Раковина с высокими, резко угловатыми шестью–восемью передними ребрами, разделенными такой же ширины межреберными промежутками *C.(P.) rarum* Param.
 б) Раковина с низкими, округло-выпуклыми ребрами, разделенными в передней части раковины более узкими межреберными промежутками *C.(P.) doengingki* (Sinz.)

Таблица 42

Ключ для определения подвидов *Cerastoderma (Planacardium) doengingki* (Sinz.)

1. а) Раковина с 24–33 ребрами *C.(P.) doengingki costatum* Param.
 б) Раковина с 15–24 ребрами 2

Таблица 42 (окончание)

- 2(16). а) Раковина значительно неравносторонняя (дпч/д = 0,26–0,38, в среднем 0,32), с гладким крайним задним ребром
 C.(P.) *doengingki doengingki* (Sinz.)
 б) Раковина неравносторонняя (дпч/д = 0,38–0,39), с шиповатым крайним задним ребром . . . C.(P.) *doengingki praeforme* (Papp)

В Понто–Каспийской части бассейна в конце среднего сармата все сарматские церастодермы, по–видимому, вымерли. О нахождении кардийд в верхнем сармате в окрестностях Армавира писала Н.С. Волкова (1953). При полевых работах в этом районе мы встречали редкие раковины кардийд в низах верхнего сармата, но они были с явными следами переотложения. Судьба сарматских церастодерм в Паннонской части бассейна остается неизвестной, хотя ряд исследователей предполагает происхождение паннонских кардийд от сарматских. О морфологическом сходстве с сарматскими кардийдами плиоценовых форм и возможном объяснении этого сходства гомеоморфией будет сказано ниже, в главе V.

Семейство Mactridae было представлено в сармате тремя родами: *Mactra*, *Cryptomactra* и *Pseudomactra*. Из них два последних были эндемичными. Виды рода *Mactra* очень широко были распространены в сарматском бассейне, особенно в позднесарматское время, когда остальные моллюски почти полностью исчезли. Для мактр, как и для церастодерм, были характерны большая изменчивость и возникновение многих эндемичных форм, подавляющее большинство которых составило особый подрод *Sarmatimactra* Korob., характеризующийся специфичным строением замка, а именно: сильно сближенными и сросшимися в верхней части пластинками зуба 2 и редуцированными, вплоть до полного исчезновения, пластинками зуба 4 b (Коробков, 1954; Сидорова, 1959). По строению замка выделяются четыре группы *Sarmatimactra*: *M.(S.) eichwaldi* Lask., *M.(S.) vitaliana* Orb., *M.(S.) bulgarica* Toula и *M.(S.) avida* Egor¹. (Сидорова, 1959; Macarovici, 1969).

Филогенетически *Sarmatimactra* связаны со среднемиоценовым подродом *Eomactra* Cossmann, у которого пластинки зуба 2 расположены почти под прямым углом, хорошо развита пластинка зуба 4 b и имеются концентрические ребрышки на закилевом поле. От представителей типового подрода, известных от мела донныне, виды *Eomactra*, существующие от эоцена донныне, отличаются наличием концентрических ребрышек на лунке и шитке и отсутствием ограничивающего их валика в примакушечной части раковины. Непосредственное генетическое родство *Sarmatimactra* и *Eomactra* подтверждается наличием переходных форм между *M.(S.) eichwaldi eichwaldi* и *M.(E.) basteroti konkensis* Sok. Переходные формы встречены на Мангышлаке (Сидорова, 1960б) и Вольни, где в низах нижнего сармата, наряду с *M.(S.) eichwaldi*, найдены также редкие экземпляры *M.(E.) basteroti konkensis*. Среди сарматских сарматимактр было выделено много видов, особенно позднесарматских. По–видимому, многие из них представляют собой формы индивидуальной изменчивости. Согласно нашим данным, подрод *Sarmatimactra* был представлен не менее чем 14 видами² (табл. 43), из которых в раннем сармате обитали на мелководных пространствах *M.(S.) eichwaldi* и в сравнительно глубоководных – *M.(S.) andrussowi* Koles и *M.(S.) urupica* Dan. Первые два вида вымерли в начале среднего сармата. В это же время появились шесть новых видов. Из последних

¹ Синоним *M.(S.) balcica* Macar.

² Своеобразные формы позднесарматских мактр описаны из Армении Л.М. Радопуло (1957), а из Азербайджана – Э.З. Мовлазаде (1972). В настоящее время большая коллекция по позднесарматским мактрам Армении обрабатывается Н.С. Волковой. Ввиду отсутствия у нас соответствующего материала эти формы в данной работе не рассматриваются.

в начале позднего сармата жила лишь *M.(S.) podolica* Eichw. Со временем появились еще пять новых видов.

Некоторые из видов *Mastra (Sarmatimastra)* были политипическими (табл.44,45).

Таблица 43

Ключ для определения видов подрода *Sarmatimastra*

1. а) Раковина с хорошо развитыми двумя передними и двумя задними латеральными зубами на правой створке 3
- б) Раковина без верхнего переднего латерального зуба на правой створке; верхний задний латеральный зуб на той же створке развит слабо 2
- 2(16). а) Раковина от округлой до удлинненно-треугольной (вс/д = 0,71-0,88), со слабовыдающейся макушкой *M.(S.) andrussowi* Koles.
- б) Раковина короткая, треугольная (вс/д = 0,71-0,83), с сильновыдающейся макушкой *M.(S.) urupica* Dan.
- 3(1a). а) Раковина с резко угловатой задней частью замочного края, образующей "ушко" пектиноидного типа, с веерообразным расположением кардинальных и нижних латеральных зубов *M.(S.) alata* Macar.
- б) Раковина с прямой, скошенной задней частью замочного края, без веерообразного расположения зубов 4
- 4(3б). а) Раковина до 20-30 мм, реже до 40 мм, обычно более или менее тонкостенная, с хорошо развитыми зубами, причем ветви зуба 2 широко расставлены (угол между ними 33-90°) и слабо сросшиеся (степень срастания 0,32-0,82) 5
- б) Раковина до 60 мм, реже 20-30 мм, обычно толстостенная, реже тонкостенная, с ослабленными верхними боковыми зубами на правой створке, с узкопоставленными (угол между ними 12-68°) и значительно сросшимися ветвями зуба 2 (степень срастания 0,43-1,00) 7
- 5(4a). а) Раковина обычно с тонкопластинчатым зубом 4b; нижние латеральные зубы не составляют прямой линии с кардинальными . . 6
- б) Раковина без зуба 4b; нижние латеральные зубы составляют одну прямую с кардинальными *M.(S.) macarovic* Jean.
- 6(5a). а) Раковина с четко очерченным килем, с прикилевым валиком на заднем поле *M.(S.) eichwaldi* Lask.
- б) Раковина с округлым килем, гладким задним полем, часто с суженной и оттянутой задней частью *M.(S.) podolica* Eichw.
- 7(4б). а) Раковина сильно удлинненная (вс/д = 0,59-0,78), с почти не выраженным килем 8
- б) Раковина удлинненная (вс/д = 0,68-1,04), с более или менее хорошо выраженным килем 10
- 8(7a). а) Раковина удлинненно-овальная, с округлыми передним и задним краями, равносторонняя (дпч/д = 0,32-0,53), с почти не выступающими макушками 9
- б) Раковина удлинненно-треугольная, с оттянутым, несколько заостренным задним краем (дпч/д = 0,31-0,34), с заметно выступающими макушками *M.(S.) georgei* Baily
- 9(8a). а) Раковина большая, до 25-55 мм длины, с глубоким синусом *M.(S.) tapesoides* Sinz.
- б) Раковина небольшая, до 25 мм длины, с очень слабо выраженным синусом *M.(S.) caspia* Eichw.
- 10(7б). а) Раковина очень крупная, до 50-70 мм длины, с хорошо выраженным небольшим округлым синусом 11
- б) Раковина менее крупная, до 30-50 мм длины, с едва намечающимся или отсутствующим синусом 12
- 11(10a).а) Раковина с резко выраженным, нередко гребневидным килевым перегибом и небольшим зиянием на конце раковины *M.(S.) fabreana* Orb.

Таблица 43 (окончание)

- б) Раковина с хорошо заметным, но не резким килевым перегибом, без зияния *M.(S.) vitaliana* Orb.
- 12(10б).а) Раковина толстостенная, с валикообразным килевым перегибом, четко ограничивающим закилевое поле и постепенно сливающимся с поверхностью переднего поля, с зиянием на заднем конце раковины 13
- б) Раковина обычно тонкостенная, с четким килевым перегибом, без зияния *M.(S.) timida* Zhizh.
- 13(12а).а) Раковина крупная, до 50 мм длины, с подвернутым закилевым полем *M.(S.) balcica* Macar.
- б) Раковина большая, до 32 мм длины, с отвернутым закилевым полем *M. (S.) bulgarica* (Toula)

Таблица 44

Ключ для определения подвидов *Maetra (Sarmatimaetra) eichwaldi* Lask.

1. Раковина до 29 мм длины, обычно тонкостенная, выпуклая (вып/вс = 0,20–0,34) *M.(S.) eichwaldi eichwaldi* Lask.
2. Раковина до 40 мм длины, более или менее толстостенная, более выпуклая (вып/вс = 0,27–0,40) *M.(S.) eichwaldi crassa* Sidor.

Таблица 45

Ключ для определения подвидов *Maetra (Sarmatimaetra) vitaliana* Orb.

1. Раковина толстостенная, с хорошо развитыми зубами *M.(S.) vitaliana vitaliana* Orb.
2. Раковина тонкостенная, со слабо развитыми зубами А III и Р III, иногда совсем исчезающими *M. (S.) vitaliana turkmena* Neveesk.

В раннем сармате появился новый род семейства *Maetridae* – *Cryptomaetra* Andrus., для которого характерны угловатость нижнего края, угловатость или резкая килеватость средней части переднего поля, отсутствие зуба А III и наличие зуба 4b. Раннесарматская *C.pseudotellina* по своему строению ближе всего стоит к *Maetra (Sarmatimaetra) eichwaldi*, от которой она, по-видимому, и произошла. В среднем сармате от первого вида отделился новый вид *C.pesanseris* (табл. 46).

Таблица 46

Ключ для определения видов *Cryptomaetra*

1. Раковина неравносторонняя, с легкой угловатостью на переднем поле и нижнем крае, с острым задним килем *C. pseudotellina* (Andrus.)
2. Раковина сильно неравносторонняя, с резким килем на переднем поле и резкой угловатостью на нижнем крае, с округлым задним килем *C. pesanseris* (May.)

В позднем сармате возник новый род *Pseudomaetra* Stekl., представленный одним видом – *P.poroschini*, резко отличавшимся по строению замочного аппарата и форме раковины от других представителей семейства.

Представители семейства *Pholadidae* в раннесарматском бассейне были очень редки. Только в Паннонской части бассейна обитал вид *Pholas dujardini*, представители которого известны со среднего миоцена. В среднем сармате в Дакийском и Галицийском заливах распространился *P.hottmairei*, который, возможно, появился в раннем сармате Паннонской части бассейна. А.Папп (Papp, 1954) указал на находку одной створки *P.hottmairei* в эрвиловых

слоях нижнего сармата окрестностей г.Визена. Этот вид произошел, по-видимому, от *P. dujardini* (Коюмджиева, 1970а). От последнего в среднем сармате Галицийского залива отделился также вид *P. sinzovi*, проникший затем в более глубоководные участки бассейна. В Куринском заливе возникли новые виды, которые К.М. Султанов (1953) вместе с *P. sinzovi* выделил в особый подрод *Laphos*, для представителей которого он считает характерным небольшие размеры, сильную удлинненность, резкую неравносторонность и почти полное отсутствие зияния. Однако отнесенные к этому подроду виды (*P. sinzovi*, *P. zardabii* и *P. alizadei*) по удлинненности и неравносторонности не отличаются от *P. hommairei* среднемиоценового *P. dactylus*, а у типового вида подрода (*P. sinzovi*) передняя часть раковины вырезана и широко зияет. Поэтому, по-видимому, выделение подрода *Laphos* не оправдано. Таким образом, род *Pholas* был представлен в сарматском бассейне пятью видами (табл. 47).

Таблица 47

Ключ для определения неогеновых видов *Pholas*

1. а) Раковина очень крупная, до 110 мм длины, сильно удлинненная (вс/д = 0,29-0,37); передняя часть сужена и вытянута в носик, зияет сзади и спереди *P. dactylus* L.
- б) Раковина не более 24 мм длины; передняя часть не вытянута в виде носика 2
- 2(1б). а) Раковина до 25 мм длины, сильно удлинненная (вс/д = 0,27) *P. dujardini* May.
- б) Раковина до 18 мм длины, удлинненная (вс/д = 0,40-0,61) 3
- 3(2б). а) Раковина без выемки в передней части нижнего края 4
- б) Раковина с выемкой в передней части заднего края 5
- 4(3а). а) Раковина до 15 мм длины, сравнительно толстостенная, в передней части и средней части с густыми радиальными ребрами *P. hommairei* Orb.
- б) Раковина до 9 мм длины, тонкостенная, с редко поставленными восемью ребрами на переднем поле, с вдавлением на заднем поле *P. zardabii* Sult.
- 5(3б). а) Раковина до 16 мм длины, с хорошо выраженным передним зиянием, со слабо выраженным округлым килем *P. sinzovi* Koles.
- б) Раковина до 8 мм длины, слабо зияющая впереди, с ясно выраженным килем *P. alizadei* Sult.

К подсемейству Martesiinae семейства Pholadidae в "Treatise on invertebrate paleontology" (1969) условно отнесен род *Formosulus* Zhizh., описанный из криптомактровых слоев Восточного Предкавказья (Жижченко, 1934). Строение наружной поверхности очень маленьких створок (длиной до 2-4 мм) единственного его вида *F. lucidus* столь необычно, что вызывает у исследователей сомнение в принадлежности его к классу Bivalvia. Строение внутренней поверхности раковины осталось неизвестным; все оригиналы были утеряны во время войны. Некоторые авторы считают эти "створки" остатками представителей отряда Cirripedia (класс Crustacea).

Кроме отмеченных 103 морских видов двустворчатых моллюсков, в сарматском бассейне обитали представители солоноватоводного рода *Congerina*. В раннем сармате они были очень редкими и отмечались лишь в Паннонской части бассейна. В среднем сармате в Паннонской части бассейна, в Дакийском и Галицийском заливах в отдельные моменты резкого понижения солености вод в ряде районов все моллюски морского происхождения вымирали и вместо них в огромных количествах расселялись конгерии.

Сарматских конгерий было описано не менее 17 видов (Jekelius, 1944; Jeanpauud, 1963; Коюмджиева, 1968). Однако многие виды столь тесно связаны переходными формами, что различать их нередко очень трудно. На территории Молдавии, в районе с. Лопушны, Л.А. Невесской (1967а) был соб-

ран большой материал, в котором можно было определить целый ряд видов: *Congeria moldavica* Andrus., *C. helitzae* Jean., *C. tacutai* Jean., *C. politioanei* Jek., *C. elongata* Jean., *C. savuli* Jean., *C. mediocarinata* Jean., *C. mircesti* Jean., *C. birladensis* Jean., *C. neumayri* Andrus. Эти "виды" связаны переходными формами, а изученные Невесской различные их признаки укладываются в одновершинные нормальные кривые. Однако в различных местонахождениях Румынии и Болгарии нередко преобладают те или иные формы. Судя по этим данным, представляется, что среди сарматских конгерий можно выделить семь видов (табл. 48), из которых четыре политипических (табл. 49-52).

По Е. Коюмджиевой, сарматские конгерии Болгарии принадлежат к двум группам, выделенным Н.И. Андрусовым (1897). К группе *Mytiliformes* относятся *C. moldavica* Andrus. (подгруппа *C. moldavica*) и *C. sarmatica* Kojum. (подгруппа *C. panticapaea*), происшедшие, по-видимому, от *C. neumayri*; к группе *Modioliformis* — *C. beregovi* Kojum. и *C. kosovensis* Kojum. (подгруппа *C. novoros-sica*), происшедшие соответственно от среднемиоценовых *C. nucleolus* Rz. и *C. amygdaloides* Dunk.

Таблица 48

Ключ для определения сарматских видов *Congeria*

1. а) Раковина сильно вытянутая (вс/д = 1,9-2,4) . . . *C. beregovi* Kojum.
б) Раковина умеренно вытянутая (вс/д = 1,1-2,4) 2
- 2(16). а) Раковина сильно неравностворчатая; левая створка с более резким килем и крутым закилевым полем *C. elongata* Jean.
б) Раковина неравностворчатая или слабо неравностворчатая 3
- 3(26). а) Раковина с широким брюшным полем 4
б) Раковина с узким брюшным полем 5
- 4(3а). а) Раковина с округлым килем *C. kosovensis* Kojum.
б) Раковина с острым килем *C. savuli* Jean.
- 5(3б). а) Раковина большая, до 23-27 мм длины, с острым килем 6
б) Раковина небольшая, до 12 мм длины, с округлым килем
. *C. sarmatica* Kojum.
- 6(5а). а) Раковина с S-образным брюшным краем *C. neumayri* Andrus.
б) Раковина со спрямленным брюшным краем *C. moldavica* Andrus.

Таблица 49

Ключ для определения подвидов *Congeria neumayri* Andrus.

1. Раковина небольшая, до 17 мм длины, выпуклая (вып/д = 0,35-0,45) *C. neumayri neumayri* Andrus.
2. Раковина большая, до 26 мм длины, сильновыпуклая (вып/д = 0,40-0,65) *C. neumayri poenensis* Jean.

Таблица 50

Ключ для определения подвидов *Congeria moldavica* Andrus.

1. а) Раковина резко килеватая, широкая *C. moldavica politioanei* Jek.
б) Раковина с сильно развитым килем, менее широкая 2
- 2(16). а) Раковина с примакушечным углом 50-55° *C. moldavica moldavica* Andrus.
б) Раковина с примакушечным углом 65-80° *C. moldavica carasi* Jek.

Таблица 51

Ключ для определения подвидов *Congeria savuli* Jean.

1. а) Раковина выпуклая (вып/д = 0,42) *C. savuli vasluensis* Jean.
б) Раковина сильновыпуклая (вып/д = 0,46-0,71) 2

Таблица 51 (окончание)

- 2(16). а) Раковина вытянутая (вс/д = 1,9-2,2)
 *C. savuli hilitzae* Jean.
 б) Раковина сильновытянутая (вс/д = 1,4-2,1)
 *C. savuli savuli* Jean.

Таблица 52

Ключ для определения подвидов *Congeria elongata* Jean.

1. Раковина вытянутая (вс/д = 2,4), сильновыпуклая (вып/д = 0,70) . . .
 *C. elongata elongata* Jean.
 2. Раковина слабовытянутая (вс/д = 1,1-2,3), выпуклая (вып/д = 0,43-0,59)
 *C. elongata tacutai* Jean.

МЭОТИЧЕСКИЙ БАССЕЙН

В мэотических отложениях были отмечены представители 22 видов двустворчатых и более 60 видов брюхоногих моллюсков (табл. 53).

Входящие в это число виды очень различны по степени распространения. Прежде всего следует отметить, что отмечаемые среди мэотических двустворчатых моллюсков *Nuculana fragilis parvula* (Badz.) и *Anadara mioplioceni-ca* (David.) были найдены в виде единичных раковин и вообще их приуроченность к мэотическим отложениям сомнительна, так что они не включены в табл. 53. В виде единичных экземпляров, найденных лишь в одном местонахождении, встречены *Cerastoderma galidzgense* и *Paphia decussata*. Среди остальных 18 видов двустворчатых моллюсков восемь относятся к массовым, широко распространенным формам: *Mytilaster incrassatus*, *Loripes pseudoniveus*, *Dosinia maeotica*, *P. abichi*, *Abra tellinoides*, *Ervilia pusilla minuta*, *Congeria panticapaea*, *C. amygdaloides navicula*, два вида - к часто встречающимся формам: *Cerastoderma arcella mithridatis* и *Paphia curta*, четыре вида имели "пятнистое" распространение, т.е. были многочисленны в ограниченно распространенных фаунистических комплексах: *Ostrea edulis*, *Mactra superstes*, *Sphenia anatina*, *Dreissenomya unioides*, а четыре вида: *Brachidontes marginatus*, *Modiolus maeoticus*, *Cerastoderma ingulzense*, *Dreissena polymorpha* встречены в виде редких экземпляров в немногих местонахождениях.

Среди 61 вида¹ брюхоногих моллюсков массовыми, широко распространенными формами были 10: *Rissoa subinflata*, *Mohrensternia carinata*, *Pirenella disjuncta disjunctoides*, *Bittium reticulatum*, *B. acutum*, *Theodoxus stefanescui*, *Caspiohydrobia tamanensis*, *Hydrobia ossovinarum*, *Turricaspia sinzowi*, *Pseudamnicola* (*Staja*) *pseudovariabilis*, 16 видов относились к часто встречающимся формам: *Rissoa subangulata*, *Hydrobia micra*, *H. ventrosa*, *Mohrensternia multicostata hercensis*, *M. acuta*, *Putilla* sp., *Cerithium comperei melanieforme*, *C. striatulum*, *Theodoxus politus andrussovi*, *Caspiohydrobia starobogatovi*, *Hydrobia striatocarinata*, *H. panticapaea*, *Pseudamnicola* (*Barassia*) *margaritaeformis*, *P. (Staja) striata*, *Turricaspia brusinai*, *T. carinata*, шесть видов имели "пятнистое" распространение: *Gibbula maeotica*, *Rissoa ventricosa*, *Alvania montagui*, *A. pseudalvania pseudalvania*, *Mohrensternia nasyrica*, *Polinices catena helicina*, восемь видов (из них один представлен двумя подвидами) были частыми, но тоже в ограниченно распространенных комплексах: *Littorina praepontica*, *Alvania pseudalvania raricostata*, *Cerithium comperei comperei*, *C. comperei maeoticum*, *Pirenella galidzgensis*, *Nassarius retowskii*, *Sphaeronassa mutabilis andrussovi*, *Gibberula philippii*, *Odostomia insculpta*, 18 видов обычно встречались в виде редких экземпляров в немногих местонахождениях: *Coelacanthia*

¹ Из них два вида полиморфные и представлены в мэотисе один (*Alvania pseudalvania*) двумя, а другой (*Cerithium comperei*) - тремя подвидами, распространение которых не одинаково.

Таблица 53

Стратиграфическое распространение и частота встречаемости мaeотических двустворчатых и брюхоногих моллюсков¹

Вид и подвид	Подъярус		
	нижний	верхний	
		нижние слои	верхние слои
1	2	3	4
Bivalvia			
Ostreidae			
<i>Ostrea edulis maeotica</i> David.	п	-	-
Mytilidae			
<i>Mytilaster incrassatus</i> (Orb.)	м	-	-
<i>Brachidontes marginatus</i> (Eichw.)	р	-	-
<i>Modiolus maeoticus</i> Neveesk., sp. nov.	р	-	-
Lucinidae			
<i>Loripes pseudoniveus</i> (Andrus.)	м	-	-
Cardiidae			
<i>Cerastoderma arcella mithridatis</i> (Andrus.)	ч	р	-
<i>C. galidzgense</i> Neveesk., sp. nov.	-	-	е
<i>Parvicardium ingulzense</i> Neveesk., sp. nov.	р	-	-
Veneridae			
<i>Dosinia maeotica</i> Andrus.	м	е (мелк.)	-
<i>Paphia abichi</i> (Andrus.)	м	-	-
<i>P. curta</i> (Andrus.)	ч	-	-
<i>P. decussata</i> (L.)	е	-	-
Scrobiculariidae			
<i>Abra tellinoides</i> (Sinz.)	м	ч	р
Mactridae			
<i>Maetra superstes</i> David.	?	?	п
Mesodesmatidae			
<i>Ervilia pusilla minuta</i> Sinz.	м	р	е
Dreissenidae			
<i>Congeria panticapaea</i> Andrus.	р/п	м	ч
<i>C. amygdaloides navicula</i> Andrus.	е	р	м
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.)	е	р	р
<i>Dressenomya unioides</i> Fuchs	-	-	п
Myidae			
<i>Sphenia anatina cimmerica</i> (Andrus.)	п	-	-
Gastropoda			
Trochidae			
Gibbulinae			
<i>Gibbula maeotica</i> (Andrus.)	п	-	-

¹Обозначения см. в табл. 4.

Таблица 53 (продолжение)

1	2	3	4
Neritidae			
<i>Theodoxus</i> (? <i>Calvertia</i>) <i>stefanescui</i> (Font.)	р	ч	м
<i>Th. politus andrussovi</i> L. II., subsp. nov.	-	-	ч
Viviparidae			
<i>Viviparus</i> sp.	-	-	е
Valvatidae			
<i>Valvata</i> sp.	-	-	р
Littorinidae			
<i>Littorina praepontica</i> Andrus.	пч	р	е
Hydrobiidae			
<i>Hydrobia ventrosa</i> (Mtg.)	ч	-	-
<i>H. micra</i> Stekl.	ч	-	-
<i>H. panticaepaea</i> Andrus.	ч	р	е
<i>H. ossovinarum</i> Andrus.	р	м	е
<i>H. striatocarinata</i> Andrus.	е	ч	е
<i>Caspiohydrobia starobogatovi</i> L. II., sp. nov.	р	р	ч
<i>C. tamanensis</i> L. II., sp. nov.	р	м	-
Pyrgulidae			
<i>Turricaspia brusinae</i> (Andrus.)	-	ч	р
<i>T. bosphorana</i> (Andrus.)	-	р	-
<i>T. turritissima</i> (Andrus.)	-	р	р
<i>T. carinata</i> (Andrus.)	е	ч	р
<i>T. aberrans</i> (Andrus.)	-	-	р
<i>T. sinzowi</i> (Andrus.)	-	р	м
Lithoglyphidae			
<i>Lithoglyphus</i> aff. <i>rumanus</i> Stef.	е	?	е
<i>Pseudamnicola</i> (<i>Staja</i>) <i>pseudovariabilis</i> (Sinz.)	е	е	м
<i>P.</i> (<i>S.</i>) <i>striata</i> (Andrus.)	?	е	ч
<i>P.</i> (<i>S.</i>) <i>maeotica</i> L. II., sp. nov.	-	-	р
<i>P.</i> (<i>Andrussoviella</i>) <i>atava</i> (Andrus.)	-	-	р
<i>P.</i> (<i>Barassia</i>) <i>margaritaeformis</i> (Andrus.)	е	ч	е
<i>P.</i> (<i>B.</i>) <i>purpurina</i> (Andrus.)	е	р	р
<i>P.</i> (<i>B.</i>) <i>pagodaeformis</i> (Andrus.)	-	р	-
<i>P.</i> (<i>B.</i>) <i>kerchensis</i> L. II., sp. nov.	-	р	е
<i>Maeotidia bucculenta</i> Andrus.	-	-	р
Rissoidae			
<i>Rissoa ventricosa</i> Desm.	п	-	-
<i>R. subinflata</i> (Andrus.)	м	е	-
<i>R. subangulata</i> (Andrus.)	ч	-	-
<i>Alvania montagui</i> Payr.	п	-	-
<i>A. pseudalvania pseudalvania</i> (Andrus.)	п	-	-
<i>A. pseudalvania raricostata</i> L. II., subsp. nov.	пч	-	-
<i>Mohrensternia nasyrica</i> L. II., sp. nov.	п	-	-
<i>M. multicostata kerchensis</i> L. II., subsp. nov.	ч	-	е
<i>M. carinata</i> (Andrus.)	м	-	-
<i>M. acuta</i> L. II., sp. nov.	ч	-	-
<i>M. gupii</i> L. II., sp. nov.	-	-	р
<i>Coelacanthia quadrispinosa</i> Andrus.	р	-	-
<i>Putilla</i> (<i>Pseudosetia</i>) cf. <i>taurominima</i> (Sacco)	ч	-	-

Таблица 53 (окончание)

1	2	3	4
Tornidae			
<i>Tornus aff. orthezensis</i> Cossm. et Peyr.	e	-	-
Skeneopsidae			
<i>Skeneopsis planorbis</i> (O. Fabr.)	p	-	-
Omalogyridae			
<i>Omalogyra atomus</i> (Phil.)	p	-	-
?Emmericiidae			
<i>Emmericia? maeotica</i> L. Il., sp. nov.	-	-	p
Cerithiidae			
<i>Cerithium comperei comperei</i> Orb.	пч	-	-
<i>C. comperei maeoticum</i> Karl.	пч	-	-
<i>C. comperei melanieforme</i> Karl.	ч	-	-
<i>C. striatulum</i> Karl.	ч	-	-
Potamididae			
<i>Pirenella disjuncta disjunctoides</i> (Sinz.)	м	-	-
<i>P. galidzgensis</i> L. Il., sp. nov.	пч	-	-
Bittiidae			
<i>Bittium reticulatum</i> (Costa)	м	e	-
<i>B. acutum</i> Osaul.	м	-	e
Nassariidae			
<i>Nassarius reowskii</i> (Andrus.)	пч	-	-
<i>Sphaeronassa mutabilis andrussovi</i> (David.)	-	-	пч
Naticidae			
<i>Polinices catena helicina</i> (Broc.)	п	-	-
Marginellidae			
<i>Gibberula philippii</i> (Monterst.)	пч	-	-
Pyramidellidae			
<i>Odostomia insculpta</i> (Mtg.)	пч	-	-
<i>O. pallida minima</i> L. Il.	p	-	-
<i>Chrysallida interstincta</i> (Mtg.)	e	-	-
<i>Eulimella parvula</i> Bajar.	p	-	-
Scaphandridae			
<i>Acteocina lajonkaireana</i> Bast.	p	-	-
Lymnaeidae			
<i>Lymnaea</i> sp.	-	-	e
Planorbidae			
<i>Gyraulus</i> sp.	e	?	e

quadrispinosa, *Mohrensternia gupii*, *Skeneopsis planorbis*, *Omalogyra atomus*, *Odostomia pallida minima*, *Eulimella parvula*, *Acteocina lajonkaireana*, *Valvata* sp., *Turricaspia bosporana*, *T. turritissima*, *T. aberrans*, *Maeotidia bucculenta*, *Pseudamnicola* (Staja) *maeotica*, *P. (Andrussoviella) atava*, *P. (Barassia) pagodaeformis*, *P. (B.) purpurina*, *P. (B.) kerchensis*, *Emmericia? maeotica* и шесть видов были встречены в виде единичных экземпляров в единственном местонахождении:

Tornus aff. *orthezensis*, *Chrysallida interstincta*, *Lithoglyphus* aff. *rumanus*, *Viviparus* sp., *Lymnaea* sp., *Gyraulus* sp.

В целом в мэотическом бассейне жили представители 17 родов двустворчатых моллюсков, принадлежащих к 10 семействам (*Ostreidae*, *Mytilidae*, *Lucinidae*, *Cardiidae*, *Veneridae*, *Scrobiculariidae*, *Mastridae*, *Mesodesmatidae*, *Myidae*, *Dreissenidae*), и в каждом семействе один, реже два вида (*Veneridae*, *Dreissenidae*) были массовыми.

Из гастропод в это время жили представители 33 родов, принадлежащих к 23 семействам (*Trochidae*, *Neritidae*, *Viviparidae*, *Valvatidae*, *Littorinidae*, *Hydrobiidae*, *Pyrgulidae*, *Lithoglyphidae*, *Rissoidae*, *Tornidae*, *Skeneopsidae*, *Omalogyridae*, ?*Emmericidae*, *Cerithiidae*, *Potamididae*, *Bittiidae*, *Nassariidae*, *Naticidae*, *Marginellidae*, *Pyramidellidae*, *Scaphandridae*, *Lymnaeidae*, *Planorbidae*). Однако массовыми видами¹ были представители только 10 семейств (*Trochidae*, *Neritidae*, *Hydrobiidae*, *Pyrgulidae*, *Lithoglyphidae*, *Rissoidae*, *Cerithiidae*, *Potamididae*, *Bittiidae*, *Naticidae*) и обычно по одному виду в каждом семействе, за исключением семейств *Bittiidae* (два массовых вида), *Hydrobiidae* (два массовых вида) и *Rissoidae* (шесть массовых видов).

Раннемэотический бассейн

При рассмотрении систематического состава раннемэотических морских моллюсков выявляются две группы видов: 1) общие с другими бассейнами и 2) известные только в мэотическом бассейне (табл. 54).

Среди первой группы 17 видов (*Mytilaster incrassatus* – табл. XVI, фиг. 1–13; *Brachidontes marginatus* – табл. XVI, фиг. 15–17; *Paphia decussata* – табл. XVII, фиг. 27; *Hydrobia ventrosa* – табл. XXI, фиг. 21–29; *Rissoa ventricosa* – табл. XXIII, фиг. 25–29; *Alvania montagui* – табл. XXIV, фиг. 11–13; *Putilla* sp. – табл. XXIV, фиг. 33–37; *Tornus* aff. *orthezensis* – табл. XXIV, фиг. 44–46; *Skeneopsis planorbis* – табл. XXIV, фиг. 41–43; *Omalogyra atomus* – табл. XXIV, фиг. 38–40; *Bittium reticulatum* – табл. XXV, фиг. 11–18; *Polinices catena helicina* – табл. XXVIII, фиг. 10–11; *Gibberula philippii* – табл. XXVIII, фиг. 6–9; *Odostomia insculpta* – табл. XXVIII, фиг. 16–18; *Chrysallida interstincta* – табл. XXVIII, фиг. 19–20; *Eulimella parvula* – табл. XXVIII, фиг. 2; *Acteocina lajonkaireana* – табл. XXVIII, фиг. 22–24) ничем не отличаются от одноименных форм из других бассейнов. Остальные восемь видов представлены эндемичными подвидами.

Ostrea edulis L. была представлена в мэотическом бассейне подвигом *maeotica* David. (табл. XV, фиг. 1–12). Этот вид был широко распространен в миоценовых бассейнах Европы, в плиоцене и плейстоцене Средиземноморья и ныне живет в морях Атлантического–Средиземноморской области. В неогеновых морях на территории юга СССР встречался еще один “вид” этого рода – *O. digitalina* Dub. Вероятно, эта среднемиоценовая форма должна входить в качестве подвида в полиморфный вид *O. edulis*. Мэотический подвид отличается от современного атлантического типового подвида более высокой раковиной ($вс/д = 1,0 - 1,8$, $M=1,4$, тогда как у атлантических форм $вс/д < 1,0$) и более загнутой макушкой, от современного средиземноморского подвида *adriatica* – менее выраженной радиальной скульптурой, от черноморской *O. edulis taurica* – несколько более высокой для *taurica* ($Mвс/д=1,2$) и значительно более выпуклой для прикрепленной створки ($вып/вс = 0,25 - 0,42$, $M=0,32$, тогда как для *taurica* $вып/вс=0,11-0,31$, $M=0,20$) раковиной, а также более развитой приподнятостью концентрических пластин нарастания. От среднемиоценовой *O. digitalina* (= ?*O. edulis digitalina*) мэотические формы отличаются ме-

¹ В данном случае под названием “массовые” имеются в виду как массовые, широко распространенные, так и многочисленные, но имеющие “пятнистое” распространение формы.

Вид, встречающийся и в других бассейнах	Вид, известный только в мэотическом бассейне
<i>Ostrea edulis</i>	<i>Modiolus maeoticus</i>
<i>Mytilaster incrassatus</i>	<i>Loripes pseudoniveus</i>
<i>Brachidontes marginatus</i>	<i>Parvicardium ingulzense</i>
<i>Cerastoderma arcella</i>	<i>Dosinia maeotica</i>
<i>Paphia decussata</i>	<i>Paphia curta</i>
<i>Ervilia pusilla</i>	<i>P. abichi</i>
<i>Sphenia anatina</i>	<i>Abra tellinoides</i>
<i>Hydrobia ventrosa</i>	<i>Gibbula maeotica</i>
<i>Rissoa ventricosa</i>	<i>Littorina praepontica</i>
<i>Alvania montagui</i>	<i>Hydrobia micra</i>
<i>Mohrensternia multicosata</i>	<i>Rissoa subinflata</i>
<i>Putilla cf. taurominima</i>	<i>R. subangulata</i>
<i>Tornus aff. orthezensis</i>	<i>Alvania pseudalvania</i>
<i>Skeneopsis planorbis</i>	<i>Mohrensternia nasyrica</i>
<i>Omalogyra atomus</i>	<i>M. carinata</i>
<i>Cerithium comperei</i>	<i>M. acuta</i>
<i>Pirenella disjuncta</i>	<i>Coelacanthia quadrispinosa</i>
<i>Bittium reticulatum</i>	<i>Cerithium striatulum</i>
<i>Polinices catena</i>	<i>Pirenella galidzgensis</i>
<i>Gibberula philippii</i>	<i>Bittium acutum</i>
<i>Odostomia insculpta</i>	<i>Nassarius retowskii</i>
<i>O. pallida</i>	
<i>Chrysallida interstincta</i>	
<i>Eulimella parvula</i>	
<i>Acteocina lajonkaireana</i>	

нее развитой радиальной скульптурой и полным отсутствием зубчиков и ямок по бокам от макушки.

Г. Лёкуантр (Lecointre, 1952) считает, что *O. edulis* появилась только в плиоцене, а в миоцене существовала *O. lamellosa* Брос., от которой и произошел первый вид. Отличия этих "видов", отмеченные автором (большая высота раковины по отношению к ее длине, положение мускульного отпечатка близко к краю раковины, а также более неправильная форма этого отпечатка у *O. lamellosa*), не выдерживаются, и среди четвертичных черноморских *O. edulis* встречаются экземпляры с указанными признаками "*O. lamellosa*". Поэтому представляется более вероятным, что миоценовые "*O. lamellosa*" также относятся к полиморфному виду *O. edulis*, а не являются самостоятельным видом.

Cerastoderma (Cerastoderma) arcella (Duj.) был представлен в мэотическом бассейне подвидом *mithridatis* Andrus., тогда как типовой подвид встречался в среднемиоценовых бассейнах Западной Европы (табл. XVII, фиг. 11-13). Мэотический подвид (табл. XVII, фиг. 1-10) отличался небольшими размерами раковины (длина 16-17 мм, реже 19 мм вместо 20-27 мм у типового подвида), тонкостенностью створок, тонкой замочной площадкой и слабо развитыми зубами, а также менее выраженной скульптурой: чешуйки развиты не на всех ребрах, как у типового подвида, а только на части ребер, штрихи в межреберных промежутках отсутствуют, "внутренние ребра" не выдаются резко у нижнего края, как у типового подвида.

Ervilia pusilla (Phil.) в мэотическом бассейне была представлена подвидом *minuta* Sinz. (табл. XIX, фиг. 16-26). Этот вид был очень широко распрост-

ранен в миоценовых бассейнах Европы и юга СССР и представлен шестью под-видами (табл. 12): типовой подвид известен в неогене Италии и Франции, в верхней части среднего миоцена ("тортон", или бадений) Австрии, Венгрии, Западной Украины и Молдавии, в чокракском горизонте юга СССР и Болгарии; *praepodolica* Andrus. – в чокракском горизонте юга СССР; *trigona* Sok. – в конкском и нижнесарматском горизонтах юга СССР и Болгарии; *dissita* (Eichw.) – в сарматских отложениях юга СССР, Болгарии и Румынии; *andrussovi* Koles. – в сарматских отложениях юга СССР; *minuta* Sinz. – в отложениях мэотического яруса юга СССР, Румынии и Болгарии. Мэотический подвид отличается от сарматского подвида *dissita* большей выпуклостью (CD по вып/вс = 1,48), от среднемиоценовых подвидов *pusilla* и *trigona* – большей выпуклостью, большей толстостенностью и присутствием тупого килевого перегиба, отделяющего переднее и заднее поля. Других видов этого рода в неогеновых бассейнах Европы и южных районов СССР не отмечено. Ныне в Средиземном море и Атлантическом океане живет вид *E. castanea* (Mont.), к которому ряд авторов относит и *E. pusilla* в качестве разновидности или подвида. Из-за отсутствия сравнительного материала вопрос об идентичности этих видов остается нерешенным. Согласно литературным данным, *E. pusilla* отличается от *E. castanea* меньшей неравносторонностью, меньшей удлиненностью, более треугольной формой раковины и большей выпуклостью (Cerulli-Irelli, 1909, стр. 138), но эти отличия могут оказаться результатом внутривидовой изменчивости.

Sphenia anatina (Bast.) была представлена в мэотическом бассейне подвидом *cimmeria* Andrus. (табл. XIX, фиг. 27–37). Типовой подвид существовал в миоценовых бассейнах Западной Европы и Средиземноморья. Мэотический подвид отличается меньшими размерами (длина до 20 мм, а у типового подвида до 27 мм), менее удлиненной раковинной, обычно с обрубленным задним концом (вс/д = 0,57 – 0,90, средн. 0,71–0,76), тогда как у типового подвида раковина более удлиненная, обычно с суженным и оттянутым задним концом (вс/д = 0,50 – 0,81, средн. < 0,65). *S. anatina* ближе всего стоит к современному виду *S. binghami* Turt., обитающему в Атлантическом океане и Средиземном море. Отсутствие сравнительного материала по последнему виду не дает возможности решить вопрос об идентичности этих двух форм. Основным отличием, судя по литературным данным, является большая неравносторонность *S. binghami*.

Mohrensternia multicostrata (Seneš) в раннемэотическом бассейне была представлена подвидом *kerchensis* L. Il., subsp. nov. (табл. XXIV, фиг. 21–24). Представители типового подвида этого вида были описаны Я. Сенешем (Seneš, 1953) и И. Швагровским (Švagrovský, 1971) из нижнего сармата Чехословакии и встречены в нижнесарматских отложениях Вольни (табл. XXIV, фиг. 20). Мэотический подвид отличается от типового меньшими размерами раковины и более частыми и менее выраженными осевыми ребрами. Единичные находки представителей этого подвида отмечены также в одном местонахождении (в Краснодарском крае) в отложениях верхнего мэотиса.

Cerithium comperei Orb. в раннемэотическом бассейне представлен, кроме типового, еще двумя эндемичными подвидами – *maeoticum* Karlov и *melanieforme* Karlov (Карлов, 1932). Вид этот известен из сарматских отложений Молдавии (средний сармат), Румынии, Болгарии и Чехословакии. Ряд исследователей (Кююмджиева, 1969а; Пламадяла, 1973) рассматривает сарматских *C. comperei* как подвид *C. rubiginosum* Eichw. Генетическая близость *C. comperei* и *C. rubiginosum* очевидна, однако, учитывая то обстоятельство, что в мэотическом бассейне нет настоящих *C. rubiginosum rubiginosum*, а исходными формами, вошедшими в мэотический бассейн, несомненно могли быть только представители *C. comperei*, приходится предположить, что становление этого вида могло продолжаться до раннемэотического времени в каком-то бассейне, существовавшем, возможно, в восточной части Средиземноморья. *C. comperei comperei* известен в нижнем мэотисе (табл. XXVI, фиг. 4–6) в юго-восточной части мэотического бассейна (Азербайджанская ССР, сел. Дженги и Маразы),

а также в районе бассейна р.Кубани (р.Пишиш, хут. Эрвиванский; сборы А.А.Стеклова). Мэотические представители типового подвида ничем не отличаются от среднесарматских *S. comperei comperei* (табл. XXVI, фиг. 1-3). *S. comperei maeoticum* известен из мэотических отложений Керченского полуострова, Кубани (Кутаис) и Западной Грузии. Этот подвид отличается от типового несколько более крупной раковиной (высота типового подвида до 15,5 мм, *maeoticum* - до 18,9 мм), более высоким устьем (у типового подвида средн. $Bu/B = 0,32$, у *maeoticum* - 0,41), более скошенным сифональным каналом, иногда более отчетливо развитыми бугорками на наружной поверхности раковины и более или менее значительной выпуклостью спинной стороны раковины (табл. XXVI, фиг. 7-16). *S. comperei melanieforme* встречен в немногих местонахождениях (г.Берислав, р.Гумс, скв. Свободный порт; единичные экземпляры найдены на Керченском полуострове). Это довольно мелкая (высота раковины до 13,5 мм) и более стройная форма (средн. $Ш/B = 0,44$, тогда как у типового подвида - 0,46, а у *maeoticum* - 0,49), со скошенным сифональным каналом и более слабой скульптурой. Спинная сторона раковины, так же как и у *maeoticum*, сильно выпуклая (табл. XXVI, фиг. 17-24).

Pirenella disjuncta (Sow.) в мэотических отложениях представлена подвидом *disjunctoides* Sinz. (табл. XXVII, фиг. 9-17), который отличается от сарматского типового подвида (табл. XXVII, фиг. 7, 8) меньшими абсолютными размерами (мэотические формы до 20 мм в высоту, сарматские - до 35 мм) и тенденцией к редукции верхнего ряда бугорков, в результате чего на некоторых раковинах остается только по два ряда бугорков (вместо трех, характерных для типового подвида). И.Ф. Синцов (1897а) и некоторые другие исследователи среди мэотических *Pirenella* выделяли два вида: с тремя рядами бугорков - *Cerithium disjunctoides* Sinz. и с двумя - *C. novorossicum* Sinz. Значительное число переходных форм от трехрядных к двурядным в одних и тех же выборках позволяет считать, что в мэотическом бассейне обитал единый изменчивый подвид *P. disjuncta disjunctoides*. Представители этого подвида были найдены во многих местонахождениях и являются одними из наиболее распространенных форм в нижнемэотических отложениях.

Odstomia pallida (Mtg.) в раннемэотическом бассейне представлена подвидом *minima* L.П. (Ильина, 1972а), который известен из немногих местонахождений Керченского полуострова, юга Украины (хут. Новороссийский) и Западной Грузии (р. Галидзга, сел. Гупи). По-видимому, этот подвид (табл. XXVIII, фиг. 12-15) не был эндемичным для мэотического бассейна, а вошел в Понтическую область со средиземноморской трансгрессией. К этому мнению нас склоняет тот факт, что в работе С.Венцо и Г.Пелозио (Venzo, Pelosio, 1963) из тортона Италии описаны и изображены под названием *O. rissooides* Hanley тождественные формы. Как среднемиоценовые итальянские формы, так и раннемэотические имеют определенное сходство по ряду признаков с *O. pallida pallida* (= *O. rissooides* Hanley), известной в Европе с плиоцена доныне. Все отличия от типового подвида сводятся к тому, что мэотические и среднемиоценовые итальянские представители вида значительно мельче и имеют меньшее число оборотов (высота до 2,0 мм, число оборотов до 5). Эти отличия, на наш взгляд, не выходят за рамки видовых, так как популяционная изменчивость *O. pallida*, изучавшаяся на четвертичном черноморском материале (Ильина, 1966), показывает значительный размах как для абсолютных размеров раковины, так и для числа оборотов. Судя по тому, что миоценовые формы проявляют устойчивость этих признаков, нам кажется более правильным выделить их в самостоятельную внутривидовую единицу, считая ее подвидом *O. pallida*. Так как *O. pallida minima* впервые обнаружена в среднемиоценовых отложениях, она, скорее всего, является предшественницей *O. pallida pallida*. Геологический возраст полиморфного вида *O. pallida* следует на основании изложенных выше данных считать не с плиоценового времени, а с миоцена доныне.

Что касается второй группы видов, известных только из мэотического бассейна, то в ряде случаев удается проследить их связь с уже известными видами.

Так, *Modiolus maeoticus* Nevessk., sp. nov. (табл. XVI, фиг. 18–21), возможно, является подвидом или близкородственным видом *M. modiolus* (L.), находки которого отмечены в среднем миоцене Франции (табл. XVI, фиг. 22) и который живет и доныне в Атлантической области, тогда как в Средиземном море распространен близкий к нему вид *M. adriaticus* Lmk. Не имея сравнительного материала по миоценовым *M. modiolus*, нельзя однозначно решить вопрос о видовой самостоятельности мэотических *Modiolus*, которые от *M. modiolus* и *M. adriaticus*, а также от миоценового вида *M. hoernesii* Reuss (табл. XVI, фиг. 23) отличаются только резкой угловатостью в месте соединения спинного и заднего краев, что обуславливает крыловидность спинного поля.

Loripes pseudoniveus (Andrus.) занимает промежуточное положение между *L. dujardini* (Desh.) и *L. dentatus* (Bast.), так что невозможно решить, от какого из этих двух видов он произошел. *L. dujardini* и *L. dentatus* были широко распространены в миоценовых бассейнах Европы и юга СССР и резко отличались друг от друга, встречаясь в одних и тех же слоях. Сравнение основных признаков *L. pseudoniveus*, *L. dujardini* и *L. dentatus*, а также *L. lacteus* (L.), распространенного в плиоценовых и плейстоценовых отложениях Средиземноморской и Черноморской областей и в современных Черном и Средиземном морях, дано в табл. 55. Мэотический вид (табл. XVI, фиг. 24–31) от *L. dentatus* отличается более тупым апикальным углом, слабым развитием кардинальных зубов, сглаженностью концентрической скульптуры и почти полным отсутствием зазубренности внутренних краев раковины, от *L. dujardini* — значительно большей выпуклостью, более острым апикальным углом и наличием широко расставленных концентрических ребрышек на задней части раковины вместо тесно поставленных ребрышек *L. dujardini*, а от *L. lacteus* — большей выпуклостью, большей неравносторонностью и более острым апикальным углом.

Parcardium ingulzense Nevessk., sp. nov., (табл. XVI, фиг. 32–34), несомненно, связан со среднемиоценовым *P. subhispidum* (Hilb.), от которого, а также от современного вида *P. exiguum* (Gm. in L.) отличается вогнутостью заднего поля в районе макушки, тогда как заднее поле последних двух видов плоское или слабовыпуклое. От чокракского вида *P. hispidiforme* (David.) он отличается большей удлиненностью (у *P. hispidiforme* $вс/д > 0,95$, средн. около 1,0, а у *P. ingulzense* — 0,83–0,92, средн. 0,88) и меньшим числом ребер (у *P. hispidiforme* — 25–26, а у *P. ingulzense* — 20–23).

Вид *Dosinia maeotica* Andrus. занимает промежуточное положение между *D. exoleta* (L.) и *D. lupinus* (L.) и мог бы рассматриваться в качестве подвида обоих этих видов. Однако в настоящее время невозможно выявить предков *D. maeotica*. Ими могли быть представители как *D. exoleta*, так и *D. lupinus*, так как оба эти вида существовали в среднемиоценовое время в области Паратетиса, так же как живут и ныне в Средиземноморско-Атлантической области. Поэтому мэотических дозийн следует считать в настоящее время самостоятельным видом, который отличается рядом признаков и от *D. exoleta*, и от *D. lupinus* (табл. 56). Мэотический вид (табл. XVII, фиг. 14–22) отличается от *D. exoleta* меньшими размерами, скульптурой из тонких, тесно расположенных ребрышек вместо более широко расставленных и более выраженных у *D. exoleta*, большей выпуклостью, большей длиной синуса и меньшим апикальным углом. От *D. lupinus* он отличается большей выпуклостью и большей длиной синуса. Кроме того, *D. maeotica* имеет менее короткую раковину и значительно более тупой апикальный угол.

Abra tellinoides (Sinz.) вероятнее всего происходит от вида *A. alba* (Wood), распространенного от миоцена доныне в области Средиземноморья. От всех близких неогеновых видов мэотический вид (табл. XIX, фиг. 1–9) отличается слабым развитием боковых зубов в правой створке, из-за чего И.Ф. Синцов (1884) и Н.И. Андрусов (1890) относили его к роду *Scrobicularia*. От сарматского вид *A. reflexa* (табл. 8, 9) мэотический вид отличается отсутствием килевого перегиба и киля на правой створке и более длинным синусом (для *A. reflexa* $М дс/д = 0,65$, а для *A. tellinoides* — 0,72), от *A. ovata* — более неравносторонней раковинной (для *A. ovata* $М дпч/д = 0,48$, а для *A. tellinoides* —

Таблица 55

Сравнение признаков видов *Loripes* из неогеновых и четвертичных отложений юга СССР¹ и Европы

Признак	<i>L. dentatus</i>	<i>L. pseudoniveus</i>	<i>L. dujardini</i>	<i>L. lacteus</i>
Максимальная длина, мм	7,5	13	15-19	19
вс/д	M = 0,99 σ = 0,04	M = 0,97 σ = 0,04	M = 0,95 σ = 0,031	M = 0,95 σ = 0,035
вып/вс	M = 0,30 σ = 0,03	M = 0,30 σ = 0,023	M = 0,24 σ = 0,02	M = 0,27 σ = 0,025
дпч/д	M = 0,42 σ = 0,059	M = 0,39 σ = 0,06	M = 0,41 σ = 0,054	M = 0,45 σ = 0,036
Апикальный угол	M = 113° σ = 6,6	M = 121° σ = 7,0	M = 131° σ = 4,1	M = 131° σ = 5,4
Замок	правой створки левой створки	Один кардинальный зуб+передний и задний боковые, хорошо развитые Два кардинальных зуба+передний (у 5% слабый) и задний боковой (у 13% слабый)	Один кардинальный зуб+передний боковой (слабый у 31%)+задний боковой (у 54% отсутствует, у 33% слабый) Два кардинальных зуба+передний боковой (у 80% слабый)+задний боковой (у 70% слабый)	Один кардинальный зуб+слабые боковые (иногда отсутствуют) Два кардинальных зуба+слабые боковые (иногда отсутствуют)
Скульптура	Концентрические ребрышки на всей поверхности, на заднем поле шире расставлены	Сглаженные концентрические ребрышки, кроме задней части, где они иногда широко расставлены	Сглаженные концентрические ребрышки, на заднем поле тонкие, тесно поставленные	Сглаженная концентрическая скульптура; у макушки широко расставленные концентрические пластинчатые ребрышки
Зазубренность внутренних краев	У 44 раковин из 50 (89%)	У 4 раковин из 74 (5,5%)	Очень редко зазубренность	Нет

¹Материал по *L. dentatus* и *L. dujardini* взят из коллекции Р.Л.Мерклина.

0,53) и частым развитием радиальных складок на задней части раковины, а от *A. alba* - значительно меньшей выпуклостью (для *A. alba* M вып/вс = 0,28, а для *A. tellinoides* = 0,22). Следует отметить, что в некоторых выборках отмечается большое гомеоморфное сходство с *A. ovata*.

Parphia curta (Andrus.) и *P. abichi* (Andrus.) - виды, происхождение которых менее всего ясно. Они отличаются от всех известных миоценовых видов *Parphia*. Первый из них (табл. XVII, фиг. 23-26; табл. XVIII, фиг. 1-12) от

Признак	<i>Dosinia exoleta</i>	<i>D. maeotica</i>	<i>D. lupinus</i>
Максимальная длина, мм	42 (миоценовые до 35)	24	30 (миоценовые до 25)
вс/д	средн. ¹ 0,87–1,02 0,93–0,98 M = 0,96 $\sigma = 0,035$	средн. 0,85–1,04 0,91–0,99 M = 0,96 $\sigma = 0,041$	средн. 0,92–1,08 0,96–1,03 M = 0,99 $\sigma = 0,035$
вып/вс	средн. 0,24–0,32 0,25–0,29 M = 0,27 $\sigma = 0,025$	средн. 0,20–0,37 0,24–0,31 M = 0,30 $\sigma = 0,032$	средн. 0,23–0,34 0,25–0,31 M = 0,27 $\sigma = 0,029$
дпч/д	средн. 0,25–0,42 0,31–0,34 M = 0,32 $\sigma = 0,038$	средн. 0,25–0,42 0,32–0,33 M = 0,33 $\sigma = 0,038$	средн. 0,24–0,41 0,30–0,33 M = 0,32 $\sigma = 0,049$
Апикальный угол ^o	средн. 114–139 122–133 M = 128 $\sigma = 7,8$	средн. 103–139 109–127 M = 118 $\sigma = 7,4$	средн. 99–116 104–112 M = 108 $\sigma = 4$
дс/д	средн. 0,56–0,66 0,60–0,64 M = 0,61 $\sigma = 0,027$	средн. 0,52–0,76 0,57–0,72 M = 0,64 $\sigma = 0,053$	средн. 0,49–0,68 0,54–0,60 M = 0,58 $\sigma = 0,041$
Скульптура	Выступающие валикообразные концентрические ребрышки, менее тесно расположенные, чем у <i>D. lupinus</i> и <i>D. maeotica</i>	Тонкие, тесно расположенные концентрические ребрышки	Тонкие, тесно расположенные концентрические ребрышки

¹ средн. – средние величины для отдельных выборок, M – средняя величина для всех измеренных экземпляров.

всех среднемиоценовых и сарматских видов, кроме *P. taurica* (Bajar.), резко отличается более острым апикальным углом: $M = 105^{\circ}$, тогда как у *P. vitaliana* (Orb.) – 124° , у *P. ponderosa* (Orb.) – 118° , у *P. secunda* (Bog.) – 119° , у *P. erronea* (Zhizh.) – 121° . От *P. taurica*, *P. vitaliana* и *P. erronea* указанный вид отличается еще большей выпуклостью (M вып/вс соответственно 0,31, 0,25 и 0,32 вместо 0,39 у *P. curta*), а от *P. ponderosa* и *P. tricuspia* (Eichw.) – большей удлиненностью (у этих видов M вс/д = 0,83). От *P. naviculata* (R. Hoern.), с которым *P. curta* имеет сходство по апикальному углу, последний вид отличается значительно более выступающей макушкой (у *P. naviculata* вм/вс < 0,10, а у *P. curta* обычно больше) и большей выпуклостью (для *P. naviculata* вып/вс = 0,25–0,35, M = 0,29).

Что касается *P. abichi* (табл. XVIII, фиг. 13–28), то среди миоценовых видов морфологически наиболее близкими являются *P. vitaliana* и *P. erronea*, от которых *P. abichi* отличается частым отсутствием зуба 4b и слабой расщепленностью 2b,1 и 3b, а также отсутствием концентрической скульптуры в виде тонких валиковидных ребрышек. От первого вида *P. abichi* отличается еще большей выпуклостью и меньшей удлиненностью, от сарматских *P. tricuspia* и *P. ponderosa* – тонкостенностью, очень сильно удлиненной раковинной и теми же признаками в строении замка, что от *P. vitaliana*.

При рассмотрении систематического положения мэотических видов рода *Paphia* возникает не находящийся на данном этапе наших знаний решения вопрос о подродовой принадлежности *P. curta* и *P. abichi*. То же относится и к большинству миоценовых видов этого рода, с которыми сравнивались мэотические виды.

Сравнение *P. abichi* с типовыми видами подродов *Venerupis* — *P. pullastra* (Mont.) и *Polittapes* — *P. aurea* (Gm.), к которым наиболее близок этот вид, показывает, что и с тем и другим у *P. abichi* имеется сходство, но есть и серьезные различия. Строение замка (частое отсутствие расщепления 1, 3b и 2b) и неразвитость лунки сближают *P. abichi* с *P. pullastra*, общей с которым также является частая деформированность створок в связи с жизнью в углублениях плотного дна. Однако важное отличие заключается в отсутствии радиальной ребристости у *P. abichi*, т.е. основного признака подрода *Venerupis*. От *P. aurea* *P. abichi* отличается слабым развитием концентрических валиковидных ребрышек, которые составляют характерный признак подрода *Polittapes*, и отсутствием лунки.

Оставляя открытым вопрос о необходимости выделения подродов *Polittapes* и *Venerupis*, основанных только на различии скульптуры, можно сказать о положении мэотических *P. abichi* следующее: этот вид мог произойти от миоценового *Venerupis* при потере радиальной ребристости и редукации замка или же он связан в своем происхождении с представителями *Polittapes*, у которых произошло ослабление концентрической ребристости и редуцировался замок. При этом следует заметить, что у сарматских *Paphia* (*P. vitaliana*, например), кроме концентрических ребрышек, отмечается и тонкая радиальная струйчатость, как и у *P. abichi*.

Gibbula maeotica (Andrus.) — раннемэотический вид, происхождение которого до сих пор остается не выясненным. По ряду признаков он сближается с группой видов, относимых к подроду *Steromphala* Leach in Gray. К этому подроду принадлежат *G. cineraria* (L.), *G. divaricata* (L.) и ряд других. Отличительными признаками мэотической *G. maeotica* (табл. XXI, фиг. 1–7) являются некоторая вогнутость основания последнего оборота и его резкая килеватость на периферии. У молодых форм средиземноморского вида *G. divaricata* (L.) также отмечаются уплощенность или даже вогнутость основания последнего оборота и большая или меньшая его угловатость. Еще большее сходство по этим признакам с мэотической *G. maeotica* проявляют современные средиземноморские формы, выделенные А. Мишо (Michaud, 1829) под названием *Trochus rarilineatus*, видовая самостоятельность которых оспаривается рядом исследователей (Ильина, 1966, стр. 75). О прямом родстве мэотической *G. maeotica* с *G. divaricata* и тем более с "*G. rarilineata*" говорить не приходится, так как их разделяет значительный временной промежуток (достоверные находки *G. divaricata* известны с плейстоцена и, возможно, с плиоцена, а "*G. rarilineata*" — современная форма), однако корни этих видов могли быть очень близки.

Littorina praepontica Andrus. (табл. XXI, фиг. 13–16), несмотря на ряд отличий, по-видимому, наиболее близка к *L. alberti* Duj., известной в среднем миоцене Италии, Франции, Венгрии и др. Оба эти вида имеют конусовидную раковину, состоящую из уплощенных оборотов, украшенных тонкими спиральными струйками. Последний оборот на периферии тупокилеватый. Основными отличиями, позволяющими считать мэотический вид самостоятельным, являются меньшие абсолютные размеры мэотических форм (В=6,3 мм, тогда как у *L. alberti* В=10,5 мм), меньшее число оборотов (до пяти у мэотического вида, до семи у *L. alberti*) и отсутствие у мэотических форм каких-либо признаков спиральной скульптуры на основании последнего оборота, ниже килевого перегиба. Указание на сходство мэотического вида с сарматскими *Littorina* (Андрусов, 1890) ошибочно, так как по комплексу признаков мэотический вид должен быть отнесен к подроду *Littorinopsis* Mörch, а сарматские виды — к подроду *Melaraphe* Menke.

Не совсем ясно происхождение *Hydrobia micra* Steklov, хотя бы в силу того, что *Hydrobiidae* миоцена недостаточно хорошо изучены. Не исключена воз-

возможность, что *H. micra* генетически близка с некоторыми сарматскими гидробидами. По мнению автора вида (Стеклов, 1955), к которому вполне можно присоединиться, *H. micra* (табл. XXI, фиг. 17–20) больше всего напоминает по форме раковины и характеру макушки сарматских *H. uiratamensis* Koles., отличаясь от последних главным образом очень малыми размерами раковины (высота раковины у *H. micra* около 2,5 мм, у *H. uiratamensis* – до 4,0 мм).

Rissoa subinflata (Andrus.) и *R. subangulata* (Andrus.) несомненно близко родственны виду *R. turricula* Eichw., известному из среднемиоценовых отложений СССР (на юго-западе Украины) и Европы (Friedberg, 1911–1928; Strausz, 1966). Скорее всего, *R. turricula* является прямым предком *R. subinflata* (табл. XXIII, фиг. 34–56), от которой, в свою очередь, отделилась *R. subangulata* (табл. XXIII, фиг. 30–33). Оба мезоэотических вида отличаются от *R. turricula* значительно более слабой (а иногда редуцированной) спиральной скульптурой и главным образом отсутствием губного валика на наружной губе. Кроме того, у них часто наблюдается редукция осевых ребер не только на последнем, но и на более ранних оборотах, тогда как у *R. turricula* осевые ребра развиты и на последнем обороте, доходя до его периферии и ослабевая к основанию раковины. Число осевых ребер на предпоследнем обороте у *R. subinflata* 12–13, у *R. turricula* – 10–12 (Strausz, 1966), а на последнем – 12–14 (Schwartz v. Mohrenstern, 1864). Еще одним отличием *R. subinflata* от *R. turricula* является степень выпуклости оборотов, которая у *R. subinflata* колеблется в больших пределах. Хорошо скульптурованные формы этого вида имеют обычно более или менее выпуклые обороты (табл. XXIII, фиг. 34–36, 41–43, 49). У форм с редуцированными осевыми ребрами обороты, как правило, заметно уплощены (табл. XXIII, фиг. 39, 46–48, 54, 55). Представители же *R. turricula* отличаются хорошо выпуклыми оборотами, выпуклость которых усиливается за счет утолщения ребер в средней части каждого оборота. Абсолютные размеры *R. subinflata* также несколько отличны от таковых *R. turricula*. Средняя высота раковины *R. subinflata* от 3,5 до 5,0 мм, однако встречаются экземпляры, достигающие 6,5–7,0 мм. Высота раковины *R. turricula* 6,0–8,0 мм (Strausz, 1966), т.е. несколько больше, чем у *R. subinflata*. Форма раковины как у *R. turricula*, так и *R. subinflata* от низкокониической до вытянуто-конусовидной. Однако среди *R. subinflata* чаще встречаются раковины низкокониической формы. Обычно у таких раковин очень ослаблена или полностью редуцирована осевая скульптура и обороты заметно уплощены. *R. subinflata* – очень распространенный раннемезоэотический вид. Единичные находки его были отмечены в одном местонахождении верхнего мезотиса.

Rissoa subangulata отличается от *R. turricula* и *R. subinflata* большей стройностью и удлиненностью раковины. Приблизительно при одних и тех же абсолютных размерах высоты раковины удлиненность ее (Ш/В) у *R. subinflata* имеет среднее значение 0,60, а у *R. subangulata* – 0,49, Вло/В у *R. subinflata* – 0,67, у *R. subangulata* – 0,61, Ву/В у *R. subinflata* – 0,43, у *R. subangulata* – 0,37.

Alvania pseudalvania (Andrus.) – раннемезоэотический вид, происхождение которого до конца не выяснено. Автор вида первоначально условно отнес его к роду *Mohrensternia*, основываясь на особенностях строения устья у представителей этого вида (отсутствие утолщения на наружной поверхности и зубчиков на внутренней поверхности наружной губы), хотя и оговорился, что, возможно, "этот вид представляет собой выродившуюся *Alvania*" (Андрусов, 1906, 1961а, стр. 337). Нам кажется, что *A. pseudalvania* (табл. XXIV, фиг. 1–10) ближе всего стоит к средиземноморскому виду *Alvania* (*Actonia*) *testae* (Aradas et Maggiore), для которого, как и для мезоэотической *A. pseudalvania*, характерна решетчатая скульптура, образованная пересечением острых осевых с несколько более слабыми спиральными ребрами. Правда, у *A. testae* наружная губа утолщена, но внутри она гладкая. Наружная губа у *A. pseudalvania* обычно лишена губного валика, но на некоторых экземплярах край наружной губы бывает несколько утолщен за счет аксиального ребра, проходящего близ края устья (табл. XXIV, фиг. 6). Учитывая это обстоятельство,

а также и то, что в условиях пониженной солености у многих морских видов гастропод наблюдается ослабление скульптуры и утрата ряда образований, укрупляющих стенки устья, в том числе и губного валика (Ильина, 1966), можно предположить, что *A.pseudalvania* могла произойти от какого-то миоценового средиземноморского вида рода *Alvania*, близкого к *A.testae*. Ближе всего к исходному виду стоят формы, найденные в отложениях нижнего мэотиса на р.Геджири (правый приток р.Галидзги), а также некоторые *A.pseudalvania* из нижнемэотических отложений Керченского полуострова, у которых число осевых ребер на последнем обороте не менее 12, а число спиральных — 9 или 10 (табл. XXIV, фиг. 1).

В раннемэотическом бассейне существовало два подвида *A.pseudalvania* — *A.pseudalvania pseudalvania* и *A.pseudalvania raricostata* L. Il., subsp. nov. Типовой подвид (табл. XXIV, фиг. 1–6) был распространен шире, чем *A.pseudalvania raricostata* (табл. XXIV, фиг. 7–10), и характеризуется более вытянуто-овальной формой раковины и большим числом осевых ребер на последнем обороте (12–14, тогда как у *A.pseudalvania raricostata* — 9–11).

Mohrensternia nasyrica L. Il., sp. nov. (табл. XXIV, фиг. 14–19) — раннемэотический эндемичный вид, известный из многих местонахождений Керченского полуострова, а также встречающийся в раннем мэотисе Западной Грузии и Мангышлака. Наибольшую близость он обнаруживает с сарматскими *M.pseudosarmatica* Friedb., от которых отличается более вытянутой раковиной, более округлой формой оборотов и менее выраженной спиральной струйчатостью. Много общего *M.nasyrica* имеет с *M.parva* (Costa), известной с плиоцена донине в Атлантической и Средиземноморской областях, отличаясь от последней главным образом размерами раковины и пропорциями отдельных ее частей (табл. 57).

Mohrensternia acuta L. Il., sp. nov. (табл. XXIV, фиг. 25–28), по-видимому, образовалась в раннемэотическом бассейне, отделившись от какого-то более или менее хорошо скульптированного вида *Mohrensternia*. Таким исходным видом могла быть *M.nasyrica*, особенно те ее формы, которые имеют вытянутую раковину со слабо развитой осевой скульптурой. От известных видов *Mohrensternia* мэотический вид отличается полной редукцией осевых ребер и наличием на поверхности раковины только тонкой спиральной струйчатости, а также некоторым утолщением внутренней губы и наличием на некоторых экземплярах варицеподобных утолщений.

Mohrensternia carinata (Andrus.) по своим морфологическим признакам значительно отличается от всех известных мэотических видов рода *Mohrensternia*. Для представителей этого вида (табл. XXIV, фиг. 29–32) характерна маленькая (до 3,5–4,0 мм высотой), вытянуто-конусовидная шестиоборотная раковина с притупленной вершиной, выпуклым основанием и очень узкой пупочной щелью. Протококн полутораоборотный, гладкий. Остальные обороты с хорошо выраженным килем на периферии, покрытым одним, изредка двумя рядами очень маленьких бугорков, образованных пересечением отчетливых тонких частых спиральных и едва уловимых нитевидных осевых ребрышек. Устье округлое, угловатое наверху и в области килевого перегиба. По наличию кила и бугорков на нем этот вид (табл. XXIV, фиг. 29, 32) напоминает *M.zitteli* (Schwartz v. Mohrenstern) из плейстоценовых отложений Греции (о.Родос). Однако последняя отличается от мэотической *M.carinata* отсутствием спиральной скульптуры и более вытянутой формой раковины с большим числом оборотов. Автор вида (Schwartz v. Mohrenstern, 1864) считал его генетически близким с сарматской *M.angulata* (Eichwald). Возможно, и мэотическая *M.carinata* имеет сарматского предка, близкого к группе *M.pseudangulata* Hilb., для представителей которой характерны тонкая спиральная скульптура и угловатость оборотов, усиливающаяся за счет бугорковидного утолщения осевых ребер на периферии оборотов. *M.carinata* в мэотических отложениях известна как хорошо сформированный самостоятельный вид, так что отделение ее от предполагаемого предка могло произойти еще до проникновения в мэотический бассейн где-то в области Восточного Средиземноморья, где в силу сложившихся гидрологических условий могли переживать некоторые сарматские виды.

Таблица 57

Сравнение биометрических характеристик *Mohrensternia nasyrica* L.H., *sp. nov.* и позднечетвертичных *M. parva* (Costa)

Признак		<i>Mohrensternia nasyrica</i>	<i>Mohrensternia parva</i>
Высота раковины, мм		до 3,7	до 5,4
Ш/В	Пределы	0,48–0,57	0,52–0,69
	Среднее значение	0,53	0,60
Впо/В	Пределы	0,58–0,66	0,60–0,71
	Среднее значение	0,62	0,66
Вы/В	Пределы	0,35–0,41	0,35–0,48
	Среднее значение	0,38	0,42
Число осевых ребер на последнем обороте		12–13	11–17

До последнего времени вопрос о происхождении специфичного раннеэоцического вида *Coelacanthia quadrispinosa* Andrus., являющегося единственным видом рода *Coelacanthia* Andrus., оставался неясным. Для представителей этого вида (табл. XXV, фиг. 2–10) характерна маленькая (до 5,5 мм), гладкая, вытянуто-конусовидная, тонкостенная раковина, снабженная полыми, достаточно длинными шипами, на которых с передней стороны заметна узкая длинная щель. При поломке этих шипов на раковине остаются их основания в виде дуговидных чешуек (табл. XXV, фиг. 6, 7). Раковина этого вида по сочетанию признаков и строению шипов не имеет ничего общего с известными не только миоценовыми, но и формами другого возраста. В. Венц (Wenz, 1938–1944) и другие авторы условно относили род *Coelacanthia* к семейству *Micromelaniidae*. Н.И. Андрусов (1890, 1906) считал предположительно, что *Coelacanthia* ближе всего стоят к представителям *Rissoidea* и должны быть включены в это семейство. В настоящее время, благодаря находкам нескольких не совсем обычных форм *C. quadrispinosa*, выяснено точное систематическое положение этого вида в семействе *Rissoidea*, а также доказано происхождение его от эоцического вида *Rissoa subinflata* (Ильина, 1972б).

Cerithium striatulum Karlov (табл. XXVII, фиг. 1–6) близко родственен с *C. com-perei* Orb., известным как из среднесарматских, так и нижнеэоцических отложений юга СССР, но отличается от него более стройной формой раковины, значительно более слабой скульптурой, менее скошенным и более широким устьем. Для этого вида характерно развитие многочисленных тонких спиральных ребрышек и струек. Начальные обороты гладкие; на остальных, кроме гладких спиральных ребрышек, наблюдается один ряд мелких слабых бугор-

ков, расположенных по периферии оборотов. На последнем обороте, а иногда и на более ранних, непосредственно под швом появляется еще один ряд бугорков. По форме раковины и строению устья мэотический вид сходен также с сарматскими *C. rubiginosum*, но отличается от них более отчетливо развитой спиральной струйчатостью и меньшим числом рядов более слабых бугорков. Так как среди мэотических *C. striatulum* встречаются формы, сближающие этот вид по ряду признаков с *C. comperei*, можно предположить, что исходной формой для *C. striatulum* явился *C. comperei*.

Pirenella galidzgensis L. Il., sp. nov. (табл. XXVII, фиг. 18–22) по типу скульптуры и форме раковины отличается от всех известных средиземноморских миоценовых пиренелл. В мэотическом бассейне представители этого вида были встречены в одном из местонахождений Западной Грузии, на р. Галидзге у сел. Гупи (*Pirenella* sp.; Ильина, 1972а), а также в Краснодарском крае на р. Цице. По форме раковины и характеру скульптуры представители этого вида напоминают *Cerithiopsis*, но значительно большие размеры, строение начальных оборотов и форма сечения оборотов нового вида позволяют отнести его к роду *Pirenella*. От *P. disjuncta* новый вид отличается более равномерным развитием трех рядов почти одинаковых округлых бугорков и выпуклостью боковых сторон раковины. Происхождение этого вида пока неясно. Он вошел в мэотический бассейн, по-видимому, вместе с другими более или менее полигалинными видами в одну из фаз трансгрессии вод открытого морского бассейна в Понто-Каспийскую область (Ильина, 1972а).

Bittium acutum Osaulenko (табл. XXV, фиг. 19–26) обнаруживает большое сходство со средиземноморским видом *B. deshayesi* Cer.-Irg. (Cerulli-Irelli, 1912) и особенно с теми плейстоценовыми формами, которые изображены под этим названием в работе Пелозо (Pelosio, 1960, табл. I, фиг. 25а). От *B. deshayesi* мэотический вид отличается в основном большими размерами раковины (высота *B. deshayesi* 4,0–4,6 мм, *B. acutum* – 6,5–7,0 мм) и менее выпуклыми оборотами. Характер скульптуры, форма и строение устья очень сходны у обоих видов. Вполне вероятно, что при наличии сравнительного материала в объеме *B. deshayesi* можно будет включить и мэотический вид *B. acutum*. От распространенного в европейских морях с олигоцена доныне, а также известного из мэотических отложений *B. reticulatum* (Costa) *B. acutum* отличается более слабой скульптурой, которая у этого вида никогда не бывает решетчатой, более выпуклыми оборотами, меньшим числом варикозных утолщений. *B. acutum* – массовый раннемэотический вид. Единичные находки его известны только в одном местонахождении верхнего мэотиса.

Nassarius (Phrontis) retowskii Andrus. (табл. XXVIII, фиг. 1–3) по своим очертаниям, а также по присутствию на последнем обороте только спиральных бороздок напоминает средиземноморский вид *N. (Amyclina) semistriatus*, известный с миоцена доныне. Однако более детальное изучение особенностей скульптуры и строения раковины убеждает нас в ошибочности наших прежних представлений о близком родстве этих видов (Ильина, 1972а). Н.И. Андрусов также находил сходство между *N. retowskii* и *N. semistriatus*, но отмечал как одно из отличий более слабое развитие внутренней губы у мэотического вида, которая не заходит далеко на брюшную часть последнего оборота, как это имеет место у *N. semistriatus* (Андрусов, 1906). Кроме этого признака, можно отметить различия и в скульптуре ранних оборотов раковины, следующих за гладким протоконхом. На первых оборотах раковины *N. semistriatus* отмечаются частые скошенные осевые ребрышки, пересекаемые спиральными бороздками, одна из которых, находящаяся близ верхнего шва, отчетливая и более глубокая, остальные – едва заметные или вовсе не проявляющиеся. У *N. retowskii* первые обороты раковины украшены толстыми отчетливыми осевыми ребрами и тонкими, менее заметными, но все же отчетливыми спиральными бороздками (табл. XXVIII, фиг. 1, 3). Иногда следы осевых ребер в виде слабых, но широких складок бывают заметны и на последних оборотах раковины. В первоописании *N. retowskii* Андрусов (1906) отмечает, что наружная губа у этого вида не утолщенная, только немного загнутая, не зазубренная внутри.

Имеющийся в нашем распоряжении материал (Краснодарский край, Западная Грузия) содержит раковины, у которых наружная губа несколько утолщенная, а на ее внутренней поверхности наблюдается отчетливая зазубренность (табл. XXVIII, фиг. 2). Для *N. retowskii*, кроме того, характерно утолщение внутренней и наружной губ в месте их соединения, где намечается узкий париетальный желобок. Все эти признаки (зазубренность изнутри наружной губы, утолщение в париетальной части устья, скульптура ранних оборотов раковины и др.) сближают мэотические формы с широко развитыми в миоценовых морях видами из группы *N. (Phrontis) dujardini* и, в частности, с чокракским *N. innornatus* (Zhizh.).

В целом из 14 раннемэотических морских видов двустворчатых моллюсков 7, т.е. 50%, являются эндемичными. Из 32 раннемэотических морских видов брюхоногих моллюсков эндемичными являются только 14 видов, т.е. около 45%.

Кроме морских видов, в раннемэотическом бассейне, в его опресненных участках, встречались и некоторые солоноватоводные моллюски: 3 вида двустворчатых и 10 видов гастропод.

Из двустворчатых моллюсков здесь были встречены *Congeria amygdaloides*, *C. panticapaea* и *Dreissena polymorpha*.

Congeria amygdaloides Dunk., представленная в мэотическом бассейне подвидом *C. amygdaloides navicula* Andrus. (табл. XX, фиг. 1–21), существовала в среднем миоцене – раннем плиоцене на обширной территории Центральной и Восточной Европы и юга СССР. В составе этого вида выделяются четыре подвида, каждый из которых имел свой временной интервал существования. Типовой подвид характерен для среднемиоценовых, "гельветских", или оттангских, отложений (онкофоровых слоев) Венского бассейна, а подвид *C. amygdaloides novorossica* (Sinz.) встречается в понтических отложениях. По-видимому, в качестве подвида должен рассматриваться "вид" *C. praeoblunga* Kojum. из нижнего мэотиса Болгарии. Понтокаспийский мэотический подвид отличается от типового меньшей выпуклостью, от болгарского раннемэотического подвида *praeoblunga* – менее отчетливым килевым перегибом, почти не развитым передним краем и тем, что обычно длина спинного края почти равна длине заднего, а от понтического подвида *novorossica* – более высокой раковиной (CD по M вс/д = 1,28), явственно развитым передним краем и общими контурами створок (табл. 58). Все эти отличия проявляются только на массовом материале, так как широкая изменчивость *C. amygdaloides navicula* приводила к большой трансгрессии признаков с другими подвидами.

Congeria panticapaea Andrus. – эндемичный для мэотического бассейна вид (табл. XX, фиг. 22–38, 45–50). Морфологически наиболее сходны с ними *C. basteroti* Desh. из миоцена Франции и *C. subbasteroti* Tourn. из плиоценовых отложений Франции. От обоих видов *C. panticapaea* отличается отсутствием параллельности части заднего края, примыкающей к спинному краю, и брюшного края. Отличия эти достаточно незначительные. Кроме указанных, есть еще целая группа видов, морфологически близких к *C. basteroti*: *C. alta* Sandb., *C. touzini* Andrus., *C. aquitana* Andrus., *C. leucippe* Rz., *C. mytilopsis* Brus., *C. subclaviformis* Rz., *C. claviformis* Dunk., *C. ringeiseni* Jek., *C. sarmatica* Kojum. Возможно, все они должны войти в состав полиморфного вида *C. basteroti*, но за отсутствием материала этот вопрос не может быть сейчас решен окончательно.

Таблица 58

Ключ для определения подвидов *Congeria amygdaloides* Dunk.

1. а) Раковина до 15–25 мм высотой, вытянутая в высоту (средн. вс/д = 2,1–2,2); передний край отсутствует или очень короткий 2
- б) Раковина до 14,5 мм высотой, менее вытянутая в высоту (средн. вс/д = 1,8); передний край явственно развит *C. amygdaloides novorossica* (Sinz.)

Таблица 58 (окончание)

- 2(1a). а) Раковина до 20 мм высотой, довольно выпуклая (вып/вс ~ 0,25); килевой перегиб слабо развит; апофиза почти не отогнутая; передний край очень короткий *C. amygdaloides amygdaloides* Dunk.
- б) Раковина до 15–25 мм высотой, умеренно выпуклая (средн. вып/вс < 0,20); килевой перегиб не развит или намечается; апофиза отогнута в различной степени; макушка конечная или развит короткий передний край 3
- 3(2б). а) Раковина до 15 мм высотой; имеется явственный короткий передний край; спинной край длиннее заднего; килевой перегиб заметно развит; апофиза отогнута *C. amygdaloides praeblonga* Kojum.
- б) Раковина до 20–25 мм высотой; переднего края нет или он очень короткий; спинной край равен по длине заднему, реже длиннее последнего; килевой перегиб обычно слабо заметен; апофиза отогнута в различной степени *C. amygdaloides navicula* Andrus.

В восточной части мэотического бассейна вид *C. panticaraea* был представлен узкоограниченным локально и в возрастном отношении подвидом *C. panticaraea ingulzensis* Neveesk., subsp. nov. (табл. XX, фиг. 45–50), не встречающимся в западной части бассейна, и типовым подвидом (табл. XX, фиг. 22–38), широко распространенным и характеризующимся крайне широкой индивидуальной изменчивостью.

C. panticaraea ingulzensis отличается от других подвидов этого вида сильной выпуклостью и срединным положением килевого перегиба.

Что касается подвидов *C. panticaraea*, выделяемых для Болгарии Е. Коюмджиевой, то они вполне укладываются в пределы изменчивости *C. panticaraea panticaraea* Крымско–Кавказской области. Однако в Болгарии индивидуальная изменчивость представителей этого вида значительно уже и явственно выделяются две формы (Коюмджиева, 1968): *C. panticaraea bulgarica* Kojum. в нижнемэотических отложениях с хорошо развитым килевым перегибом и средним отношением длины спинного к длине заднего края, равным 1,04–1,05, и *C. panticaraea tournoueri* Andrus. в верхнемэотических слоях со слабо выраженным килевым перегибом и несколько большим отношением длины спинного края к длине заднего (1,1). Учитывая не только трансгрессию морфологических признаков, но и различия в размахе изменчивости, можно болгарские формы считать подвидами, хотя в этом случае подвид, определяемый Коюмджиевой как *C. panticaraea tournoueri*, должен получить другое название, так как название *C. tournoueri* было использовано Андрусовым (1897) для форм из мэотических отложений Керченского полуострова, которые должны относиться к подвиду *C. panticaraea panticaraea* (табл. 59).

Представители *C. panticaraea* известны с раннего мэотиса. На юге СССР находки этого вида в нижнемэотических отложениях редки и в большом количестве отмечаются лишь для Восточного Предкавказья, где конгериевые фации были развиты уже в раннемэотическое время. В западной части бассейна (Болгария) *C. panticaraea* широко распространены в нижнемэотических отложениях (подвид *bulgarica*). В этой же области в конгериевых фациях среднего сармата находятся формы, которые отнесены Е. Коюмджиевой к самостоятельному виду *C. sarmatica* Kojum, и которые можно рассматривать как предков для *C. panticaraea bulgarica*. Понтокаспийские представители *C. panticaraea panticaraea*, по-видимому, происходят от западного подвида *C. panticaraea bulgarica*, который обладал значительно меньшим размахом изменчивости, чем его потомки в Крымско–Кавказской области. Болгарский подвид *C. panticaraea tournoueri* или происходил непосредственно от болгарских *C. panticaraea bulgarica*, или же от понтокаспийских *C. panticaraea panticaraea*, причем в последнем случае размах изменчивости вновь образовавшегося вида оказался суженным.

Dreissena polymorpha (Pall.) – единственный вид, который определенно возник в пределах мэотического бассейна, вероятно, от *C. panticaraea* путем по-

тери в онтогенезе стадии деления единой площадки на септу и апофизу (Невесская, 1967б) и относится к новым автохтонным формам (табл. XX, фиг. 39-44).

Таблица 59

Ключ для определения подвидов *Congeria panticapaea* Andrus.

1. а) Раковина умеренно выпуклая (средн. вып/вс = 0,18 - 0,24); килевой перегиб обычно проходит ближе к брюшному краю, так что брюшное поле значительно уже спинного 2
- б) Раковина довольно выпуклая (средн. вып/вс = 0,29); килевой перегиб обычно расположен почти посредине створок, так что брюшное поле равно по ширине спинному
. *C. panticapaea ingulzensis* Nevessk., subsp. nov.
- 2(1а). а) Спинной край короче заднего или почти равен ему [отношение длины спинного края (д.сп.к.) к длине заднего (д.з.к.) 0,8-1,1, средн. около 1,0]; килевой перегиб хорошо развит
. *C. panticapaea bulgarica* Kojum.
- б) Спинной край, как правило, длиннее заднего (д.сп.к./д.з.к.=0,8-1,8, средн. 1,1-1,3); килевой перегиб развит различно 3
- 3(2б). а) Килевой перегиб развит очень слабо; д.сп.к./д.з.к. = 1,0-1,2, средн. 1,1 *C. panticapaea tournoueri* Andrus. (emend. Kojum.)
- б) Килевой перегиб развит различно; д.сп.к./д.з.к.=0,8-1,8, средн. 1,1-1,3 *C. panticapaea panticapaea* Andrus.

Прежде чем охарактеризовать виды гастропод, обитавших в опресненных участках раннемэотического бассейна, необходимо сказать несколько слов относительно наших представлений о систематике некоторых групп солоноватоводных гастропод, встреченных не только в нижнем, но и верхнем мэотисе Понто-Каспийской части бассейна.

Одним из очень сложных вопросов является определение систематической принадлежности ряда мэотических видов, для которых характерна более или менее килеватая раковина. По форме раковины, высоте завитка и последнего оборота, строению устья и некоторым другим признакам эти виды различаются между собой и распадаются на ряд естественных группировок. Н.И. Андрусов (1890, 1906) часть их относил к роду *Pyrgula* (*P. margaritiformis*, *P. purpurina*, *P. pagodaeformis*, *P. striata*, *P. sinzowii*), другие - к роду *Hydrobia* (*H. ossovinarum*, *H. panticapaea*, *H. striatocarinata*), третьи - к роду *Micromelania* (*M. carinata*, *M. aberrans*, *M. brusinai*, *M. bosporana*, *M. turritissima*).

Вновь проведенное исследование этих форм, собранных в массовых количествах в ряде местонахождений мэотиса, в том числе и в тех, откуда происходят коллекции Андрусова, изучение степени и размаха изменчивости этих форм, сравнение их с видами, описанными из Западной Европы, позволяют несколько по-иному рассмотреть объем отдельных групп и их систематическое положение.

На основании полученных данных мы подразделяем мэотические килеватые формы на три группы, одна из которых, согласно Андрусову, относится к роду *Hydrobia* Hartm. и включает *H. panticapaea*, *H. ossovinarum* и *H. striatocarinata*. Две другие отнесены нами к родам *Pseudamnicola* Paulucci и *Turricaspia* В.Дыб. et Grochm.

Исходя из диагноза рода *Pyrgula* и его географической приуроченности, ни одну мэотическую форму из тех, которые были нами найдены, к этому роду причислить нельзя. Для большинства мэотических форм, относившихся Андрусовым и другими к роду *Pyrgula*, характерна овально-коническая раковина с низким завитком, большим последним оборотом, щелевидным пупком и одним или двумя киями на последнем обороте, которые могут быть очень отчетливыми, а могут и почти не проявляться, так что по степени развитости килей можно построить ряды, начинающиеся с почти бескилевых форм (табл. XXIII, фиг. 8, 13) и заканчивающиеся формами с киями (табл. XXIII, фиг. 10, 11). Исходные формы по своим признакам совсем не похожи на *Pyrgula*, а ближе

всего стоят к роду *Pseudamnicola*, к которому, по-видимому, и следует причислять ряд мэотических видов, относившихся прежде к роду *Pyrgula*. Это предположение подтверждается и тем, что профиль наружной губы у этих форм более или менее прямой или исключительно слабо изогнут, а плоскость устья находится под острым углом к плоскости оси, что более характерно для представителей рода *Pseudamnicola* нежели для рода *Pyrgula*. Показательно и то, что очень сходные с мэотическими видами "*Hydrobia*" *margarita* и "*H.*" *pagoda*, описанные М. Неймайром (Herbich, Neumayr, 1875) из плиоцена Румынии, с которыми сравнивал свои виды Н.И. Андрусов, также отнесены Э. Екелиусом (Jekelius, 1932) не к роду *Pyrgula*, а к новому подроду *Corona* (= *Barassia* Jekelius, 1933) рода *Pseudamnicola*. Таким образом, ко второй группе килеватых форм, а именно *Pseudamnicola*, на наш взгляд, относятся следующие виды: *P. (Barassia) margaritaeformis*, *P. (B.) kerschensis*, *P. (B.) pagodaeformis* и *P. (B.) purpurina*. Что же касается тех видов, которые мы относим к третьей группе килеватых мэотических форм, т.е. к *Turricaspia*, то они, несмотря на ряд общих черт строения раковины (высокобашенковидная форма, высокий завиток, большое число оборотов, отсутствие пупка, овалльно-заостренное устье, наличие характерной выемки в верхней части наружной губы), различаются между собой по степени килеватости и распадаются на две подгруппы. Килеватые формы *Turricaspia carinata* и *T. abergans* отнесены нами к подроду *Trachycaspia* В. Dyb. et Grochm., а остальные, у которых кили либо едва заметны (*T. sinzowi*, *T. bosphorana*), либо отсутствуют вовсе (*T. turritissima*), отнесены к подроду *Turricaspia* s. str.

Табл. 60 дает возможность сопоставить наши представления со взглядами Андрусова на систематику тех форм, о которых шла речь выше. Следует оговориться, что примененные нами для мэотических солоноватоводных гастропод подродовые названия (*Barassia*, *Staja*, *Trachycaspia* и др.) также могут быть оспариваемы. Но, используя эти названия, мы исходили из принципа монофилии, предполагаая происхождение подрода не от одного вида, а от близкородственных видов, объединяемых в один род.

В опресненных участках раннемэотического бассейна из килеватых форм были встречены *Hydrobia panticapaea*, *H. ossovinarum*, *H. striatocarinata*, *Pseudamnicola margaritaeformis* и *P. purpurina*. Кроме того, были найдены и другие солоноватоводные формы: *Theodoxus stefanescui*, *Caspiohydrobia starobogatovi*, *C. tamanensis*, *Turricaspia carinata* и *Pseudamnicola pseudovariabilis*, а также единичные формы *Lithoglyphus* aff. *rumanus*, *Gyraulus* sp. и др.¹.

Theodoxus (? *Calvertia*) *stefanescui* (Fontannes) [= *Neritina simulans* (Andrus., 1890)] — эндемичный для мэотического бассейна вид (табл. XXI, фиг. 8–10), приуроченный в основном к отложениям верхнего мэотиса. В нижнемэотических отложениях СССР он встречается редко и главным образом в опресненных участках. Однако в западных частях бассейна (Румыния, Молдавия) он встречается значительно чаще именно в нижнем мэотисе. Вид этот очень варьирует по величине и форме раковины, а также по окраске и рисунку наружной поверхности. Н.И. Андрусов (1890), В. Венц (Wenz, 1942) и некоторые другие авторы относили его к подроду *Calvertia* Bourg. (= *Neritodonta* Brus.) из-за присутствия небольшого бугорка впереди нижнего мускульного отпечатка, расположенного за нижней частью столбикового края (табл. XXI, фиг. 10). Однако, как показали Э. Екелиус (Jekelius, 1932) и наши наблюдения, этот признак у *Th. stefanescui* так же непостоянен, как и упомянутые выше. Обычно бугорок заметен только на взрослых, хорошо сохранившихся раковинах, да и то далеко не на всех. *Th. stefanescui* расселялся по мэотическим бассейнам, по всей вероятности, с запада. Его связь с другими миоценовыми видами весьма предположительна. Судя по описаниям и изображениям, он имеет много общего с некоторыми видами, установленными для сармата Румынии Екелиусом (Jekelius, 1944).

¹ В Дакийском заливе в раннем мэотисе обитало значительно большее число солоноватоводных видов. Здесь, кроме *Turricaspia carinata* и *Hydrobia panticapaea*, жили *Theodoxus politus*, *Pseudamnicola (Staja) striata* и некоторые другие, которые в Понто-Каспийской части расселились только в позднем мэотисе.

По Андрусову (1890, 1906)	По нашим представлениям
Семейство Hydrobiidae	Семейство Hydrobiidae Stimpson, 1865
Род <i>Hydrobia</i>	Род <i>Hydrobia</i> Hartmann, 1821
<i>H. panticapaea</i> Andrus.	= <i>H. panticapaea</i>
<i>H. ossovinarum</i> Andrus.	= <i>H. ossovinarum</i>
<i>H. striatocarinata</i> Andrus.	= <i>H. striatocarinata</i>
<i>H. trochus</i> Andrus.	=сглаженные формы <i>Rissoa subinflata</i>
<i>H. laminatocarinata</i> Andrus.	=широкие, короткие формы <i>Turricapsia carinata</i>
	Семейство Lithoglyphidae Troschel, 1857
Род <i>Pyrgula</i>	Род <i>Pseudamnicola</i> Paulucci, 1857
	Подрод <i>Barassia</i> Jekelius, 1933
	(= <i>Corona</i> Jekelius, 1932)
<i>P. margaritaeformis</i> Andrus. (= <i>P. margarita</i> Andrus., non Neum.)	= <i>P. (B.) margaritaeformis</i>
<i>P. purpurina</i> Andrus.	= <i>P. (B.) purpurina</i>
<i>P. pagodaeformis</i> Andrus.	= <i>P. (B.) pagodaeformis</i>
<i>P. brusinai</i> Andrus. (= <i>P. cf. cerithiolum</i> Brus.)	(в нашем материале отсутствует)
<i>P. striata</i> Andrus.	Подрод <i>Staja</i> Brusina, 1897
	= <i>P. (S.) striata</i>
	Семейство Pyrgulidae Brusina, 1881
	(= <i>Micromelaniidae</i> Thiele, 1925)
	Род <i>Turricaspia</i> B. Dyb. et Grochm., 1917
	Подрод <i>Turricaspia</i> s. str.
<i>P. sinzowii</i> Andrus.	= <i>T. (T.) sinzowii</i>
Род <i>Micromelania</i>	
<i>M. bosporana</i> Andrus.	= <i>T. (T.) bosporana</i>
<i>M. brusinai</i> Andrus. (= <i>M. striata</i> Andrus.)	= <i>T. (T.) brusinai</i>
<i>M. turritissima</i> Andrus.	= <i>T. (T.) turritissima</i>
	Подрод <i>Trachycapsia</i> B. Dyb. et Grochm., 1917
<i>M. carinata</i> Andrus.	= <i>T. (Trachycapsia) carinata</i>
<i>M. aberrans</i> Andrus.	= <i>T. (Trachycapsia) aberrans</i>

В.Х. Рошка (1973) считает *Th. stefanescui* синонимом подвида *Th. crenulatus semiplicatus*.

Hydrobia panticapaea Andrus., по-видимому, происходит от каких-то гладких *Hydrobia*. Этот вид (табл. XXI, фиг. 30-33) довольно часто встречается в отложениях нижнего мэотиса, значительно реже в низах верхнего мэотиса и в виде единичных находок обнаружен в верхах верхнего мэотиса. Это маленькая (4,5 мм высотой) башенковидная раковина, состоящая из пяти-шести выпуклых гладких оборотов, посредине которых (за исключением первых двух) проходит более или менее отчетливый шнуровидный киль, доходящий до края наружной губы. Последний оборот равен или несколько больше половины высоты раковины. Устье округло-овальное, наружная губа острая, профиль ее прямой. Пупка нет; иногда едва заметна очень узкая щель. По форме раковины, выпуклости оборотов, наличию шнуровидного кия мэотические формы напоминают *Pyrgula eugenie* (Neum.) из дакийских отложений Румынии. Но это только чисто внешнее сходство. Основными отличиями являются положение кия и, главное, характер наружной губы. В отличие от *H. panticapaea* у дакийских форм киль проходит ближе к нижнему шву, а не посредине оборота, и наружная губа имеет отчетливую выемку наверху. Некоторое сходство этот вид обнаруживает с "*H.*" *kelterborni* Wenz. из верхнемэотических отложений Молдавии. Однако *H. panticapaea* легко отличается от последней положением кия, который у нее обычно проходит посредине оборота, а у "*H. kelterborni*" расположен ближе к нижнему шву.

Hydrobia ossovinarum Andrus. (табл. XXI, фиг. 37–45) и *H. striatocarinata* Andrus. (табл. XXI, фиг. 34–36) – эндемичные мэотические виды, для которых характерна килеватая спирально–струйчатая раковина. В раннемэотическом бассейне оба вида встречались редко и имели очень ограниченное распространение. В начале позднего мэотиса *H. ossovinarum* имела массовое распространение, *H. striatocarinata* встречалась несколько реже. *H. ossovinarum*, по–видимому, происходит от каких–то спирально–скультрированных форм гидробий без кила (табл. XXI, фиг. 45). Киль у *H. ossovinarum* появляется в нижней части оборотов и не всегда в равной степени отчетливо развит; обычно он тупой и никогда не бывает шнуровидным. Раковина *H. ossovinarum*, состоящая из шести–семи оборотов, варьирует по форме от высокобашенковидной до конусовидной. Ее высота до 4,5–5,0 мм. Последний оборот большой, на периферии более или менее угловатый. Устье овально–заостренное. Наружная губа острая, прямая, иногда с очень слабой выемкой наверху. Пупок либо отсутствует, либо в виде очень узкой щели. *H. striatocarinata* генетически связана с этим видом, но отличается от *H. ossovinarum* меньшими размерами раковины (до 3,0 мм), меньшим числом оборотов (пять–шесть), а главное, более отчетливым, шнуровидным килем, проходящим почти посредине оборотов. Устье и характер наружной губы, как у *H. ossovinarum*. Пупка либо нет, либо он в виде узкой щели.

Caspiohydrobia starobogatovi L. Il., sp. nov. и *C. tamanensis* L. Il., sp. nov. – виды, эндемичные для мэотического бассейна. В нижнемэотических отложениях они встречаются редко; в основном распространены в отложениях верхнего мэотиса. В отличие от *C. starobogatovi* (табл. XXII, фиг. 1–4), раковина которой яйцевидно–конической формы, *C. tamanensis* (табл. XXII, фиг. 5–8) имеет более вытянутую башенковидную раковину (у *C. tamanensis* сред. Ш/В = 0,42, у *C. starobogatovi* – 0,47), состоящую из менее выпуклых оборотов, разделенных менее глубоким швом. Последний оборот большой, но отношение его высоты к общей высоте раковины меньше, чем у *C. starobogatovi* (у *C. tamanensis* сред. Впо/В = 0,56, у *C. starobogatovi* – 0,60); его периферия более угловатая, основание менее выпуклое, без признаков пупка или пупковой щели. Происхождение обоих видов не ясно.

Turricaspia (Trachycaspia) carinata Andrus. (табл. XXII, фиг. 17–23) – эндемичный мэотический вид, который в раннемэотическом бассейне был исключительно редок. Из отложений нижнего мэотиса он известен только в районе г. Аршинцево (бывш. Ст. Карантин). Обычно этот вид характерен для низов верхнего мэотиса. Происхождение *T. carinata*, так же как и других солоноватоводных мэотических гастропод, не совсем ясно. По–видимому, в начале позднего мэотиса он вышел из устьев рек и расселился в бассейне. Вид этот имеет удлиненную раковину (средн. Ш/В = 0,43), состоящую из семи–восьми оборотов, украшенных очень тонкими спиральными струйками. Два первых оборота гладкие, остальные снабжены сильно развитым пластинчатым килем, проходящим почти посредине оборотов. Устье овально–заостренное. Наружная губа с характерной выемкой наверху. Н.И. Андрусов сравнивал свой вид с "*Melania*" *elongatissima* Pantanelli и "*M.*" *bittneri*. Оба вида нам не известны, поэтому трудно что–либо сказать относительно их сходства, а тем более родства. По внешнему виду *T. carinata* очень напоминает четвертичных и современных каспийских *T. dimidiata* (Eichw.), отличаясь от последних меньшими размерами и наличием спиральной струйчатости. Сходство это, по–видимому, чисто внешнее.

Pseudamnicola (Barassia) margaritaeformis (Andrus.) и *P. (B.) purpurina* (Andrus.) в раннем мэотисе были исключительно редки. Оба вида более характерны для низов верхнего мэотиса. Исходной для целого ряда мэотических *Pseudamnicola*, по–видимому, является *P. margaritaeformis* (табл. XXIII, фиг. 8–13). Это маленькая овально–коническая пятиоборотная раковина с большим последним оборотом и низким завитком. Обороты слабокилеватые, покрытые частыми слабыми спиральными струйками. На последнем обороте, а иногда и на предпоследнем развито по два притупленных кила. Иногда более отчетливым бывает нижний киль, а чаще – верхний (табл. XXIII, фиг. 10–12). Устье широкояйцевидное, наружная губа тонкая, профиль ее прямой или едва изогнутый. Пупок в виде

щели или отсутствует вовсе. Первоначально Н.И. Андрусов (1890) отождествлял мэотические формы с *Pseudamnicola margarita* (Neumayr) из дакийских отложений Румынии (по Андрусову, плиоцен Зибенбургена). Однако позднее он отказался от такой идентификации и выделил мэотические формы в самостоятельный вид — *Pyrgula margaritaeformis* (Андрусов, 1906). Мэотический вид, действительно, очень сходен с румынской *Pseudamnicola margarita*. Но сходство это, по-видимому, гомеоморфное, так как уж очень значителен временной промежуток, отделяющий мэотический этап от дакийского. Кроме того, румынские формы несколько крупнее мэотических, имеют обычно более резкие кили и расположение килей на обороте несколько иное: верхний киль у *P. margarita* проходит посредине оборота, а у *P. margaritaeformis* он расположен ближе к верхнему шву. Пупок у румынских форм тоже более отчетливый, а край наружной губы усложнен выростами, соответствующими окончаниям килей.

От *P. margaritaeformis*, по-видимому, произошел другой мэотический вид — *P. purpurina* (табл. XXIII, фиг. 17–21), раковины которого отличаются от раковин *P. margaritaeformis* большим развитием верхнего киля и утратой нижнего. Киль делит оборот на две неравные взаимно перпендикулярные части — верхнюю (горизонтальную) и нижнюю (вертикальную). В багеровских слоях и низах верхнего мэотиса встречаются формы этого вида, у которых сохранились еще переходные черты — заметный нижний киль (табл. XXIII, фиг. 18, 19).

Pseudamnicola (Staja) pseudovariabilis (Sinz.) (= *Valvata pseudovariabilis* Sinz., 1900 = *V. variabilis* Andrus., non Fuchs) в раннем мэотисе встречена только в двух местонахождениях. Главным образом этот вид (табл. XXII, фиг. 38–41) характерен для верхов верхнего мэотиса, где иногда встречается в большом числе экземпляров. В позднем мэотисе он был распространен довольно широко. Происхождение его не ясно. По всей вероятности, он связан с какими-то *Pseudamnicola*, жившими еще в сарматское время. Раковина этого вида маленькая (до 6,5 мм), гладкая, состоящая из шести более или менее выпуклых оборотов. Форма ее изменчива, в основном конусовидно-овальная. Последний оборот большой, на периферии округлый. Устье широкоящевидное. Внутренняя губа утолщенная, неплотно прилегающая к столбику. Наружная губа дуговидная, профиль ее прямой или слабоизогнутый. Пупок заметный, более или менее широкий (табл. XXII, фиг. 38, 39). От типового вида подрода *Staja* — *P. (S.) adiaphora* (Brus.), с которым отмечается много общего, мэотический вид отличается большей выпуклостью оборотов, менее заостренным в верхней части устьем и неплотно прилегающей к столбику внутренней губой с образованием явного пупка.

В нижнемэотических отложениях были встречены в виде единичных находок *Lithoglyphus* aff. *rumanus* и *Gyraulus* sp. (табл. XXIII, фиг. 28). Представители этих видов были найдены также в верхах верхнего мэотиса.

Позднемэотический бассейн

В позднемэотическом бассейне, в котором господствовали моллюски солоноватоводного происхождения, особенно разнообразными и многочисленными были гастроподы.

Из двустворчатых моллюсков здесь преобладали солоноватоводные формы *Congeria panticaraea* и *C. amygdaloides*, т.е. представители одного семейства Dreissenidae. Среди видов других родов представители *Maetra superstes* (семейство Maetridae) встречены в большом количестве всего в двух местонахождениях (Керченский полуостров и Западная Грузия), а *Dreissenomya* (семейство Dreissenidae) приурочены лишь к западной части бассейна (Молдавия, Румыния, Болгария). Все остальные виды родов *Cerastoderma* (Cardiidae), *Abra* (Scrobiculariidae), *Ervilia* (Mesodesmatidae) и *Dreissena* (Dreissenidae) относятся к редким формам.

Кроме трех видов, которые были эндемичными для позднемэотического бассейна (*Maetra superstes* David., *Cerastoderma galidzgensense* Neveesk., sp. nov. и *Dreissenomya unioides* (Fuchs)), все остальные позднемэотические виды жили уже в ран-

нем мѳотисе и были рассмотрены с точки зрения их систематического положения и возможного происхождения.

Mastra (Mastra) superstes David. (табл. XIX, фиг. 10–15) от наиболее близких миоценовых форм *M. (Sarmatimastra) eichwaldi* Lask. и *M. (Eomastra) basteroti konkensis* Sok. отличалась более широко расставленными ветвями зуба 2 (угол между 2а и 2b у *M. eichwaldi* от 33° до 90°, средн. около 70°, у *M. basteroti konkensis* – от 75° до 110°, средн. около 85°, тогда как у *M. superstes* – от 80° до 117°, средн. 98°) и несколько более глубоким синусом (у *M. eichwaldi* дс/д = 0,19–0,24, средн. 0,21, у *M. basteroti konkensis* – 0,20–0,22, средн. 0,21, у *M. superstes* – 0,21–0,28, средн. 0,25. Кроме того, *M. (M.) superstes* отличалась от *M. (S.) eichwaldi* отсутствием резко угловатого килевого перегиба. Наибольшее сходство по строению замка *M. (M.) superstes* имела с *M. (E.) basteroti konkensis* – подвидом, происшедшим от типового подвида *M. basteroti basteroti* May., широко распространенного в миоценовых бассейнах Европы и юга СССР.

Cerastoderma galidzgensе Nevessk., sp. nov. (табл. XVI, фиг. 35, 36) встречен в виде единичных экземпляров (три створки) в одном местонахождении у сел. Гупи, на правом берегу р. Галидзги (Абхазия). От *C. arcella* Duj. этот вид отличается скошенной формой раковины и значительно более узкими межреберными промежутками, от *C. edule* – сильно уплощенными гладкими ребрами средней части раковины, а от обоих этих видов, кроме того, – ослабленным замком: одиночными, а не парными боковыми зубами правой створки. Внутри рода *Cerastoderma* связи этого вида остались не выясненными.

Dreissenomya unioides Fuchs (= *D. nevesskae* Roschka, 1973) была ограничена западной частью позднемѳотического водоема (Румыния, Молдавия). В пределах СССР этот вид встречается очень редко и нами не рассматривался.

Из гастропод в позднемѳотическом бассейне жили следующие солоноватоводные виды: *Theodoxus stefanescui*, *Th. politus andrussovi*, *Hydrobia panticapaea*, *H. ossovinarum*, *H. striatocarinata*, *Caspiohydrobia starobogatovi*, *C. tamanensis*, *Turricaspia brusinai*, *T. bosporana*, *T. turritissima*, *T. carinata*, *T. aberrans*, *T. sinzowi*, *Emmericia? maeotica*, *Maeotidia bucculenta*, *Pseudamnicola pseudoriabilis*, *P. striata*, *P. maeotica*, *P. atava*, *P. margaritaeformis*, *P. purpurina*, *P. pagodaeformis*, *P. kerchensis*, а также чисто пресноводные формы *Lymnaea* sp., *Valvata* sp. (табл. XXVIII, фиг. 25–27), *Lithoglyphus* aff. *rumanus* и др. Кроме того, здесь были встречены в виде редких единичных находок представители некоторых морских видов, господствовавших в раннемѳотическом бассейне: *Littorina prae-pontica*, *Rissoa subinflata*, *Mohrensternia multicosata kerchensis*, *Bittium reticulatum* и *V. acutum*. В двух местонахождениях (на Керченском полуострове и на р. Галидзге в Западной Грузии) встречены в значительном количестве *Sphaeronassa mutabilis andrussovi* (David.), которые в раннемѳотисе не были известны, а также раковины *Mohrensternia gupii* L. Il., sp. nov. (табл. XXVIII, фиг. 29–31).

Многие из перечисленных выше солоноватоводных видов встречались в опресненных участках раннемѳотического моря и уже были рассмотрены нами как в отношении систематического положения, так и предполагаемого происхождения. Поэтому ниже мы коснемся только тех видов, о которых еще не было речи.

Theodoxus politus andrussovi L. Iljina, subsp. nov. (= *Neritina* sp.; Андруссов, 1890) в ряде местонахождений верхнего мѳотиса (с. Заветное, м. Красный Кут, с. Семеновка и др.) часто сопровождает *Th. stefanescui*, от которого он легко отличается по темной однородной окраске раковины, ее меньшей величине, а также по отсутствию (за исключением единичных случаев) бугорка впереди нижнего мускульного отпечатка (табл. XXI, фиг. 11, 12). От типового подвида, известного из сармата Румынии (Jekelius, 1944), *Th. politus andrussovi* отличается несколько меньшими размерами раковины и полным отсутствием зазубренности края внутренней губы, а также отсутствием каких-либо складок на ее поверхности. Основные находки этого подвида известны из верхнемѳотических отложений Керченского полуострова. Несколько экземпляров найдено в Западной Грузии.

Представители рода *Turricaspia* Dyb. et Grohm., по литературным данным, в Понто-Каспийской области известны лишь с плиоцена. Однако находки ряда видов этого рода в мэотисе расширяют границы его стратиграфического распространения, включая и часть верхнего миоцена. Происхождение мэотических *Turricaspia* пока не совсем ясно. Главным образом эта неясность происходит оттого, что мы очень мало знаем гастроподовую солоноватоводно-пресноводную фауну позднесарматского бассейна и приустьевых участков впадающих в него рек. Присутствие в некоторых районах раннемэотического бассейна чуждой для морского водоёма солоноватоводной фауны может говорить о том, что временами она входила в бассейн из дельты и устьев рек и могла существовать в некоторых значительно опресненных участках моря. Как уже говорилось, в раннемэотическое время из туррикаспий были встречены только *T. (Trachycaspia) carinata*.

Turricaspia (Trachycaspia) aberrans Andrus. – эндемичный вид, характерный только для верхов верхнего мэотиса. Раковина этого вида (табл. XXII, фиг. 27–34) отличается от таковой *T. carinata* полным отсутствием спиральной струйчатости на наружной поверхности оборотов, более низким положением кия, более слабым его развитием и затуханием килеватости на последнем обороте по мере приближения к краю наружной губы.

Turricaspia (Turricaspia) turritissima (Andrus.) – эндемичный вид, имевший очень ограниченное распространение в позднемэотическом бассейне (в основном встречается на Керченском полуострове). Раковина этого вида (табл. XXII, фиг. 25, 26) очень удлинённая (более 8,4 мм), игловидно-конической формы, состоящая из 9–10 гладких сравнительно выпуклых и удлинённых оборотов, разделённых косым швом. Последний оборот вытянутый, несколько превышает высоту двух предыдущих. Устье овальное, наверху заостренное. Наружная губа с характерной неглубокой выемкой. Пупка нет. *T. turritissima* гомеоморфно сходна с каспийской *T. elegantula* (Cless. et Dyb.), но отличается от последней более вытянутыми и более выпуклыми оборотами.

Turricaspia (Turricaspia) brusinai (Andrus.) (= *Micromelania striata* Andrus., 1890) – эндемичный вид, живший в начале позднемэотического времени в очень ограниченном районе. Для него характерна конусовидно-башенковидная раковина, состоящая из восьми-девяти оборотов, покрытых тонкими неравномерно развитыми спиральными струйками (табл. XXII, фиг. 9–12). Последний оборот большой, на периферии округлый. Устье, как у предыдущего вида, наружная губа изогнута, пупка нет. От предыдущего вида отличается более широкой раковиной (средн. Ш/В = 0,38) при почти одинаковой высоте (около 9 мм).

Turricaspia (Turricaspia) bosporana (Andrus.) – очень редкий эндемичный вид (табл. XXII, фиг. 24), также живший в очень ограниченном районе в начале позднемэотического времени. Раковина его маленькая (до 4,5 мм), стройная, башенковидная, состоящая из девяти-десяти медленно возрастающих тупокилеватых в их нижней части оборотов. Последний оборот большой, на периферии угловато-округлый. Устье овальное, как у других *Turricaspia*. Напоминает каспийских *T. turricula* Dyb. et Grohm, у которых обороты в нижней части также слегка угловатые.

Turricaspia (Turricaspia) sinzowi (Andrus.) (= *Pyrgula sinzowii* Andrus.) – эндемичный вид, характерный для второй половины позднемэотического времени (табл. XXII, фиг. 13–16). Находки его известны с Керченского полуострова, Северного Кавказа (р. Сулак) и Западной Грузии (р. Галидзга). Отличается от других мэотических видов *Turricaspia* наличием двух очень слабо развитых тупых килей на периферии последнего, а иногда и предпоследнего оборота. Остальные обороты, кроме выпуклых двух-трех начальных, снабжены одним тупым слабо заметным килем. Устье овальное, наверху угловатое. Пупка нет, иногда заметна небольшая щель.

Emmericia? maeotica L. Il., sp. nov. – очень редкий эндемичный вид, приуроченный к концу позднего мэотиса (табл. XXII, фиг. 35–37). Находки его ограничены только районом Керченского полуострова. К роду *Emmericia* этот вид отнесен в достаточной степени условно, так как у него еще не развита окантовка

наружной губы – признак, характерный для представителей рода *Emmericia*, хотя наблюдается некоторое утолщение устьевого края. Настоящие *Emmericia* появятся с понтического времени.

Maetidia bucculenta Andrus. – очень редкий эндемичный вид (табл. XXII, фиг. 49). Единичные находки его известны только из двух местонахождений – из района г. Аршинцево (бывш. Ст. Карантин) и с мыса Сагындык (Закаспий). Н.И. Андрусов (1890) указывал на приуроченность этого вида к нижнемэотическим отложениям. Однако нами представители этого вида были найдены только в верхах верхнего мэотиса. Для вида характерна маленькая раковина, состоящая из пяти–шести гладких ступенчатых оборотов. Верхняя часть оборота узкая, почти горизонтально расположенная, нижняя – широкая, вертикальная. Устье овальное, перистама цельная. Н.И. Андрусов (1890) относил свой вид к новому эндемичному роду *Maetidia*. Вполне возможно, что описанные формы являются своеобразной разновидностью *Hydrobia*.

В позднемэотическом бассейне жило несколько видов *Pseudamnicola*, относящихся к под родам *Staja*, *Andrussoviella* и *Barassia*.

В конце позднего мэотиса массовое развитие получила *Pseudamnicola (Staja) pseudovariabilis* (Sinz.), которая иногда встречалась и в раннемэотическом бассейне. С этим видом, по-видимому, тесно связан другой мэотический вид – *P.(S.) striata* (Andrus.) (табл. XXII, фиг. 42–48). Крайние формы *P.(S.) striata* отличаются от *P.(S.) pseudovariabilis* более стройной башенковидной формой раковины, более медленно нарастающими ступенчатыми оборотами (табл. XXII, фиг. 42, 43), меньшей величиной раковины, наличием спиральной струйчатости на ее наружной поверхности, менее заостренным вверху устьем. Однако в ряду изменчивости *P.(S.) striata* есть также варианты, у которых раковина гладкая, лишенная спиральной струйчатости (табл. XXII, фиг. 45), а форма ее от широкобашенковидной (табл. XXII, фиг. 44, 45, 47) до ширококонусовидной (табл. XXII, фиг. 46). Внутренняя губа у таких форм, как правило, неплотно прилегает к столбику, образуя таким образом более или менее заметный пупок (табл. XXII, фиг. 46). Эти формы очень близки к *P.(S.) pseudovariabilis*, особенно к тем ее вариантам, которые имеют не слишком ширококоническую раковину.

Pseudamnicola (Staja) maetotica L. II., sp. nov. – редкий эндемичный позднемэотический вид, распространение которого ограничено районом Керченского полуострова. Характерен для конца позднего мэотиса. Этот вид также близок к *P.(S.) pseudovariabilis*, но отличается от него меньшими почти в два раза размерами раковин, несколько более выпуклыми оборотами и более слабым развитием пупка (табл. XXIII, фиг. 1–4).

Pseudamnicola (Andrussoviella) atava (Andrus.) (= *Sandria atava* Andrus.) – редкий эндемичный вид, характерный для верхов верхнего мэотиса (табл. XXIII, фиг. 5–7). Распространение его ограничено районом Керченского полуострова. Раковина маленькая (до 3,5 мм), яйцевидная, состоящая из четырех–пяти гладких, слабо выпуклых оборотов. Последний оборот удлиненный, очень большой ($V_{по}/V_{в} = 0,80$), на периферии округлый. Устье овальное, наверху слабо угловатое. Околоустье цельное. Наружная губа острая, профиль ее прямой, с осью раковины составляет острый угол. Внутренняя губа утолщенная. Пупка нет. Н.И. Андрусов (1890) относил свой вид к роду *Sandria*, помещая его в семейство *Lymnaeidae*. Однако мэотический вид с *Lymnaeidae* не имеет ничего общего. Мы присоединяемся к мнению В. Венца (Wenz, 1939), отнесшего этот вид к новому под роду *Andrussoviella* рода *Pseudamnicola*.

Pseudamnicola (Barassia) pagodaeformis (Andrus.) – редкий эндемичный вид, характерный для низов верхнего мэотиса. Раковина его маленькая, состоящая из пяти оборотов, верхний из которых гладкий и выпуклый, а остальные ступенчатые благодаря резкому пластинчатому килю, проходящему в верхней части оборота (табл. XXIII, фиг. 14, 15). На последнем обороте развит второй почти такой же по выраженности киль, проходящий по периферии оборота. Устье овальное, угловатое в местах, где выступают концы килей. Пупок явный. Этот вид генетически близок к *P.(B.) margaritaeformis*. У него только более стройная

форма, ступенчатые обороты, значительно сильнее и резче развитые кили и отсутствует спиральная скульптура. Он близок также и к *P.(B.) purpurina*, от которой отличается отсутствием спиральной струйчатости на раковине и наличием хорошо развитого второго кия на последнем обороте. Значительно сходство *P. pagodaeformis* с румынской дакийской *P. pagoda* (Neum.) (табл. XXIII, фиг. 16). Мэотический вид отличается от румынского меньшим развитием килей и иной формой оборотов. У мэотической *P. pagodaeformis* обороты ступенчатые, киль развит в верхней части оборота, разделяя его на верхнюю, прищовную (горизонтальную) и нижнюю (вертикальную) части. У *P. pagoda* киль проходит почти посредине оборота, не придавая ему ступенчатого характера. Кроме того, у *P. pagoda*, в отличие от мэотического вида, отсутствует пупок. Сходство *P. pagodaeformis* и *P. pagoda*, судя по этим различиям, является гомеоморфным.

Pseudamnicola (Barassia) kerchensis L. Il., sp. nov. – эндемичный вид, приуроченный к низам верхнего мэотиса (табл. XXIII, фиг. 22–24). Находки его известны в основном на Керченском полуострове и в бассейне р. Кубани. Этот вид также очень близок к *P.(B.) margaritaeformis*, от которой, по-видимому, и происходит. Основными отличиями от *P. margaritaeformis* являются более широкоовальная форма раковины, отсутствие килей, наличие более отчетливой спиральной струйчатости и значительно более развитый пупок.

Sphaeronassa mutabilis andrussovi (David.) – эндемичный подвид, который встречен всего в двух местонахождениях верхнего мэотиса в одном слое с другими моллюсками морского происхождения – *Maetra superstes* David., *Cerastoderma galidzgensense* Neveesk., sp. nov. и *Bittium acutum* Osaul. Л. Ш. Давиташвили (1930) считал этот подвид самостоятельным видом (*Nassa andrussovi*) и отмечал его генетическую близость со среднемиоценовыми (чокракскими и конкскими) видами – *Nassarius (Phrontis) dujardini* (Desh.) и *N. schonni* R. Horn. et Auinger. Изучение особенностей строения раковины мэотических форм, собранных на Керченском полуострове и в Западной Грузии (р. Галидзга), и сравнение их со средиземноморскими представителями *Sph. mutabilis* (L.) убеждают в том, что мэотические формы очень близки к *Sph. mutabilis mutabilis* и вряд ли целесообразно считать их самостоятельным видом. Так же как *Sph. mutabilis mutabilis*, мэотические формы (табл. XXVIII, фиг. 4, 5) имеют полтора–два гладких начальных оборота, затем два следующих оборота со складкоподобными осевыми и тонкими спиральными ребрышками, очень большой округлый на периферии последний оборот, на котором заметны тонкие спиральные бороздки, довольно широко отвернутую внутреннюю губу с большим утолщением ее в верхней и нижней частях и валикообразно утолщенную наружную губу, снабженную (на некоторых экземплярах) изнутри зубчиками (табл. XXVIII, фиг. 4а). Отличиями от типового подвида являются главным образом значительно меньшие абсолютные размеры мэотических форм (В=11 мм в сравнении с 15–35 мм у типового подвида), меньшее число оборотов (до пяти вместо шести–семи у типового подвида), более шаровидная форма раковины (у мэотических форм Ш/В = 0,73, у типового подвида 0,66) и более короткий завиток. Однако среди средиземноморских представителей *Sph. mutabilis* также встречаются мелкие (14 мм) формы с более шаровидной раковиной и коротким завитком (Kobelt, 1887, табл. 22, фиг. 9–10), которые очень близки к мэотическим. Кроме того, молодые экземпляры средиземноморских *Sph. mutabilis*, состоящие из четырех–пяти оборотов, также имеют более шаровидную раковину и короткий завиток, а размеры их не превышают 10–12 мм. Все эти данные еще раз подтверждают близкую генетическую связь мэотических форм с *Sph. mutabilis*, а отмеченные различия, не выходящие за рамки внутривидовых, позволяют считать их подвидом *Sph. mutabilis*.

ПОНТИЧЕСКИЙ БАССЕЙН

В нижнепонтических отложениях были найдены представители следующих видов: из двустворчатых – *Abra tellinoides* (Sinz.), *Congerina amygdaloides novorossica* (Sinz.), *C. digitifera* Andrus., *C. galisgensis* Andrus., *Dreissena simplex* Barb., *D. tenuissi*–

ma Sinz., *Prosodacna (Prosodacna) littoralis* (Eichw.), *Pseudocatillus pseudocatillus* (Barb.), *Limnocardium (Euxinocardium) subodessae* (Sinz.), *L. (Tauricardium) odessae* (Barb.), *Paradacna abichi* (R. Hoern.), *Plagiodacna arcaiformis* Wenz, *Chartoconcha bajerni* (R. Hoern.), *Didacna (Pontalmyra) novarossica* (Barb.), *Chione (Parvivenus) widhalmi* (Sinz.), а из гастропод – *Valenciennius guria* Bog., *V. sp. sp.*, *Zagrabica sp. sp.*, *Theodoxus sp. sp.*, *Pyrgula sp. sp.* и представители других родов.

Распространение указанных видов было различно. Так, *Abra tellinoides* встречается только в виде единичных экземпляров и в немногих обнажениях. Достаточно редки представители *Plagiodacna* и *Chartoconcha*. Наиболее массовыми являлись среди двустворчатых моллюсков *Congeria amygdaloides novarossica*, *Prosodacna (Prosodacna) littoralis*, *Pseudocatillus pseudocatillus*, *Paradacna abichi*, *Dreissena simplex* и *D. tenuissima*. *Chione (Parvivenus) widhalmi* и *Congeria digitifera* были многочисленны в отдельных районах. Что касается гастропод, то для выводов об их распространении слишком мало данных.

Все указанные виды могут быть разбиты на две группы: 1) виды морского происхождения и 2) солоноватоводные виды.

К первой группе относятся только *Abra tellinoides* из семейства Scrobiculatiidae и *Chione (Parvivenus) widhalmi* из семейства Veneridae. Из них лишь второй имеет местами значительное распространение, а *A. tellinoides* встречается достаточно редко. Систематическое положение последнего вида рассматривалось раньше, так как он является представителем мэотической фауны в понтическом бассейне.

Chione (Parvivenus) widhalmi – эндемичный и специфичный для понтических отложений вид. Наиболее близок к нему, возможно, *Ch. (P.) konkensis* из веселанских слоев среднего миоцена.

Солоноватоводные двустворчатые моллюски представлены видами, относящимися только к двум семействам – Dreissenidae и Cardiidae. Из них общим с формами мэотического бассейна был лишь один вид *Congeria amygdaloides*, представленный в понтическом бассейне эндемичным подвидом *C. amygdaloides novarossica* Sinz. Остальные солоноватоводные понтические виды специфичны для понтического бассейна, причем эндемичными для Понто–Каспийской части раннепонтического бассейна были *Limnocardium (Euxinocardium) subodessae*, *L. (Tauricardium) odessae*, *Didacna (Pontalmyra) novarossica*, *Chartoconcha bajerni*, *Congeria galisgensis* и *Dreissena tenuissima*. Виды *Paradacna abichi*, *Congeria digitifera* и *Dreissena simplex* были распространены и в западных (Гетской и Паннонской) частях понтического озера–моря, *Pseudocatillus pseudocatillus* – в Гетской и Эгейской частях бассейна, а *Prosodacna (Prosodacna) littoralis* – на всей территории понтического бассейна.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И СТАНОВЛЕНИЕ ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ В ПОЗДНЕМ МИОЦЕНЕ — РАННЕМ ПЛИОЦЕНЕ

САРМАТСКИЙ ВЕК

Вопросам происхождения сарматской фауны уделялось большое внимание уже во второй половине прошлого века. Выдвигаемые в это время преимущественно австро-венгерскими исследователями гипотезы за недостаточностью фактического материала нередко были прямо противоположного характера. Соответствующая литература подробно рассмотрена в работах Н.И. Андрусова (1902в) и В.Д. Ласкарева (1903). Поэтому отметим здесь лишь основные труды.

Согласно Э. Зюссу (Süss, 1866), сарматские двустворчатые моллюски подразделяются на две группы. К первой он отнес 15 видов, общих со средиземноморскими, ко второй — 19 видов, не встречающихся в средиземноморских отложениях и вообще где-либо на западе Европы (так называемые восточные виды). Зюсс считал, что вторая группа видов имеет бореальное происхождение. По его представлениям, родиной этой фауны были моря Северной Азии, находившиеся в связи с Ледовитым океаном. Вторжение этой фауны в южные районы произошло в результате трансгрессии через обширную депрессию в Южной России и Туране.

О "полярном" облике сарматской фауны писал также Р. Гернес (R. Hoernes, 1875). Однако Т. Фукс (Fuchs, 1875, 1877), также считавший сарматскую фауну отличной от средиземноморской, показал, что в ее составе нет никаких форм бореального происхождения. Он считал возможной ее связь с фауной Индийского океана, одновременно подчеркивая, что имеются многочисленные примеры обеднения морских фаун, подобного тому, что имело место в сарматском бассейне в результате изоляции морей.

А. Биттнер (Bittner, 1883), оперируя в основном литературными, далеко не всегда достоверными, данными, пытался доказать, что большинство сарматских форм встречалось уже в среднем миоцене, остальные же имели там непосредственных предков. Его заключение, что сарматская фауна имеет типичный миоценово-средиземноморский характер, вступало в противоречие с имевшимися материалами.

Еще более уклонялись от фактических данных взгляды Ц. Стефани (Stefani, 1891), который считал, что выделяемые ярусы миоценовых отложений в действительности соответствуют лишь различным фациям одного бассейна.

Н.И. Андрусов (1891), отметив сходство сарматской фауны с фауной чокракского бассейна, выдвинул новую гипотезу происхождения сарматской фауны. По его данным, последняя слагалась из трех групп видов: 1) остатков западной среднемиоценовой фауны, 2) вновь сформировавшихся видов и 3) видов, переселившихся из вод Крымо-Кавказского среднемиоценового бассейна, сохранившихся в гипотетическом Туранском море, существовавшем с олигоцен до плиоцена. По мнению Андрусова, в этом-то бассейне и выработалась значительная часть коренных сарматских видов, которая в начале сарматского века быстро распространилась по всему бассейну, встретив на западе некоторые остатки западноевропейской фауны.

Перейти от гипотез к положениям, обоснованным достаточным фактическим материалом, позволили исследования Н.А. Соколова (1899) и В.Д. Ласкарева (1897, 1903), которые были посвящены изучению очень своеобразной фауны слоев с "*Venus konkensis*" на р. Конке и бугловских слоев на Волини, состоящей из средиземноморских форм видов, характерных только для этих слоев, и сарматских видов. В результате этих исследований для ряда сарматских моллюсков были установлены родственные связи. Соколов высказал предположение, что к концу среднемиоценовой эпохи на северной окраине бассейна существовал ряд опресненных заливов, где "происходило вымирание средиземноморской фауны и выработка новых, более приспособленных к изменившимся условиям форм, которые с наступлением сарматской эпохи и появлением обширного слабо соленого моря нашли в этом последнем особенно благоприятные условия для своего развития" (1899, стр. 53).

В сводной работе по сарматскому ярусу Андрусов (1902в) нарисовал достаточно обоснованную общую картину генезиса и развития сарматской фауны, которая в основном вела свое происхождение от фауны конкского и бугловского бассейнов, существовавших в Понто-Каспийской области. Только отдельные сарматские виды были реликтами западноевропейской средиземноморской фауны.

Таким образом, подавляющая часть сарматской фауны была автохтонной в широком смысле слова, при этом восточные элементы являлись иммигрантами для западных районов и наоборот. Среди восточных форм Андрусов допускал наличие некоторых реликтов олигоценового времени.

В.П. Колесников (1940а) разделил сарматскую фауну моллюсков по характеру происхождения на три группы: 1) очень малочисленные средиземноморские виды, доживающие свой век в начале раннего сармата, 2) немногие виды, возникшие в конкское время от морских форм; большинство из них вымирают, другие изменяются и разделяются на большое число новых видов, 3) собственно сарматские виды, которые появляются в раннем и пышно развиваются в среднем сармате, а в начале позднего сармата, кроме мактр, вымирают.

Данные, полученные более поздними исследователями (Рарр, 1954, 1956; Мерклин, Невеская, 1955; Стеклов, 1955; Рошка, 1964а,б; Кожмджиева, 1969а, 1970а; Svagrovsky, 1971) и нами, позволяют значительно уточнить состав выделенных Колесниковым групп.

К первой группе средиземноморских видов (табл. 61), встречавшихся в миоцене Средиземноморской области, из двустворок относятся *Brachidontes marginatus*, *Pholas dujardini*, *Loripes dujardini*, *L. dentatus niveus*, *Gastrana fragilis fragilis*, *Cerastoderma praeplicatum praeplicatum*, *Solen subfragilis*, а также появившиеся в сармате эндемичные подвиды средиземноморских видов: *Crassostrea gryphoides sarmatica*, *Gari labordei sarmatica* и *Gastrana fragilis sarmatica*. Большинство форм первой группы появилось в Паннонской части бассейна. Ни одна из них, за исключением *Cerastoderma praeplicatum praeplicatum* и *Solen subfragilis*, не проникла восточнее Галицийского залива. Основная их масса, кроме очень редкой в среднем сармате *Gastrana fragilis sarmatica* и *Solen subfragilis*, дожившего до позднего сармата, вымерла в раннем сармате. Из видов этой группы только *C.praeplicatum praeplicatum*, очень редко встречавшийся в Галицийском заливе позднебаденского бассейна, получил широкое распространение в раннем сармате и явился родоначальником специфичных для сармата видов, образующих подрод *Plicatiforma*.

Ко второй группе форм, возникших в бугловском и конкском бассейнах, из двустворок принадлежат *Macra basteroti konkensis*, *Abra alba scythica*, *A. reflexa*, *Ervilia pusilla trigonula*, *E.pusilla dissita*, *Cerastoderma obsoletum ruthenicum*, *C.elegantis*, *Mytilaster incrassatus buglovensis*, *Donax dentiger dentiger*, *Paphia vitaliana*. Одни из этих форм очень широко распространились в ранне-сарматском бассейне, другие же (*M.basteroti konkensis*, *A.alba scythica*, *E.pusilla trigonula* и *M.incrassatus buglovensis*) быстро вымерли, но их непосредственные потомки получили не менее широкое развитие. Моллюски данной

Таблица 61

Распространение морских видов сарматских двустворчатых моллюсков, общих с другими бассейнами

Вид и подвид	Среднемиоценовые бассейны Средиземноморья	Бугловский и венгриянский бассейны Паратетиса	Сарматский бассейн		
			раннесарматский	среднесарматский	позднесарматский
1	2	3	4	5	6
<i>Brachidontes marginatus</i>			р		
<i>Pholas dujardini</i>	+		р		
<i>Loripes dujardini</i>	+		+		
<i>Crassostrea gryphoides gryphoides</i>	+				
<i>C.gryphoides sarmatica</i>			+		
<i>Gari labordei labordei</i>	+				
<i>G.labordei sarmatica</i>			р		
<i>Loripes dentatus niveus</i>	+	+	+		
<i>Gastrana fragilis fragilis</i>	+	+	р		
<i>G.fragilis sarmatica</i>				р	
<i>Cerastoderma praeplicatum praeplicatum</i>	р	+	+		
<i>C.praeplicatum pseudoplicatum</i>			+		
<i>Solen subfragilis</i>	+	+	+	+	р
<i>Macra basteroti basteroti</i>	+				
<i>M.basteroti konkensis</i>		+	р		
<i>Abra alba alba</i>	+				
<i>A.alba scythica</i>	?	+	р		
<i>Ervilia pusilla pusilla</i>	+				
<i>E.pusilla trigonula</i>	?	+	р		
<i>E.pusilla dissita</i>		р	+	р	
<i>E.pusilla andrussovi</i>			+	+	
<i>Mytilaster incrassatus incrassatus</i>			+	+	
<i>M. incrassatus buglovensis</i>	?	+	+		
<i>M. incrassatus sinzovi</i>				+	
<i>Donax dentiger dentiger</i>		+	+	+	
<i>D.dentiger lucidus</i>			+	+	
<i>Abra reflexa</i>		+	+	р	
<i>Paphia vitaliana vitaliana</i>		р	+	+	
<i>P. vitaliana aksajica</i>			+	+	
<i>Cerastoderma obsoletum ruthenicum</i>		+	+		
<i>C.obsoletum lithopodolicum</i>		?	+		
<i>C.obsoletum ghergutai</i>			+		
<i>C.obsoletum ringeiseni</i>			+		
<i>C.obsoletum vindobonense</i>			+	+	
<i>C.obsoletum obsoletum</i>			+	+	
<i>C.obsoletum nefandum</i>				+	
<i>C.obsoletum ingratum</i>				+	
<i>C.elegantis</i>		+	+	р	

группы происходят от средиземноморских форм. Их родственные связи были установлены в основном Н.А. Соколовым и В.Д. Ласкаревым. Так, подвид *Maetra basteroti konkensis* произошел от средиземноморского типового подвида, *Abra reflexa* — от *A.alba scythica*, а последний — от средиземноморского типового подвида; *Ervilia pusilla dissita* — от *E.pusilla trigonula*, а последний — от средиземноморского типового подвида; *Donax dentiger dentiger* — от конкского *D.rutrum*, а последний — от средиземноморского *D.intermedius*, *Paphia vitaliana* — от средиземноморского *P.modesta*. Менее ясно происхождение других форм. Подвид *Cerastoderma obsoletum ruthenicum* произошел, возможно, от обитавшего в среднем миоцене *C.edule* или близких к нему видов и сам явился, по-видимому, исходной формой для *C.elegantis*. Происхождение *Mytilaster incrassatus* остается неясным.

Остальная масса сарматских двустворчатых моллюсков относится к третьей группе — группе собственно сарматских форм. Раннесарматские их представители, обитавшие на обширных мелководных пространствах, в подавляющем большинстве произошли от форм второй группы в Понто-Каспийской части бассейна. Только *Musculus sarmaticus* генетически связан, по-видимому, со средиземноморским *M.naviculus* Dub., а *Pholas hommairei* — с *Ph.dujardini* (Кюкунджиева, 1970а).

Особенно пышное развитие формы третьей группы получили в среднем сармате. К концу этого времени, за исключением мактрид и *Solen subfragilis*, они вымерли, так что к началу мэотиса в Понто-Каспийской области все сарматские двустворчки исчезли.

Таким образом, как отмечено Н.И. Андрусовым (1902в), сарматская фауна двустворчатых моллюсков является автохтонной в широком смысле слова. Основную ее часть (85 видов) составляли новые автохтоны, т.е. собственно сарматские формы, появившиеся в сарматском веке преимущественно в Понто-Каспийской части бассейна. Небольшая часть сарматской фауны (18 видов) была представлена древними бугловско-веселянскими автохтонами, возникшими в Понто-Каспийской части бассейна, и еще более древними средиземноморскими автохтонами, появившимися впервые в основном в Паннонской части бассейна.

Новых автохтонов особенно много возникло в среднесарматском бассейне (53 вида), меньше — в раннесарматском (26) и еще меньше — в позднесарматском (6).

Со временем фауна двустворчатых моллюсков становилась все более эндемичной. Степень ее эндемичности (отношение числа эндемичных видов к общему числу видов) увеличилась от 72,7% в раннем сармате практически до 100% в позднем сармате (если не принимать во внимание очень редко встречающегося в это время средиземноморского *Solen subfragilis*). Никаких мигрантов со стороны в сарматском бассейне не было. Степень эндемичности фауны двустворчатых моллюсков сарматского бассейна в целом составляла 89,3%¹.

Аналогично происхождение фауны сарматских фораминифер (Дидковский, 1964, 1966; Богданович, 1965; Майсурадзе, 1971). Как указывает В.Я. Дидковский (1966), в раннесарматское время были широко распространены некоторые наиболее эвригалинные и очень изменчивые элементы морской средиземноморской "тортонской" фауны, которые дали новые местные виды и разновидности. В Понто-Каспийской части бассейна последние морские полигалинные элементы исчезли в самом начале раннего сармата; дольше они развивались в Паннонской части. В среднем сармате в наметившемся ранее эвригалинном комплексе все группы фораминифер достигли наибольшего развития. В начале позднего сармата фораминиферы в пределах бассейна почти полностью вымерли.

¹ Сарматские гастроподы были не менее эндемичны. Однако недостаточная их изученность не позволяет дать по ним соответствующие цифры.

Впервые вопроса о происхождении мэотической фауны коснулся Н.И. Андрусов (1890, 1906), который считал, что большинство раннемэотических видов произошло от сарматских и только немногие (*Lucina pseudonivea*, *Venerupis abichi*, *Dosinia exoleta*, *Mya cimmeria*, *Trochus maeoticus*, *Mohrensternia pseudalvania* и *Nassa retowskii*) неизвестного происхождения. Солоноватоводных конгерий и мелких гастропод, господствовавших в позднемэотическом бассейне, Андрусов относил к иммигрантам, пришедшим из речных дельт западноевропейского и балканского материков.

Позднее Л.Ш. Давиташвили (1931, 1937) на основании анализа всех мэотических видов пришел к выводу об отсутствии преемственности между сарматской и мэотической фаунами, так как большинство мэотических форм принадлежит к группам видов и родам, чуждым сарматскому бассейну. Раннемэотическая фауна, по Давиташвили, произошла от какой-то "средиземноморской" фауны. Связь с Тетисом могла осуществляться через "трансэгейскую борозду", протягивавшуюся через Сербию, юго-восточную окраину Халкидики и европейскую часть Турции. Положения Давиташвили о происхождении морской мэотической фауны были полностью приняты В.П. Колесниковым (1940а) и рядом последующих исследователей.

На основании новых данных, изложенных в главе II, можно сделать заключение, что генезис раннемэотических морских видов моллюсков неоднороден. Значительное их большинство действительно имеет средиземноморское происхождение, и только несколько видов генетически тесно связано с некоторыми сарматскими формами.

Среди двустворчатых моллюсков из семи видов, общих с другими бассейнами (табл. 62), пять встречаются в миоценовых бассейнах Средиземноморья, один вид (*Ervilia pusilla*) широко известен в среднемiocеновых отложениях Средиземноморья, а также в среднеiocеновых и сарматских отложениях Центрального и Восточного Паратетиса и только *Mytilaster incrassatus* не встречен в миоцене Средиземноморской области и может быть поэтому отнесен к древним автохтонным формам. Однако и этот последний вид может оказаться иммигрантом из Средиземноморской области.

Из 18 видов гастропод, общих с другими бассейнами (табл. 62), к миоценовым и более поздним отложениям Средиземноморской области приурочено 11 видов, три вида известны как из миоцена и более поздних отложений Средиземноморья, так и из сарматских отложений Центрального и Восточного Паратетиса, один вид (*Eulimella parvula*) пока найден только в чокракских отложениях Восточного Паратетиса, хотя его присутствие в миоцене Средиземноморья вполне вероятно, и три вида (*Mohrensternia multicostrata*, *Cerithium comperiei* и *Pirenella disjuncta*), представленные в раннем мэотисе в основном эндемичными подвидами, в миоцене Средиземноморья не известны и так же, как *Mytilaster incrassatus*, могут быть древними (скорее всего сарматскими) автохтонами¹.

Что касается видов, известных только из мэотического бассейна, то они могут рассматриваться как новые автохтонные формы, генезис которых также неоднороден. Большинство мэотических эндемичных форм (табл. 54) произошло от средиземноморских видов, с которыми можно установить связь. Из семи видов двустворчатых моллюсков только для двух (*Paphia abichi* и *P. curta*) не находится непосредственных предков в миоцене Европы, а из 14 видов гастропод три имеют непосредственных предков в миоцене Европы (*Rissoa subinflata*, *Bittium acutum*, *Nassarius retowskii*). Два вида (*Coelacanthia quadrispinosa* и *Rissoa subangulata*) происходят от мэотической *R. subinflata*, которая, в свою очередь, тесно генетически связана со среднеiocеновым видом

¹ В.Х. Рошка (1973) в нижнем мэотисе Северо-Западного Причерноморья обнаружил еще один вид *Cerithium volhynicum* Friedb., который до сих пор был известен только из нижнего сармата Западной Украины и Молдавии.

Таблица 62

Распространение морских видов мэотических моллюсков, общих с другими бассейнами

Миоцен Средиземноморской области	Миоцен Средиземноморья, средний миоцен и сармат Паратетиса	Средний миоцен Восточного Паратетиса	Сармат Паратетиса
<i>Ostrea edulis</i>	<i>Ervilia pusilla</i>	<i>Mytilaster incrassatus</i>	<i>Mytilaster incrassatus</i>
<i>Cerastoderma arcella</i>	<i>Brachidontes marginalis</i>	<i>Eulimella parvula</i>	
<i>Paphia decussata</i>			<i>Mohrensternia multicostata</i>
<i>Sphenia anatina</i>	<i>Hydrobia ventrosa</i>		
<i>Rissoa ventricosa</i>	<i>Polinices catena helicina</i>		<i>Cerithium comperi</i>
<i>Alvania montanigui</i>	<i>Acteocina lajonkai-reana</i>		<i>Pirenella disjuncta</i>
<i>Puilla</i> sp.			
<i>Tornus</i> aff. <i>orthensis</i>			
<i>Skeneopsis planorbis</i>			
<i>Omalogyra atomus</i>			
<i>Bittium reticulatum</i> ¹			
<i>Gibberula philippii</i>			
<i>Odostomia pallida</i>			
<i>O. insculpta</i>			
<i>Chrysallida interstincta</i>			

¹ Есть указания на находки *Bittium* в отложениях сарматского яруса (Simionescu et Barbu, 1940; Papp, 1954; Swagrovsky, 1971). Однако к роду *Bittium*, по-видимому, ошибочно отнесены мелкие стройные *Pirenella*.

R. turricula. Четыре вида явно связаны со средиземноморскими формами, но с какими именно, пока не уточнено (*Gibbula maeotica*, *Littorina praepontica*, *Alvania pseudalvania* и *Pirenella galidzgensis*), и пять видов – с древними автохтонными, скорее всего сарматскими, формами (*Hydrobia micra*, *Mohrensternia nasyrica*, *M. carinata*, *M. acuta* и *Cerithium striatulum*).

О прямой преемственности между сарматской и мэотической фаунами говорить не приходится, так как в конце позднего сармата в связи с потерей всякой связи Восточного Паратетиса с позднемиоценовым Средиземным морем произошло значительное опреснение сарматского бассейна и почти полное вымирание в нем фауны морского происхождения. Однако присутствие в нижнем мэотисе хотя бы нескольких видов, общих с сарматскими или близко генетически с ними связанных, требует своего объяснения. Можно было бы допустить, что все так называемые сарматские виды, присутствующие в мэотисе, жили в миоценовом Средиземном море и с возникновением сообщения входили в Восточный Паратетис без особых изменений. И.В. Венглинский (1958, 1969) например, утверждает, что в сарматское время, в том числе и в начале среднего сармата, в западных районах сарматского бассейна отмечается прохорез

средиземноморских фораминифер. С другой стороны, очень большое сходство или полная морфологическая идентичность некоторых мэотических и сарматских видов (*Cerithium comperei*, *C.volhynicum*) может быть объяснена их гомеоморфным развитием как в сармате, так и в мэотисе. Еще одним из объяснений наличия сарматских элементов в раннем мэотисе может быть допущение, что, сформировавшись именно в сарматском бассейне, они могли продолжать существование где-то в восточных районах Средиземноморья в течение того отрезка времени, который падает на весь поздний сармат, т.е. на период полной изоляции и наибольшего опреснения сарматского моря. Последнее допущение нам кажется наиболее приемлемым, так как такой вид, как *Cerithium comperei*, довольно типичный для среднего сармата Молдавии, Румынии, Чехословакии и Болгарии, никаким мигрантом в сарматское время не был, а возник в результате формообразовательного процесса, протекавшего именно в сарматском бассейне. В то же время мэотический *C.comperei comperei*, встреченный в основном в Азербайджане и Краснодарском крае, уже вошел в мэотический бассейн в сформированном виде и явился исходной формой, от которой отделились *C.comperei maoticum* и *C.comperei melanieforme*. В сарматском бассейне, а не в миоценовом Средиземном море, скорее всего, сформировались *Cerithium volhynicum*, *Mohrensternia multicostrata* и др.

Бассейн, в котором могли переживать некоторые сарматские виды, по-видимому, располагался где-то в области Тетиса вне районов развития солоноватоводных и пресноводных водоемов. Этот предмэотический гипотетический бассейн, по всей вероятности, должен был иметь такой гидрологический режим, при котором возможно было бы существование и ряда претерпевших переработку средиземноморских видов, вошедших затем с трансгрессией в раннемэотический водоем. Хотя отложения, отвечающие этому предмэотическому бассейну, до сих пор не найдены, все же есть предположение, что он, скорее всего, существовал в области Эгейского моря (Senéš, 1961). Соединение с ним Понто-Каспийского бассейна в начале мэотиса произошло, вероятно, на участке западнее Босфора и Дарданелл (рис. 10). Этот гипотетический промежуточный бассейн не мог быть открытым морем и вряд ли имел с таковым широкую, беспрепятственную связь. Скорее всего, эта связь была весьма затрудненной, а главное, непостоянной, что накладывало отпечаток некоторого эндемизма на его фауну. Об этом говорят обедненность родового состава и большая эндемичность раннемэотической фауны (50% для двустворчатых моллюсков и около 45% для гастропод), возникшая в основном не в результате ее развития в мэотическом бассейне, а раньше – в предмэотическое время. О том, насколько велика степень эндемичности раннемэотической фауны, можно судить, сравнивая ее с другими фаунами. Так, в Черном море эндемичные виды двустворчатых моллюсков составляют всего 7%, в Азовском – 15%, а число эндемичных видов гастропод для обоих бассейнов практически равно нулю.

В то же время раннемэотическая трансгрессия, по-видимому, развивалась не совсем равномерно. В периоды ее ускорения связь гипотетического промежуточного водоема со Средиземноморским нормально морским бассейном, вероятно, расширялась и через него в Понто-Каспийскую область входили более соленые воды. Такой момент установления более широкого сообщения с позднемiocеновым Средиземным морем улавливается при изучении фауны из средней части разреза нижнемэотических отложений Западной Грузии, т.е. в наиболее южной части бассейна (Neveščaja, Iljina, 1969; Ильина, 1972a). В это время в мэотический бассейн иммигрировали достаточно полигалинные элементы: *Rissoa ventricosa*, *Alvania montagui*, *Polinices catena helicina*, *Giberula philippii*, *Tornus* aff. *orthezensis*, *Paphia decussata* и некоторые другие. Эти формы, за редким исключением, не нашли в мэотическом бассейне условий для дальнейшего распространения, по-видимому, в связи с пониженной соленостью бассейна в целом.

Таким образом, в раннемэотическом бассейне из 46 морских видов моллюсков большинство имело средиземноморское происхождение, причем из них

несколько видов – вселенцы непосредственно из нормально соленого морского бассейна, некоторые виды – древние, скорее всего сарматские, автохтоны и ряд видов – новые автохтоны, сформировавшиеся из сарматских и в основном из средиземноморских миоценовых форм.

Что касается других групп раннемэотической фауны, то среди фораминифер, по данным А.К. Богдановича (1965), также преобладают виды средиземноморского происхождения, близкие к венским и галицийско-подольским миоценовым видам, а также эвригалинные виды, встречающиеся в миоцене Европы, в частности в сарматском бассейне. Относительно остракод мнения специалистов диаметрально противоположны. М. Станчева (1965) указывает, что на границу мэотиса и сармата падает резкое изменение комплекса остракод: сарматские виды исчезают и распространяются виды родов *Loxosconcha*, *Leptocythere*, *Xestoleberis*, не встречавшиеся в сармате. Н.М. Ильницкая (1970, 1972) и Г.Г. Шнейдер (1971), наоборот, считают, что общий облик остракодовой фауны раннего мэотиса миоценовый и по родовому и даже видовому составу близок к позднесарматскому. Отмечено значительное развитие представителей родов *Xestoleberis*, *Loxosconcha* и *Leptocythere*. Кроме того, в сармате и мэотисе получил большое развитие род *Cyprideis*, генетически связанный с родом *Cytheridea*, широко распространенным в среднем миоцене (Шнейдер, 1971).

В позднемэотическом бассейне, как уже было показано в главе II, отмечены немногочисленные виды двустворчатых моллюсков и значительно большее число видов гастропод.

Из двустворчатых моллюсков главным образом господствовали представители семейства *Dreissenidae* – *Congeria panticapaea* и *C. amygdaloides*. Оба эти вида для Понто-Каспийского мэотического водоема могут рассматриваться как автохтонные, так как первый из них, вероятно, произошел от сарматского вида *C. sarmatica* в западной части водоема, а второй был представлен эндемичным подвидом *C. amygdaloides navicula*, вероятно, происшедшим от раннемэотического подвида *C. amygdaloides praeoblonga*, распространенного в западной части бассейна (Болгария). Несомненно, новым автохтоном является и *Dreissena polymorpha*.

Большинство многочисленных позднемэотических гастропод, по-видимому, выходцы из дельт и устьев рек, впадавших в мэотический бассейн. Присутствие ряда солоноватоводных видов в опресненных участках раннемэотического бассейна в какой-то степени подтверждает это предположение. Вполне возможно, что часть солоноватоводных мэотических видов унаследована от сарматских. С наибольшей уверенностью это можно сказать о *Theodoxus stefanescui*, который, как и виды *Congeria*, распространился в мэотическом бассейне с запада и был, скорее всего, связан с сарматским видом *Th. tortuosus* Jekel., известным в Румынии с сармата до понта. Безусловно, от сарматского подвида *Th. politus politus* Jekel. произошел мэотический подвид *Th. politus andrussovi* subsp. nov. Относительно происхождения многих других видов солоноватоводных гастропод вообще трудно что-либо сказать, так как мы почти ничего не знаем о гастроподовой фауне предшествовавшего позднесарматского бассейна. И все же, по-видимому, основной фон позднемэотической фауны создают автохтонные формы, одни из которых возникли в самом позднемэотическом водоеме, а другие – в раннем мэотисе Дакийского залива.

Однако среди позднемэотических моллюсков отмечаются и аллохтонные виды: *Maetra superstes*, *Cerastoderma galidzgensense*, *Sphaeronassa mutabilis andrussovi* и *Mohrensternia gupii*, происхождение которых неясно. *Maetra* (*Maetra*) *superstes* не имеет ничего общего с сарматскими *Maetra*, выделенными И.А. Коробковым в подрод *Sarmatimaetra*, для которого характерно сближение и срастание ветвей зуба 2, тогда как у *M. (M.) superstes* ветви переднего кардинального зуба в левой створке широко расставлены, как у представителей типового подрода. Таким образом, *M. (M.) superstes*, судя по строению замка, могла прийти из бассейна Средиземноморской области с соленостью, не слишком отличающейся от нормальной. *Sph. mutabilis andrussovi* очень близка к *Sph. muta-*

bilis mutabilis, известной в Средиземноморской области с миоцена доныне, и так же, как *M. superstes*, могла проникнуть в позднемэотический бассейн из области Средиземноморья. Что касается *Cerastoderma galidzgensе* и *Mohrensternia gupii*, то их связь с близкими видами не выяснена.

Можно предположить, что источником этой морской фауны были моллюски все того же полужамкнутого бассейна в области Эгея. Сообщение с этим бассейном позднемэотического водоема было весьма затрудненное и безусловно непостоянное, так как проникновение морских элементов в позднемэотический водоем было крайне ограничено. Скорее всего, это была однократная кратковременная ингрессия вод из полуморского бассейна в область Понто-Каспия, где в это время господствовал солоноватоводный режим.

По аналогии с характером распределения течений в современном Черном море (Книпович, 1938) можно предположить, что и в мэотическом бассейне имело место основное круговое течение в циклоническом направлении, т.е. против движения часовой стрелки. Войдя в мэотический бассейн, по-видимому, где-то в области современного Босфора, вселившаяся фауна могла продвигаться далее только вдоль анатолийского побережья и таким путем достигнуть Рионского залива. Далее при значительной интенсивности ингрессии тем же круговым течением эта фауна могла быть перенесена к восточным берегам Крыма, в район Керченского полуострова.

ПОНТИЧЕСКИЙ ВЕК

Вопрос о происхождении и становлении раннепонтической фауны впервые был поставлен Н.И. Андрусовым (1917, 1923), затем рассматривался Л.Ш. Давиташвили (1937) и В.П. Колесниковым (1940а) и особенно подробно был разобран А.Г. Эберзиным (1947б, 1965, 1967).

Андрусов (1917) отметил близость понтических фаун Понто-Каспийского и Паннонского бассейнов и указал, что в последнем развитие фауны понтического типа началось значительно раньше, чем в Понто-Каспии, а именно в позднесарматское-мэотическое время.

На границе мэотиса и понта в Понто-Каспийской области существовал солоноватоводный бассейн, в котором почти полностью отсутствовали морские элементы, а солоноватоводные были представлены видами *Congeria* и рядом гастропод.

При возникшей в раннепонтическое время связи Паннонского и Понто-Каспийского бассейнов многие виды перешли из Паннонского бассейна в Понто-Каспийский, претерпев в течение прохореза определенные изменения, о чем говорят значительная специфичность и эндемичность раннепонтической фауны Понто-Каспия.

В раннепонтическом бассейне морских видов было всего два, причем они имели разное происхождение. Вид *Abra tellinoides* существовал в мэотическом бассейне в течение всего века и для раннепонтической фауны являлся автохтонной реликтовой формой, судя по ограниченному распространению этого вида. Что касается второго вида - *Chione (Parvivenus) widhalmi*, то появление его в раннепонтическом бассейне довольно загадочно. Ни в мэотических, ни в сарматских отложениях представители этого вида не найдены. По-видимому, он, как и близкий к нему среднемиоценовый вид *Ch. (P.) konkensis*, пришел в Понто-Каспийский бассейн из смежного или близко расположенного водоема восточной части Средиземноморья, где в течение этого отрезка времени продолжала существовать морская фауна.

Основу раннепонтической фауны моллюсков составили формы, пришедшие из смежных солоноватоводных бассейнов, т.е. аллохтонные. Из солоноватоводных двустворчатых моллюсков раннепонтического озера-моря только *Congeria amygdaloides* перешла из мэотического бассейна, будучи представлена в понтическом бассейне специфичным и эндемичным подвидом *C. amygdaloides novorossica* Sinz. Может быть, автохтоном является *Dreissena tenuissima*, которая принад-

лежит к группе килеватых дрейссен и связывается Н.И. Андрусовым (1897) непосредственно с килеватыми *Congeria*. Возможно, что этот вид ведет свое происхождение от позднемэотических *Dreissena polymorpha*. Остается сомнение и в отношении *Congeria galisgensis* Andrus., отнесенной Андрусовым к группе *C.subcarinata* Desh., и скорее всего, имеющей паннонское происхождение (Ebersin, Motaş, Macarovic, Marinescu, 1966), хотя возможен и другой вариант, т.е. происхождение этого вида от позднемэотической *C.panticapaea*.

Остальные виды солоноватоводных двустворчатых моллюсков не имеют корней в мэотической фауне. Среди кардий мэотиса отмечаются три вида, относящиеся к родам *Cerastoderma* и *Parvicardium*. Раннепонтические кардийды достаточно разнообразны, но представлены совершенно другими родами — *Limnocardium*, *Prosodacna*, *Pseudocatillus*, *Paradacna*, *Plagiodacna*, *Chartoconcha*, *Didacna*. Будучи все аллохтонными формами, отдельные виды кардий имеют различное происхождение.

Limnocardium (*Euxinocardium*) *subodessae* (Sinz.) пришел в Понто-Каспийскую область в самом начале понта (в евпаторийское время), возможно, из области Эгейского водоема, откуда происходила миграция как в Понто-Каспийский, так и в Паннонский бассейны и где находятся близкие формы, такие как *L.ochetophorum* Brus. (Эберзин, 19476).

Limnocardium (*Tauricardium*?) *odessae* (Barb.) отнесен к подроду *Tauricardium* условно, так как строение замочного аппарата у представителей этого вида наблюдать не удалось. Предполагается, что его предков надо искать среди форм Паннонского бассейна (Эберзин, 1949).

Pseudocatillus pseudocatillus (Barb.) пришел в Понто-Каспийскую область одним из первых (в начале евпаторийского времени), вероятно, из Эгейского бассейна (Эберзин, 1949, 1965).

Paradacna abichi (R.Ноєгн.) появилась в конце евпаторийского времени, по-видимому, из области Паннонского бассейна (Эберзин, 1949, 1965).

Prosodacna (*Prosodacna*) *littoralis* (Eichw.) появилась в числе первых в начале евпаторийского времени, вероятно, из области Эгейского водоема (Эберзин, 1949, 1965; Ebersin, Motaş, Macarovic, Marinescu, 1966).

Didacna (*Pontalmyra*) *novarossica* (Barb.) известна только со второй половины раннепонтического времени и, вероятно, имеет предков в области Эгейского бассейна (Эберзин, 1949, 1962; Ebersin, Motaş, Macarovic, Marinescu, 1966).

Plagiodacna sp. принадлежит к роду, представители которого появились на рубеже евпаторийского и одесского времени за счет прохореза из Паннонского бассейна (Эберзин, 1965, 1967).

Chartoconcha bajerni (R.Ноєгн.) появилась в Понто-Каспийском бассейне во второй половине раннепонтического времени, вероятно, из Паннонского бассейна (Эберзин, 1965; Ebersin, Motaş, Macarovic, Mirinescu, 1966).

Таким образом, раннепонтические кардийды, вероятно, происходят как от паннонских, так и от эгейских форм. Аллохтонные дрейссениды, по-видимому, все связаны с паннонскими видами.

Congeria digitifera Andrus. пришла в Понто-Каспийский бассейн, вероятно, из Паннонского бассейна, так как там находятся возможные предки этого вида — *C.banatica* R.Ноєгн. (Андрусов, 1897).

Dreissena simplex Barb., скорее всего, происходит от паннонских форм *Dreissena* ex gr. *auricularis* Fuchs (Андрусов, 1897).

Относительно возможного паннонского происхождения *Congeria galisgensis* Andrus. уже было сказано выше.

Вселение солоноватоводных форм происходило неоднократно и из разных соседних бассейнов. Первое из таких вселений, которое отмечает границу мэотиса и понта, произошло в евпаторийское время и, по-видимому, было обязано возникновению связей как с Эгейским бассейном, так и с Паннонским. На связь с первым указывает вселение *Chione* (*Parvivenus*) (Эберзин, 1967). Возможно, оттуда же пришли представители *Prosodacna*, *Pseudocatillus* и *Limnocardium* (*Euxinocardium*).

Таблица 63

Сопоставление родового состава двустворчатых и брюхоногих моллюсков среднего миоцена, сармата, мэотиса и нижнего понта Понто-Каспийской области

Род	Средний миоцен	Сармат	Мэотис	Нижний понт
Морские				
<i>Ostrea</i>	+	+	+	
		(западная часть)		
<i>Mytilaster</i>	+	+	+	
<i>Brachidontes</i>	+	+	+	
		(западная часть)		
<i>Modiolus</i>	+		+	
<i>Loripes</i>	+	+	+	
		(западная часть)		
<i>Cerastoderma</i>	+	+	+	
<i>Parvicardium</i>	+		+	
<i>Dosinia</i>	+		+	
<i>Paphia</i>	+	+	+	
<i>Chione</i>	+			+
<i>Abra</i>	+	+	+	+
<i>Maetra</i>	+	+	+	
<i>Ervilia</i>	+	+	+	
<i>Sphenia</i>	+		+	
<i>Gibbula</i>	+	+	+	
<i>Littorina</i>	+	+	+	
<i>Hydrobia</i>	+	+	+	+
<i>Rissoa</i>	+	+	+	
<i>Alvania</i>	+		+	
<i>Mohrensternia</i>	+	+	+	
<i>Coelacanthia</i>			+	
<i>Putilla</i>	+		+	
<i>Tornus</i>	+		+	
<i>Skeneopsis</i>	+		+	
<i>Omalogyra</i>	+		+	
<i>Cerithium</i>	+	+	+	
<i>Pirenella</i>	+	+	+	
<i>Bittium</i>	+	?	+	
<i>Nassarius</i>	+	+	+	
<i>Sphaeronassa</i>	+	?	+	
<i>Gibberula</i>	+		+	
<i>Polinices</i>	+	+	+	
		(западная часть)		
<i>Odostomia</i>	+	+	+	
<i>Chrysallida</i>	+		+	
<i>Eulimella</i>	+		+	
<i>Acteocina</i>	+	+	+	
Солоноватоводные				
<i>Congeria</i>	+	+	+	+
<i>Dreissena</i>			+	+
<i>Dreissenomya</i>			+	?

Таблица 63 (окончание)

Род	Средний миоцен	Сармат	Мэотис	Нижний понт
<i>Theodoxus</i>	+	+	+	+
<i>Caspiohydrobia</i>		?	+	+
<i>Turricaspia</i>		?	+	+
<i>Emmericia</i>			+(?)	+
<i>Maeotidia</i>			+	
<i>Pseudamnicola</i>		+	+	+

Несколько позднее (на границе евпаторийского и одесского времени) из Паннонского бассейна пришли *Paradacna*, *Plagiodacna*, *Chartoconcha* и, возможно, *Limnocardium* (*Tauricardium*), а из гастропод – *Valenciennius*, *Zagrabica* и др. В одесское же время, вероятно, из области Эгейского бассейна пришли первые представители *Didacna* – виды подрода *Pontalmyra* (Эберзин, 1962).

Несмотря на незначительную эндемичность раннепонтической фауны, интенсивного видообразования в это время не происходило, о чем свидетельствует небольшое отношение числа видов к числу родов (1,4).

Сравнение родового состава моллюсков сарматского, мэотического и понтического бассейнов показывает значительно большее сходство первых двух. Для двустворчатых моллюсков общими для сармата и мэотиса были 10 родов из 16, встречаемых в мэотисе, а для понта и мэотиса – всего три. Для брюхоногих моллюсков сармата и мэотиса общих родов оказалось не менее 13 из 28, встречаемых в мэотисе, а для понта и мэотиса – пять (табл. 63).

Неверно утверждать, что "общность фауны верхнемэотических и нижнепонтических отложений настолько велика, что в ряде разрезов, в которых широко развиты конгериевые слои, нередко бывает очень трудно, а иногда в значительных интервалах просто невозможно установить границу между мэотическими и понтическими отложениями" (Жижченко, Сереженко, Чурилова, 1968). Такие разрезы характерны лишь для северных районов Понто-Каспийской области, где понтическая трансгрессия отразилась в последнюю очередь и куда в самом начале понта понтические иммигранты еще не дошли. Здесь, как уже было сказано, в это время жили лишь немногочисленные виды, перешедшие из позднемэотического бассейна, среди которых господствовали *Congeria amygdaloides novorossica*.

Анализ происхождения сарматской, мэотической и понтической фаун еще больше, чем анализ систематического состава, подчеркивает отличие первых двух, связанных с фауной Средиземноморья, от последней, которая сложилась из видов, пришедших из солоноватоводных водоемов, существовавших в конце позднего миоцена в Паннонской и Эгейской областях. В понтический бассейн перешел только один вид средиземноморского происхождения – *Abra tellinoides*, а все остальные вымерли к началу понта. Но и этот единственный вид не получил в раннепонтическом бассейне широкого распространения.

Сходные результаты дает и анализ остракод. Понтический комплекс остракод резко отличался от мэотического. В нем преобладают представители *Pontoniella*, *Caspiocypris*, *Caspiolla*, *Bakunella*. Роды, которые имели широкое распространение в мэотисе (*Loxocconcha* и *Leptocythere*), теряют свое значение, а характерный для мэотического бассейна *Xestoleberis* вообще отсутствует в понтических отложениях (Ильницкая, 1970).

С понта начался совершенно другой этап – этап господства разнообразной солоноватоводной фауны. Появление и начало господства многих родов кардий (*Limnocardium*, *Prosodacna*, *Pseudocatillus*, *Paradacna*, *Chartoconcha*, *Plagiodacna*, *Didacna*), гастропод (*Valenciennius*, *Melanopsis*, *Viviparus*, *Zagrabica*

и др.), а также ряда остракод (*Caspiocypris*, *Caspiolla*, *Pontoniella*, *Bakunella* и др.), может рассматриваться как важный рубеж не только в развитии фауны моллюсков и остракод.

Такое вторжение новых для Понто-Каспийской области многочисленных и разнообразных солоноватоводных форм могло быть вызвано только резким изменением палеогеографических условий. Именно поэтому рубеж между мэотисом и понтом, на котором произошли серьезные события в геологической истории изучаемой области, рядом исследователей, в том числе и нами (Невесская, 1969; Nevesskaja, Iljina, 1969) принимался за основу для проведения границы между миоценом и плиоценом в области Восточного Паратетиса. Однако без четкой и обоснованной корреляции со Средиземноморской областью, где граница между миоценом и плиоценом проводится по кровле мессинского яруса, этот вопрос окончательно решить пока трудно. Учитывая возможную корреляцию понта с какой-то частью мессина (стр.48), эту границу на юге СССР следует проводить либо по кровле понтического яруса, либо внутри него. Для окончательного решения вопроса о границе миоцена и плиоцена необходимо, кроме усиления биостратиграфических работ, увеличение объема и координации радиогеологических исследований неогена как в области Восточного Паратетиса, так и Средиземноморья.

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ МОЛЛЮСКОВ В ПОЗДНЕМИОЦЕНОВЫХ И РАННЕПЛИОЦЕНОВЫХ БАССЕЙНАХ.

ДОННЫЕ МОЛЛЮСКОВЫЕ СООБЩЕСТВА И ИХ СМЕНА ВО ВРЕМЕНИ И ПРОСТРАНСТВЕ

САРМАТСКИЙ БАССЕЙН

Особенности сарматской фауны моллюсков давно привели исследователей к выводу о замкнутости и опресненности сарматского бассейна. Еще Т. Фукс (Fuchs, 1877) отметил большое ее сходство с фауной моллюсков Черного моря и пришел к выводу о пониженной солености сарматского бассейна по сравнению с нормально морской. Позже об этом же писали очень многие авторы (R. Hoernes, 1878; Bittner, 1883; Андрусов, 1891, 1902в; Stefani, 1891; Ласкарев, 1897, 1903; Соколов, 1899; Давиташвили, 1933, 1937; Колесников, 1940а; Богданович, 1947; Papp, 1954, 1956; Жижченко, 1958, 1967; Gillet, 1961; Коюмджиева, 1970а и др.). Детально физические и биологические условия сарматского бассейна были изучены Н.И. Андрусовым (1891, 1902в) и В.П. Колесниковым (1935, 1940а). Они пришли к выводу, что со временем соленость бассейна уменьшилась, но особенно резко она изменилась в конце среднего сармата, когда вымерли почти все моллюски, за исключением мактр. Первоначально Андрусов, как и почти все последующие авторы, связывал это с еще более резким опреснением бассейна, но позже (1918), сославшись лишь на сильное обеднение фауны херсонского бассейна, он высказался за возможное его осолонение. Об осолонении Южноукраинского моря в конце среднего сармата и в позднем сармате писал Л.С. Белокрыс (1967).

О характере бассейна на основании состава его фауны можно судить по ряду показателей и прежде всего по соотношению морских и солоноватоводных форм (Невесская, 1971).

К солоноватоводным формам (в узком смысле этого слова — см. Remane, Schlieper, 1958) относятся только такие, которые могут жить лишь в ограниченных пределах солености: от 0,5 до 5, редко до 8‰ при морском ионном составе (Паули, 1954) и при более высокой солености — при составе солей каспийского типа. В водах пониженной солености морского типа они ограничены в распространении, будучи обычно приурочены к дельтовым участкам и местам с постоянным притоком пресных вод. Среди неогеновых моллюсков к этой группе принадлежат представители родов *Congeria*, *Dreissena*, *Monodacna*, *Didacna*, *Caspiohydrobia*, *Turricaspia*, а также некоторых подродов пресноводного рода *Pseudamnicola* (*Staja*, *Andrussoviella*, *Barassia* и др.).

Представители родов *Cerastoderma*, *Abra*, *Hydrobia* и других, которые могли и могут жить при очень пониженной солености (до 5–8‰), но сохраняют возможность существовать и при нормальной солености, относятся не к солоноватоводным, а к морским эвригалинным формам (Невесская, 1971).

Среди сарматских моллюсков к солоноватоводным формам принадлежали только виды рода *Congeria*, обитавшие на ограниченных площадях в западной части бассейна. Почти все остальные сарматские двустворчатые моллюски принадлежали к морским эвригалинным родам, представители которых могли существовать при нормальной морской солености, но могли выносить пониженные солености до 5–18‰. Только один вид *Gari labordei*, представленный в раннем сармате Паннонской части эндемичным подвидом *G. labordei sarmatica*, показывавшим явные признаки угнетения, относился к морским полигалинным

Таблица 64

Состав фауны сарматских двустворчатых моллюсков в зависимости от соле

Бассейн	Виды				
	общее число	морских родов			
		число		% от общего числа	
		эвригалин- ных родов	полигалин- ных родов	эвригалин- ных родов	полигалин- ных родов
Позднесарматский ¹	8	8	-	100	-
Среднесарматский	88	81	-	92	-
Раннесарматский	47	43	1	91,5	2,1
Сарматский	110	102	1	92	0,9

¹ Позднесарматские конгерии ввиду ограниченности их ареала в таблице не учтены.

формам, т.е. формам, жившим при солености более 18–19‰. В средне- и поздне-сарматском бассейнах представителей морских полигалинных родов не было (табл. 64).

Таким образом, подавляющее большинство сарматских двустворчатых моллюсков относилось к морским эвригалинным родам, причем с течением времени они играли все большую роль в общем составе фауны, слагая ее почти нацело в позднем сармате.

Е. Коюмджиева (1969б) среди сарматских моллюсков выделила группу так называемых гемистеногалинных (т.е. относительно полигалинных) морских форм. Это формы, жившие, по ее данным, в нормальных морских бассейнах, но переносившие некоторое понижение солености (до 17–18‰). Они обитали только на западе бассейна; в его Паннонской части, Дакийском и Галицийском заливах.

Сарматские гемистеногалинные формы Болгарии Коюмджиева разделила на три категории, причем двустворчатые моллюски относятся к первым двум: 1) очень редкие, сильно угнетенные формы – *Loripes dentatus* и *Gari labordei sarmatica*; по-видимому, сюда можно отнести еще *Brachidontes marginatus*, *Macra (Eomacra) basteroti* и *Gastrana fragilis*; 2) относительно редкие, слабо угнетенные формы – *Crassostrea gryphoides*; сюда же следует отнести *Loripes dujardini*. Эти виды в основном вымирают еще в первой половине раннего сармата. Во второй половине раннего сармата продолжали существовать лишь *C. gryphoides* и *G. fragilis*. В среднем сармате исключительно редко встречалась лишь *G. fragilis sarmatica*; в Галицийском заливе она была найдена только И.Ф. Синцовым (1892).

Таким образом, в группу гемистеногалинных форм Коюмджиевой вошли почти исключительно морские эвригалинные формы и лишь одна морская полигалинная (*Gari labordei*), в понимании Л.А. Невеской (1971). По-видимому, выделение этой группы имеет смысл только для сарматского бассейна в связи с особым ареалом видов. Считать же, что *Loripes dentatus* и *Crassostrea gryphoides* не могли жить при солености ниже 17‰, по-видимому, нет оснований.

ности

соленовато- водных родов		Роды						соленовато- водные	
		общее число	морские						
			число		% от общего числа				
			эвригалин- ные	полигалин- ные	эвригалин- ные	полигалин- ные	число		
-	-	3	3	-	100	-	-	-	-
7	8,0	14	13	-	92,9	-	1	7,1	
3	6,4	17	15	1	88,2	5,9	1	5,9	
7	6,4	19	17	1	89,4	5,3	1	5,3	

Современные представители *Crassostrea* способны жить и нормально развиваться при солености 12‰ (Korringa, 1952, 1957). Те же нижние пределы солености отмечаются для *Loripes* (Невеская, 1965). Поэтому возможно, что отсутствие этих форм восточнее Галицийского залива было связано не только с различиями в солености.

Родовой состав сарматских двустворчатых моллюсков по сравнению с таковым миоценовых морей Западной Европы был сильно обедненным. Вместо 82 морских родов среднемиоценового бассейна в сармате существовали представители лишь 18 родов (причем три из них были эндемичными). Это составляло 22% от числа среднемиоценовых родов Западной Европы, т.е. обеднение родового состава в сармате было приблизительно такое же, как в предшествующих бугловском и веселянском бассейнах. С течением времени в сарматском бассейне происходило все большее обеднение родового состава. Особенно резко оно усилилось в позднем сармате, когда обитали представители лишь трех морских родов, что составляло 3,7% от числа миоценовых родов Западной Европы (табл. 65).

Таким образом, характер фауны сарматских двустворчатых моллюсков, состоявшей почти исключительно из морских эвригалинных форм, подавляющее большинство которых были эндемичными, при сильном обеднении родового состава и полном отсутствии вселенцев со стороны, говорит, как это уже отмечалось многими авторами, о замкнутости и опресненности бассейна. С течением времени соленость бассейна уменьшалась. Особенно резкое уменьшение произошло в конце среднего сармата.

Абсолютные значения солености определялись авторами по-разному. Т. Фухс (Fuchs, 1877) считал ее такой же, как в Черном море. А. Биттнер (Bittner, 1883) говорил о еще большем опреснении сарматского бассейна. Н.И. Андрусов (1902в) считал, что в раннем и среднем сармате соленость водоема равнялась солености Черного моря, в позднем же сармате он стал более опресненным. Соленость раннесарматского бассейна, по Б.П. Жижченко (1958), была 15–20‰, по С. Жийе (Gillet, 1961) и В.Я. Дидковскому (1966) –

17–18‰. По Е. Коюмджиевой (1969б), соленость в раннем сармате в Паннонской части бассейна, Дакийском и Галицийском заливах (т.е. там, где обитали гемистеногалинные формы) составляла 16–18‰, а на остальной территории Понто–Каспийской части – 14–15‰. В среднем сармате соленость уменьшилась, по Жижченко (1958), до 15–10‰, по Коюмджиевой (1969б), она по всему бассейну была 14–15‰. В позднем сармате, по Жижченко (1958), соленость упала до 6–12‰, по Дидковскому (1966), – до 4–5‰, по Ю.Б. Люльеву (1967), она была не более 7–9‰, по Э.Б. Савроню (1972), – 7–9‰.

Таблица 65

Отношение числа родов морских двустворчатых моллюсков веселянского, бугловского и сарматского бассейнов к числу родов среднемиоценового западноевропейского бассейна

Бассейн	Число родов	Отношение к числу родов открытого бассейна, %
Позднесарматский	3	3,7
Среднесарматский	13	15,8
Раннесарматский	16	19,5
Сарматский	18	22,0
Бугловский	18	22,0
Веселянский	16	19,5

Если исходить из данных по отношению к солености современных представителей родов моллюсков, обитавших в сарматском бассейне, то можно сказать, что все они могут выносить понижение солености до 13–14‰. По-видимому, наиболее близки к действительности данные о солености ранне-сарматского моря Коюмджиевой. Возможно, что соленость Галицийского залива была несколько ниже, чем в Паннонской части и Дакийском заливе, так как здесь уже не отмечался полигалинный морской вид *Gari labordei*. Соленость Галицийского залива была несколько ниже 14–15‰, но выше, чем в остальной части Понто–Каспийской области. Особо необходимо остановиться на солености позднесарматского бассейна, которая определяется разными авторами от 4–5 (Дидковский, 1966) до 80–100‰ (Белокрыс, 1967). Л.С. Белокрыс, отмечая широкое развитие процессов доломитообразования в конце среднего и в позднем сармате в центральной части Южноукраинского моря, приходит к выводу о сильном осолонении последнего в это время. По его данным, большие колебания солености при ее общем повышении, возможно, до 80–100‰, а иногда и больше, и изменения ионного состава вод привели в конце концов к вымиранию сарматской фауны. А так как доломиты отмечены исследователями во многих других районах, то Белокрыс полагает, что подобное явление могло иметь место и на других участках сарматского бассейна, с чем могли быть связаны вымирание среднесарматской фауны, смена последней "однообразной и мелкорослой позднесарматской фауной и, наконец, вымирание последней к концу века" (1967, стр. 106). Однако ни одно из пяти приведенных автором обоснований в подтверждение высказанного им предположения не является достаточно убедительным. Сам автор указывает, что доломитообразование возможно и в солонатоводных бассейнах (Сапозников, 1951; Страхов, 1956). Аральское море, расположенное в зоне пустынь и полупустынь с аридным засушливым климатом, отнюдь не является осолоненным. Белокрыс считает, что в случае допущения опреснения позднесарматского бассейна невозможно объяснить отсутствие в нем конгерий, а также широкое распространение мактрид, а не кардид, которые могут жить в сильно

опресненных лиманах и заливах современных морей. Однако, как показано в работе В.Х.Рошки (1973), *Congerina* в позднесарматском бассейне существовали, хотя и были ограничены в своем распространении южной частью Галицийского залива. Отсутствие конгерий в основной части позднесарматского бассейна может говорить лишь о том, что соленость в нем была выше 5‰, но отнюдь не свидетельствует об осолонении. В этой же связи очень показательно замечание Л.А.Невесской (1967а), что при кратковременном сильном опреснении среднесарматского бассейна в районе с. Лопушны (Молдавия) и массовом развитии здесь конгерий из морских моллюсков последними вымерли представители именно рода *Maetra*. Таким образом, по-видимому, сарматские мактры, относившиеся к эндемичному подроду *Sarmatimaetra*, были наиболее приспособлены к жизни в водах пониженной солености. Следует отметить, что представление Белокрыса о позднесарматской фауне как мелкорослой неверно. Трудно, например, назвать мелкорослыми таких крупных мактр, как *Maetra balcica*, достигавших на Мангышлаке 37–53 мм, в то время как раннесарматские *M.eichwaldi* в длину не превышали 36 мм (Сидорова, 1960б; см. *M.avidai*, синоним *M.balcica*, на рис. 5 и *M.eichwaldi* на рис. 1,2). Отсутствие кардиид в позднем сармате также не может быть свидетельством осолонения, так как современные их представители живут и в сильно осолоненных водах – до 63‰ (Невесская, 1965).

Представляется, что особенности позднесарматской фауны моллюсков свидетельствуют с гораздо большей степенью вероятности в пользу пониженной солености бассейна. Так, если в самом начале позднего сармата фауна мактр была сильно обедненной и практически представлена только одним видом *Maetra podolica*, то позже появился ряд новых видов (не менее пяти) и даже новый род *Pseudomaetra*. Для позднесарматских мактр была характерна очень большая изменчивость, что особенно наглядно проявляется в изменениях формы их раковины (см. главу V).

Как отмечал еще Н.И.Андрусов (1891), видообразование и повышенная изменчивость форм обычно присущи опресненным водоемам, где разнообразие родового состава заменяется сильной изменчивостью видов. При осолонении же бассейнов постепенное обеднение фауны обычно заканчивается почти полным ее вымиранием без развития новых видов и разновидностей. Вероятно, в 1918 г. Андрусов предположил возможное осолонение позднесарматского бассейна потому, что за ограниченностью материала фауна мактр ему представлялась гораздо более обедненной и менее изменчивой, чем это имеет место в действительности.

О пониженной солености позднесарматского бассейна могут свидетельствовать также особенности строения замка мактр, у которых по сравнению с ранне- и среднесарматскими формами замочная площадка была более массивной, а все зубы, за исключением утолщавшихся AI и PI, были более ослабленными (Сидорова, 1960а; Сидорова–Парамонова, 1960). И.А.Коробков указывал, что "длительное (в геологическом смысле) пребывание эвригалинных форм в солоноватой воде приводит к появлению у раковин морфологических особенностей, а именно: разнообразных диспропорциональностей в соотношениях элементов очертания и элементов замочного аппарата..." (1950, стр. 175).

Таким образом, можно считать, что позднесарматский бассейн в целом был еще более опресненным, чем среднесарматский, однако соленость его была, вероятно, судя по господству фауны морского происхождения, не менее 5–8‰ (Хлебович, 1974). Это, конечно, не исключало возможности существования в те или иные краткие отрезки времени как небольших осолоненных, так и сильно опресненных участков бассейна. Современные мактры живут при солености не менее 13–14‰ (Никитин, Турпаева, 1953, 1957). Вполне возможно, что позднесарматские эндемичные мактры, отличавшиеся от современных рядом особенностей в строении раковины, были приспособлены к жизни при более низкой солености. В позднем сармате, по-видимому, сильно изменился ионный состав воды (увеличилось содержание кальциевых и особенно

магниевого солей), что могло привести к отложению хемогенных кальцита и доломита (Кожумжиева, 1969б) и уменьшению рН среды (Султанов, 1953). Эти резкие изменения условий среды, вероятно, и привели к вымиранию богатой среднесарматской фауны. В позднем сармате, кроме мактрид, редко встречались лишь *Hydrobia* и *Solen*. По-видимому, дальнейшие изменения условий среды в том же направлении явились причиной вымирания всей морской сарматской фауны.

Особенности сарматского бассейна – замкнутость и пониженная соленость – способствовали, как указывали многие авторы, усилению в нем процессов формо- и видообразования. Особенно велики их масштабы были у представителей рода *Cerastoderma*, где возникло не менее 50 эндемичных видов. Отношение числа видов к числу родов в сарматском бассейне равно 5,7, тогда как в предшествовавших веселянском – 1,6 и бугловском – 1,3 (Парамонова, 1970).

Таким образом, как было установлено Л.А. Невеской (1971), сарматский бассейн по своим показателям относился к миксогалинным полуморским бассейнам.

Смена комплексов фауны сарматских моллюсков в Понто-Каспийской части бассейна в общем плане была изучена Н.И. Андрусовым (1891, 1902в) и В.П. Колесниковым (1935, 1940а, 1948). Андрусов (1902в) отметил значительную разницу в составе моллюсков прибрежных и мелководных участков бассейна, с одной стороны, и сравнительно глубоководных – с другой. Колесников (1940а) дал схемы фаунистических зон раннесарматского и среднесарматского моря. Об особенностях фауны различных участков Понто-Каспийской части бассейна писали многие авторы, занимавшиеся исследованием сарматской фауны отдельных регионов СССР. Наиболее подробно были исследованы сообщества (палеобиоценозы) Борисфенского залива (Белокрис, 1963а). Однако в связи с недостаточной детальной изученностью сарматской фауны многих районов в настоящее время можно дать лишь общую, очень приблизительную схему распределения сообществ двустворчатых моллюсков (или, вернее, групп сообществ) в Понто-Каспийской части бассейна к востоку от Дакийского залива. При этом следует иметь в виду, что на ископаемом материале, как отметил Л.С. Белокрис (1963а), можно оперировать лишь с очень "усредненным" составом палеобиоценозов для более или менее продолжительных отрезков времени.

Донные сообщества двустворчатых моллюсков в сарматском бассейне с течением времени претерпели большие изменения в своем составе. Они слагались в основном сравнительно немногочисленными эвригалинными видами, распространение которых в пространстве в те или иные моменты истории бассейна определялось преимущественно характером грунта и глубиной моря. Донные сообщества моллюсков раннего, среднего и позднего сармата достаточно резко различались по систематическому составу. Сообщества, существовавшие в одно и то же время на мелководных и сравнительно глубоководных участках, отличались как по систематическому составу, так и по особенностям морфологического строения отдельных видов. Для мелководных участков были характерны моллюски с толстостворчатыми, крепкими сравнительно выпуклыми раковинами, у которых чешуйки и другие элементы скульптуры были довольно массивными и короткими. Моллюски здесь обычно встречались в массовых количествах, образуя плотные поселения. В глубоководных участках моллюски встречались гораздо реже, были часто более мелкими, с уплощенными и тонкостенными раковинами. У церастодерм были узкие ребра и тонкие длинные шипы. Такие особенности строения являлись приспособлением для обитания на вязком илистом дне. Гораздо меньшие различия отмечаются в фауне одних и тех же зон, расположенных в разных географических районах. В целом с запада на восток от Галицийского залива к Устюртскому отмечается некоторое обеднение сообществ.

Понто-Каспийская часть бассейна

Сообщества раннесарматского моря. В первой половине раннего сармата на песчаных, илисто-песчаных и ракушечно-детритовых грунтах мелководий широко было распространено сообщество *Ervilia* – *Maetra* – *Cerastoderma*. Руководящими формами обычно были *Ervilia pusilla dissita*, *Maetra eichwaldi eichwaldi* и *Cerastoderma obsoletum ruthenicum*. Иногда вместо *E. pusilla dissita* руководящей формой выступала *E. pusilla trigonula* (например, в самом начале раннего сармата в некоторых регионах Галицийского, Борисфенского и Кубанского заливов), а вместо *C. obsoletum ruthenicum* – *C. praeplicatum praeplicatum* (например, в отдельных районах Борисфенского и Туркменского заливов). Замещенные руководящие формы в таком случае переходили в характерные. Из руководящих форм обычно какая-нибудь одна была преобладающей. Чаще всего таковой являлась *E. pusilla dissita*. Иногда одна из руководящих форм столь значительно уменьшалась в численности, что превращалась в характерную. В таком случае оставались только две руководящие формы (например, сообщество *Maetra* – *Cerastoderma* на севере Кубанского залива с руководящими *M. eichwaldi eichwaldi* и *C. obsoletum ruthenicum*). В единичных случаях оставалась только одна руководящая форма (например, *C. obsoletum ruthenicum* на западе Терского залива). Характерными формами обычно были *Cerastoderma praeplicatum*, *Paphia vitaliana*, *Donax dentiger*, *Musculus sarmaticus*, *Solen subfragilis*. Особенностью сообщества *Ervilia* – *Maetra* – *Cerastoderma* в Галицийском заливе было присутствие среди характерных форм так называемых гемистеногалинных элементов – *Loripes dentatus niveus* и *L. dujardini*. Последний в начале раннего сармата иногда встречался в столь массовом количестве, что образовывал на песчаных и илисто-песчаных грунтах эндемичное сообщество *Ervilia* – *Loripes* – *Maetra*. В северной части Галицийского залива среди характерных форм были *Cerastoderma inopinatum* и *C. kaundense volhynicum*, в то же время почти полностью отсутствовали донаксы и пафии. Присутствие гемистеногалинных форм в сообществах Галицийского залива было связано с его несколько повышенной соленостью по сравнению с остальной Понто-Каспийской частью бассейна (Рошка, 1964а; Коюмджиева, 1969б).

На тех же грунтах пятнами было распространено сообщество *Paphia* – *Maetra* с руководящими формами *Paphia vitaliana vitaliana* и *Maetra eichwaldi eichwaldi*. Характерными формами были *Ervilia pusilla dissita*, *Cerastoderma obsoletum ruthenicum*, реже – *C. praeplicatum* и *Donax dentiger*.

В начале раннего сармата в Галицийском заливе на песчано-илистых грунтах существовало еще одно эндемичное сообщество, в котором руководящими формами были *Cerastoderma obsoletum ruthenicum* и *C. praeplicatum pseudoplicatum*. Характерными формами были *Maetra eichwaldi eichwaldi*, *Loripes dujardini*, *Mytilaster incrassatus incrassatus*.

На западе Галицийского залива на биогермных массивах и грядах, образованных серпулами, мшанками, реже водорослями, существовало особое сообщество с руководящей формой *Cerastoderma kaundense volhynicum* и редкими сопутствующими *Mytilaster incrassatus incrassatus* и *Musculus sarmaticus*. Иногда *M. incrassatus* встречался в значительном количестве и становился характерной формой.

На известковых илах мелководий нередко существовали сообщества, представленные практически какой-либо одной формой, чаще *Cerastoderma obsoletum lithopodolicum*, реже – *Abra reflexa* и еще реже – *Paphia vitaliana aksajica*.

В переходных зонах от мелководных к глубоководным участкам выделялось сообщество *Ervilia* – *Cerastoderma*, где руководящими были *Ervilia pusilla andrusovi* и *Cerastoderma obsoletum ruthenicum*. Характерными формами являлись обычно *C. praeplicatum praeplicatum*, *Paphia vitaliana aksajica*, *Abra reflexa*, *Solen subfragilis*. Это сообщество было широко распространено в Туркменском и Галицийском заливах, причем в последнем среди характерных форм были еще *Cerastoderma inopinatum* и *Loripes dentatus niveus*. На вязких илах глубоководной части бассейна (Терский, Кубанский, Рионский и Куринский заливы, Кер-

ченский пролив) существовало абровое сообщество (руководящая форма *Abra reflexa*). Плотность населения его была небольшой. Исключительно редкими были в этом сообществе сопутствующие формы — *Maetra eichwaldi eichwaldi* и *Cerastoderma obsoletum lithopodolicum*.

На примере сообществ *Ervilia* — *Maetra* — *Cerastoderma* и *Ervilia* — *Cerastoderma* хорошо демонстрируются конкурентные отношения отдельных экологических близких видов, в частности *Cerastoderma (Plicatiforma) praeplicatum* и *C. (Obsoletiforma) obsoletum*.

В конце среднего миоцена последний вид, представленный подвидом *ruthenicum*, обычно являлся массовой формой в западной части бассейна, причем *C. (P.) praeplicatum*, представленный типовым подвидом, здесь обычно отсутствовал¹. Последняя форма в заметном количестве отмечалась только в восточной части бассейна (Центральное Предкавказье и Мангышлак). В ранне-сарматское время эти виды существовали в одних сообществах, но в них обычно *C. (O.) obsoletum* заметно преобладал над *C. (P.) praeplicatum*. Гораздо реже они находились почти в равных количествах. Так, в выборках из с. Залесцы (Подолья), впадин Карагие и Уч-Кую (Мангышлак) *C. praeplicatum* сравнительно редок, в то время как в выборках из районов р. Кужоры (Западное Предкавказье) и с. Бурсук (Молдавия) он содержится в значительном количестве, а в выборках с р. Конки (Юго-Восточная Украина) одинаково часты створки *C. praeplicatum praeplicatum* и *C. obsoletum ruthenicum*.

Приблизительно во второй половине раннего сармата на значительных площадях заметно изменился видовой состав двустворчатых моллюсков. На песчаных, илесто-песчаных и ракушечно-детритовых грунтах мелководий в сообществе *Ervilia* — *Maetra* — *Cerastoderma* произошла смена руководящих форм, за исключением *E. pusilla dissita*. *Maetra eichwaldi eichwaldi* нередко уступала место *M. eichwaldi crassa*, а *Cerastoderma obsoletum ruthenicum* (или *C. praeplicatum praeplicatum*) вытеснялся с *C. obsoletum obsoletum* (или *C. plicatum plicatum*). Интересно, что *C. plicatum plicatum* чаще был руководящей формой в этом сообществе, чем уступивший ему место *C. praeplicatum praeplicatum*. Среди руководящих форм обычно преобладала также *Ervilia pusilla dissita*. Характерные формы были те же, за исключением исчезнувших в Галицийском заливе лорипесов. Однако нередко в этом сообществе *Paphia vitaliana* встречалась в столь большом количестве, что из характерной становилась руководящей формой, иногда даже вытесняя какую-либо из трех руководящих форм. В Галицийском заливе нередко отмечалось также массовое развитие *Abra reflexa*. Иногда *Paphia vitaliana* замещалась видом *P. naviculata* (например, на некоторых участках Борисфенского залива). Иногда какая-либо из руководящих форм значительно уменьшалась в числе и переходила в характерные. В Туркменском заливе среди характерных форм были эндемичные *Cerastoderma karabugasicum* и *C. kaundense kaundense*. В северной части Галицийского залива на ограниченных участках существовало эндемичное сообщество с гемистеногалинной *Crassostrea gryphoides sarmatica* и многочисленными сопутствующими *Mytilaster incrassatus*. На известковых илах мелководий продолжало существовать сообщество *Cerastoderma obsoletum lithopodolicum*. В конце раннего сармата в сообществе *Ervilia* — *Maetra* — *Cerastoderma* появились новые характерные формы: *Cerastoderma plicatum latisulcum*, *C. plicatum jammense* и *C. fischeriforme fischeriforme* в Галицийском заливе, на мелководных участках других заливов — *C. fischeriforme millelocum*. В переходных зонах на илстых и илесто-песчаных грунтах продолжало существовать сообщество *Ervilia* — *Cerastoderma*, где руководящими были *Ervilia pusilla and-*

¹ *C. praeplicatum* здесь был очень редок. Из Восточной Галиции (с. Голубицы) М. Гильбер (Hilber, 1891) описал три створки, Г. Н. Гришкевич собрала 14 створок. В бугловских слоях Волыни нами встречена одна створка. В слоях с *Chione konkensis* на р. Конке (Юго-Восточная Украина) Н. А. Соколов (1899) обнаружил четыре створки, а в тех же слоях на р. Кужоре (Западное Предкавказье) нами найдена одна створка.

russovi и *Cerastoderma obsoletum obsoletum*, а сопутствующими являлись *Cerastoderma plicatum plicatum*, *Paphia vitaliana aksajica*, *Solen subfragilis*, *Abra reflexa* и др.

В это время в сообществах *Ervilia* – *Maetra* – *Cerastoderma* и *Ervilia* – *Cerastoderma* виды *Cerastoderma (Obsoletiforma)* и *C. (Plicatiforma)*, как и в начале раннего сармата, сохраняют свои конкурентные отношения. Так, *C. (P.) plicatum* часто обитал в одних сообществах с представителями *Obsoletiforma*, однако в выборках обычно значительно преобладают *Obsoletiforma*. В более редких случаях преобладания представителей *Plicatiforma* наблюдалось уменьшение размеров видов *Obsoletiforma*. Различия в характере грунтов здесь играли малую роль: в выборках из песков могут преобладать или присутствовать только *C. (P.) plicatum* или *C. (O.) obsoletum*.

На вязких илах глубоководной части были распространены сообщества *Maetra* – *Cryptomaetra* и *Cerastoderma* – *Ervilia*. Для первого руководящими формами были *Maetra andrussowi*, *Cryptomaetra pseudotellina*, характерными – *Maetra eichwaldi*, *Paphia naviculata*, *Abra reflexa*, *Ervilia pusilla andrussowi* и виды подрода *Inaequicostata*. Для второго сообщества руководящими являлись *Cerastoderma pium* и *Ervilia pusilla andrussowi*, характерными – *Maetra andrussowi*, *M. eichwaldi*, *Cryptomaetra pseudotellina* и *Cerastoderma subfittoni nigrum*.

Сообщества среднесарматского моря. Большие изменения в составе сообществ произошли на границе раннего и среднего сармата, причем наиболее резкими они были на мелководных участках бассейна.

На песчаных, илисто-песчаных и ракушечно-детритовых грунтах вместо сообщества *Ervilia* – *Maetra* – *Cerastoderma* распространилось сообщество *Cerastoderma* – *Maetra* – *Paphia* с руководящими *Cerastoderma obsoletum obsoletum*, *Maetra vitaliana vitaliana*, *Paphia ponderosa*. Обычно доминирующее положение также занимала какая-либо одна из руководящих форм, а иногда одна из них переходила в характерные (так, на некоторых участках Туркменского залива руководящими были только *M. vitaliana vitaliana* и *P. ponderosa*). Исчезли *Abra reflexa*, *Ervilia pusilla dissita*, очень редко только в начале среднего сармата встречалась *Maetra eichwaldi*. Характерными формами стали *Maetra podolica*, *Cerastoderma bajaranasi*, *C. michailowi*, *C. obsoletum nefandum*, *C. obsoletum ingratum*, *C. venestum* и др. В Туркменском заливе последние три формы были очень редкими. На отдельных участках на тонкопесчаных и илисто-песчаных биотопах обитали церастодермовые сообщества, где руководящая роль принадлежала подроду *Obsoletiforma*. Так, на юго-востоке Галицийского залива существовало сообщество с руководящими *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum* и *C. (O.) bajaranasi*. Это сообщество было очень разнообразно по составу характерных форм, среди которых были и эндемичные виды: *C. (Planacardium) nevesskajae*, *C. (P.) doengingki costatum* и *Donax nevesskajae*. Особенностью этого сообщества являлось необычайно массовое развитие представителей подрода *Planacardium*, в то время как обычно они встречались в очень небольших количествах. Изучавшая здесь детально разрезы и фауну Л.А. Невеская (1950) пришла к выводу, что эта фауна обитала в небольшом заливе, глубоко вдававшемся в сушу, возможно, поблизости от устья большой реки. Особые условия жизни в малоподвижных водах, вероятно, несколько пониженной солености, с большим количеством органического детрита способствовали развитию здесь богатой и своеобразной фауны. В церастодермовом сообществе в восточной части Кубанского залива при тех же руководящих видах характерные формы были гораздо менее разнообразны; здесь отсутствовали эндемичные виды и очень редки были планакардиумы.

Особое сообщество было развито на органогенных постройках, сложенных в основном мшанками, иногда со значительным участием нубекулярий. Эти постройки были густо заселены самыми разнообразными моллюсками. Как указывал В.П. Колесников (1949а), почти треть всех известных сарматских видов обитала только на мшанковых биогермах, причем большинство из них встречалось исключительно на постройках южной части Галицийского залива. В существовавшем на биогермных образованиях сообществе *Cerastoderma* –

Mytilaster – *Musculus* руководящими формами были *Cerastoderma obliquooobsoletum*, *Mytilaster incrassatus incrassatus* и *Musculus sarmaticus*. Практически оно состояло из множества пятнисто расположенных "микросообществ" с одной какой-либо руководящей формой. Здесь очень широко были распространены представители *Cerastoderma (Obsoletiforma)*, отличавшиеся огромным разнообразием форм, большинство которых было присуще именно этому сообществу (*C.obsoletiforme*, *C.nalivkini*, *C.beaumonti*, *C.inflatum*, *C.aviculare*, *C.loweni*, *C.laevigatoloweni*, *C.kishinevense*, *C.praefischerianum*, *C.pseudofischerianum*, *C.centopleurum*, *C.acerbum*). В противоположность этому очень редки были представители подрода *Plicatiforma*, хотя на песчаных и илисто-песчаных биотопах мелководных участков они очень нередко селились в больших количествах. Только здесь обитали некоторые виды и подвиды мактр (*Maetra georgei*, *M.tapesoides*), мускулюсов (*Musculus denysianus*, *M.fuchsi*, *M.papilio*, *M.sarmaticus multicos-tatus*, *Musculus sarmaticus gatuevi*), митилястров (*Mytilaster incrassatus sinzovi*) и пафий (*Paphia vitaliana mediosarmatica*). Любая из указанных форм могла быть руководящей в "микросообществе" мшанковых биогермных образований, хотя чаще таковыми были указанные руководящие формы сообщества в целом. Наиболее богатой была фауна на органогенных образованиях Галицийского залива, несколько менее разнообразной – на аналогичных биотопах Кубанского залива (из церастодерм отсутствовала *C.praefischerianum*) и Керченского пролива (отсутствовали *C.acerbum*, *C.obsoletiforme*, *C.nalivkini*, *C.pseudofischerianum*), и, наконец, на таких же участках Туркменского залива она была наиболее обедненной; из церастодерм здесь обитали лишь *C.obliquooobsoletum* и *C.incurvatum* (Колесников, 1948).

На известковых илах переходных от мелководных к глубоководным участкам обитало сообщество *Paphia* – *Cerastoderma* с руководящими *Paphia naviculata* и *Cerastoderma pium*. Характерными являлись *Mytilaster incrassatus*, *Musculus sarmaticus*, *Cerastoderma obsoletum*, *C.bajarunasi*, *C.michailowi* и др. Только в Туркменском и Куринском заливах встречались среднесарматские реликты – *Ervilia pusilla dissita* и *Abra reflexa*. В Галицийском заливе выделялось криптомактровое сообщество с руководящей *Cryptomaetra pseudotellina* и характерными *Maetra vitaliana*, *Cerastoderma laevigatoloweni*, *C.pium* и *C.subfittoni nigrum*. В Туркменском заливе существовало церастодермовое сообщество с руководящими *Cerastoderma subfittoni nigrum* и *C.pium* и характерными *C.obsoletum obsoletum* и *Paphia naviculata*.

На вязких илах глубоководных участков обитало криптомактровое сообщество с руководящей *Cryptomaetra pesanseris* и характерными *Cerastoderma pium*, *C.subfittoni nigrum*, *C.barboti*, *C.michailowi*, *C.centopleurum*, *Maetra urupica*, *Paphia naviculata*. Нередко сообщество состояло только из редких *C.pesanseris*.

Приблизительно в конце первой трети среднесарматского времени на песчаных биотопах в юго-западной части Галицийского залива (сел. Лопушна и Бужоры) в связи с сильным понижением солености развилось эндемичное конгериевое сообщество с руководящей *Congeria moldavica* и характерными *C.neumayri*, *C.savuli* и *C.elongata*.

По-видимому, тогда же в сообществе *Cerastoderma* – *Maetra* – *Paphia* сменились руководящие формы: *Cerastoderma obsoletum obsoletum* нередко уступала место *C.fittoni*, а *Maetra vitaliana* – *M.fabreana*. Среди характерных форм одной из массовых стал *Cerastoderma desperatum*. Иногда этот вид становился даже руководящим (Кубанский залив). В сообществах *Cerastoderma* – *Mytilaster* – *Musculus* на биогермных образованиях появился новый вид *Cerastoderma fischerianum*. Ближе к концу второй трети среднего сармата биогермы почти нацело осушились, и это сообщество прекратило свое существование.

На известковых илах переходных участков чаще существовало церастодермовое сообщество с руководящими *C.michailowi*, *C.desperatum* и характерными *C.gatuevi* и *C.fittoni rustovense*. На вязких илах глубоководных участков продолжало обитать криптомактровое сообщество с руководящей *Cryptomaetra pesanseris*. Нередко криптомактры были очень немногочисленны, и кроме них

никаких других моллюсков не встречалось (на некоторых участках Галицийского и Терского заливов). Изредка в небольших количествах присутствовали *Cerastoderma barboti*, *C.subfittoni*, *C.michailowi*, *Raphia naviculata* и некоторые другие формы. Иногда на отдельных участках (например, Галицийского залива) на глубинах моря в это время моллюски полностью отсутствовали.

Сообщества позднесарматского моря. В начале позднего сармата состав сообществ резко изменился. На песчаных и илесто-песчаных грунтах мелководных и переходных участков исчезли почти все двустворчатые моллюски, за исключением *Maetra podolica* и редких *Solen subfragilis*. На илистом дне глубоководных участков двустворчатых моллюсков не было совсем.

Во второй половине позднего сармата на мелководных участках продолжало обитать мактровое сообщество, но руководящей формой в нем была *M.caspia*, а характерной – *M.bulgarica*; нередко последняя становилась руководящей формой, а *M.caspia* – характерной. В Галицийском заливе характерными формами были еще *M.balcica* и *M.alata*, в Борисфенском – *M.alata*, в Туркменском – *M.balcica*. Последняя иногда здесь встречалась в таких больших количествах, что образовывала особое сообщество. В северо-восточной части Кубанского залива существовало эндемичное псевдомактровое сообщество с руководящей *Pseudomaetra poroshini*. На илистых грунтах переходных участков обитало мактровое сообщество с руководящей *Maetra timida*; иногда в значительных количествах здесь встречались *M.caspia* и *M.bulgarica*. На илистых биотопах глубоководных участков моллюски в это время практически отсутствовали.

Дакийско-Паннонская часть бассейна

В Дакийском заливе и Паннонской части бассейна распространение сообществ двустворчатых моллюсков также определялось в основном характером грунта и глубиной моря. По-видимому, сообщества, обитавшие здесь в раннем сармате и первой половине среднего сармата, в какой-то мере были аналогичны сообществам Понто-Каспийской части бассейна, начиная от Галицийского залива, но в то же время они обладали рядом особенностей. Так, на мелководных участках раннесарматского бассейна чаще встречались так называемые морские гемистеногалинные формы, причем только здесь обитала полигалинная *Gari labordei sarmatica*. Из церастодерм были более разнообразны и чаще встречались представители подродов *Inaequicostata* и *Plicatiforma* и в то же время менее были представлены подроды *Obsoletiforma* и *Planacardium*. В среднем сармате чаще встречались раннесарматские реликтовые формы; в то же время фауна среднего сармата не была столь богата, как в Понто-Каспийской части бассейна.

Из 110 сарматских видов массовыми были 28, руководящими для тех или иных сообществ – 22, в единичных экземплярах встречалось 60 видов. Все сообщества в сарматском водоеме были эндемичными. Распространение трофических зон в раннесарматское время было сходно с таковым современных полуморских бассейнов (Нейман, 1962, 1963; Кузнецов, 1964, 1970а,б): в прибрежной области была развита преимущественно зона сестонофагов (*Ervilia*, *Cerastoderma*, *Maetra*, *Raphia* и др.), в более глубоководных частях – в основном зона собирающих детритофагов (*Abra*). В среднесарматское время зона собирающих детритофагов имела более ограниченное распространение; в позднесарматское время она совершенно отсутствовала.

МЭОТИЧЕСКИЙ БАСЕЙН

Физико-химические условия мэотического бассейна впервые были детально изучены Н.И. Андрусовым (1887, 1906). Раннемэотическая фауна, согласно этому автору, – полуморского типа и обитала в бассейне с пониженной соленостью.

“Физические условия водоема, в котором отлагался керченский известняк, – писал Андрусов, – были близки к таковым Азовского моря, по крайней мере в

отношении солености" (1961а, стр. 196). В течение времени этот бассейн все более опреснялся и к концу мэотиса получил характер речного эстуария или лимана, населенного лишь солоноватоводной фауной, постепенно вытеснившей морскую.

Л.Ш. Давиташвили (1931, 1937, 1965) был согласен с мнением Андрусова о характере мэотических фаун. Он отметил, что раннемэотические виды характеризуются небольшими ("карликовыми") размерами и тонкостенностью, что объясняется неблагоприятными условиями существования для морских форм, пришедших в мэотический бассейн. Позднемэотический бассейн имел, по Давиташвили, соленость более низкую, чем соленость современного Черного моря, и близкую к солености современного Каспия.

Последующие авторы (Колесников, 1940а; Gillet, 1961; Коюмджиева, 1961; Рапă, 1963) также подтвердили общие выводы Андрусова, внося отдельные уточнения в его схему развития мэотического бассейна и фауны.

Сравнение числа морских и солоноватоводных форм показывает, что в раннемэотическом бассейне морские формы явственно преобладают: для двустворчатых моллюсков процент морских видов и родов соответственно равен 82 и 87, для брюхоногих – 75 и 81 (табл. 66), так что этот бассейн имел характер морского, точнее полуморского, как будет показано ниже.

Солоноватоводные формы (*Congerina*, *Dreissena*, *Caspihydrobia*, *Turricaspia* и др.) были редкими, встречаясь в начале мэотиса только в прибрежных более опресненных участках моря. Лишь во второй половине раннемэотического времени, когда началось общее опреснение бассейна, они получили более широкое распространение.

Для дальнейшего уточнения характеристики раннемэотического водоема было рассмотрено соотношение эвригалинных и полигалинных морских семейств и родов. Такой анализ показывает, что все массовые формы раннемэотического бассейна относятся к эвригалинным морским семействам и в основном к наиболее эвригалинным (*Scrobiculariidae*, *Cardiidae*, *Mytilidae*, *Veneridae*, *Mesodesmatidae*, *Lucinidae*, *Ostreidae*, *Rissoidae*, *Hydrobiidae*, *Bittiidae*, *Cerithiidae*, *Potamididae*). Представители полигалинных родов, которые жили в миоценовых

Таблица 66

Число морских и солоноватоводных родов и видов двустворчатых и брюхоногих моллюсков в мэотических бассейнах

Бассейн	Вид			Род		
	общее число	морские	солоноватоводные	общее число	морские	солоноватоводные
		Двустворчатые				
Позднемэотический	8	4	4	7	4	3
		Брюхоногие				
	30	6	24	13	6	7
		Двустворчатые				
Раннемэотический	17	14	3	15	13	2
		Брюхоногие				
	43	32	11	26	21	5

бассейнах с нормальной или близкой к нормальной соленостью (*Venus, Lutraria, Eastonia, Miltha, Turbo, Architectonica, Turritella, Aporrhais, Murex, Cypraea* и др.), отсутствовали. Отдельные редкие этапы более широкого сообщения с открытыми водами, о которых свидетельствует кратковременное появление довольно полигадных гастропод (*Gibberula, Polinices* и др.), спириалисов и др., не меняли характера фауны раннемэотического бассейна, в котором преобладали эвригалинные формы.

Таблица 67

Отношение числа родов морских двустворчатых моллюсков конкского, мэотического и раннесарматского водоемов к числу родов среднемиоценового западноевропейского бассейна, а Черного и Азовского морей – к числу родов Средиземного моря

Бассейн	Число родов	Отношение к числу родов открытого бассейна (в %)
Азовское море	10	15
Черное море	31	46
Позднемэотический	4	5
Раннемэотический	13	16
Раннесарматский	16	19,5
Конкский	49	60

Что касается родового состава раннемэотического водоема, то сравнение его с родовым составом среднемиоценового средиземноморского бассейна показывает сильную обедненность фауны. Отношение числа родов двустворчатых моллюсков раннемэотического бассейна¹ к числу родов близкого по времени среднемиоценового бассейна Западной Европы (82 рода) составляет 16%. Отношение числа родов раннемэотических брюхоногих моллюсков² к числу родов, известных из среднемиоценового бассейна Западной Европы, составляет около 11,3%. Сравнение этих величин с теми, которые получены для других бассейнов (табл. 67, 68), показывает, что наибольшее сходство раннемэотический бассейн имел с сарматским бассейном, а по данным, полученным только для двустворчатых моллюсков, и с современным Азовским морем.

Это еще раз свидетельствует о том, что раннемэотический бассейн имел весьма ограниченное сообщение с открытыми водами и находился в положении, сходном с положением современного Азовского моря.

Подводя итоги, можно сказать, что раннемэотический бассейн был полуморским полузамкнутым водоемом (Невская, 1971); соединение его с открытыми водами было затрудненным, но временами оно несколько расширялось. Вероятно, существование такой связи мало способствовало видообразованию среди раннемэотических моллюсков. Для двустворчатых моллюсков наибольшее число видов одного рода не превышало двух, большинство же родов представлено только одним видом. Для гастропод число видов одного рода несколько больше – от двух до четырех (для восьми родов), но большинство родов (13) все же представлено только одним видом. Отношение числа видов к числу родов для раннемэотических двустворчатых моллюсков составляло 1,2, тогда как

¹ В это число не включены солоноватоводные роды (*Congerina* и *Dreissena*).

² В это число не включены солоноватоводные роды (*Caspihydrobia, Turricaspiia, Pseudamnicola* и др.).

для современных Черного и Азовского морей – 1,1–1,4. Для брюхоногих моллюсков раннемэотического возраста это отношение – 1,5, а для современного Черного моря – 1,6.

Соленость раннемэотического бассейна, как уже неоднократно подчеркивалось, была пониженной. Абсолютные же ее значения различными авторами даются разные. Е. Коюмджиева (1961) считает, что соленость была 15–16‰. Ж. Панэ (Pañ, 1966) для периода существования морского комплекса *Dosinia*

Таблица 68

Отношение числа родов морских брюхоногих моллюсков сарматского и мэотических водоемов к числу родов среднемиоценового западноевропейского бассейна, а карангатского бассейна, Черного и Азовского морей – к числу родов Средиземного моря¹

Бассейн	Число родов	Отношение к числу родов открытого бассейна (в %)
Азовское море	10	5,6
Черное море	36	20,2
Карангатский	41	23,0
Позднемэотический	4	2,2
Раннемэотический	21	11,3
Сарматский	20	10,8

¹ Число родов подсчитывалось по следующим работам: Friedberg, 1911–1928; Колесников, 1935; Wenz, 1938–1944; Wenz, Zilch, 1959–1960; Ильина, 1966; Strausz, 1966; Коюмджиева, 1969 а; Švagrůvský, 1971; при этом была принята систематика, предложенная Венцем.

Ervillea, *Paphia*, *Abra* дает величину солености 18‰. Б.П. Жижченко (1963) предполагает величину солености около 25‰, а В.Я. Дидковский (1964) и другие исследователи (Дидковский, Зернецкий и др., 1971) указывают, что соленость была 25–27‰. Все эти авторы исходят из анализа фауны моллюсков или фораминифер, но приходят к очень различным результатам.

Если исходить из данных по отношению к солености современных представителей родов моллюсков, встреченных в мэотических отложениях, то можно сказать, что половина из них может выносить понижение солености до 10–12‰ или даже ниже (*Mytilaster*, *Loripes*, *Cerastoderma*, *Parvicardium*, *Paphia*, *Abra*, *Mohrensternia*, *Rissoa*, *Hydrobia*, *Littorina*, *Bittium*, *Cerithium*, *Pirenella*, *Chrysallida* и некоторые другие роды). *Ervillea* и *Sphenia* живут сейчас в морях нормальной солености, но в третичное время были широко распространены в опресненных водоемах. *Ostrea* могут выносить понижение солености до 13–14‰, *Modiolus* – до 17‰. Примерно до 17–18‰ выдерживают понижение солености *Gibbula*, *Tornus*, *Omalogyra* и некоторые другие гастроподы. Отдельные виды *Polinices* переносят опреснение до 20‰, хотя род в целом характерен для морей с нормальной или близкой к нормальной соленостью, и только *Brachidontes*, *Dosinia* и *Gibberula* не встречаются в водах с соленостью ниже 25‰.

Что касается *Brachidontes*, *Polinices* и *Gibberula*, то их находки в мэотических отложениях весьма редки. Следовательно, единственная форма, на которой можно основывать вывод о достаточно высокой солености мэотического бассейна, это *Dosinia maeotica*. В то же время нельзя не учитывать факта об-

разования нового вида, что могло явиться как раз следствием приспособления *Dosinia* к водам пониженной солености.

Учитывая бедность родового состава, на которую указывалось выше, и приведенные данные по отношению к солености мэотических двустворчатых и брюхоногих моллюсков, можно полагать, что соленость открытых вод мэотического бассейна была не ниже 13–14‰ (нижняя граница для распространения *Ostrea edulis*), но не выше современной черноморской (17–18‰). Примерно так же определяет соленость раннемэотического водоема Ю.Б. Люльев (1967) по остракодам: не выше 13–15‰, правда, для севера его центральной части (Южная Украина), где, по-видимому, соленость была несколько ниже, чем в открытых районах бассейна. В западной части бассейна, где имелся большой приток пресных вод, соленость временами могла понижаться до 10–12‰ и даже еще ниже, что совпадает с данными Ж.Панэ для Румынии. Это различие в солености отдельных частей мэотического бассейна хорошо видно при рассмотрении числа морских видов, встречающихся в разных районах (рис. 9). В самой западной части бассейна отмечается всего пять видов моллюсков, в более восточных участках Гетского бассейна (Румыния) – восемь, в северной части Борисфенского залива и на прибрежных участках к востоку – 7–10, тогда как в открытой части бассейна – от 13 до 27 видов.

Мнение В.П. Колесникова (1940а), что в восточной части бассейна мэотическая фауна более бедная, не подтвердилось: общий состав двустворчатых и брюхоногих моллюсков здесь был такой же, как и в открытых водах западной части моря, хотя число видов в среднем меньше (не более 16).

Донные сообщества раннемэотического моря были сложены немногочисленными эвригалинными видами, распространение которых в основном определялось характером грунтов на том или другом участке.

На ракушечно-детритовых и илесто-ракушечных грунтах было распространено сообщество *Mytilaster* – *Paphia abichi* – *Dosinia* – *Rissoa subinflata* – *Pirenella disjuncta disjunctoides*, в котором господствовали эпибионтные *Mytilaster incrassatus*, прикреплявшиеся биссусом к твердому субстрату (скалам, водорослям, пустым створкам и живым моллюскам) и, вероятно, образывавшие банки подобно современным представителям этого рода, *Rissoa subinflata*, в массах жившая на водорослях, и *Pirenella disjuncta disjunctoides*, в основном тяготевавшая к илистым и илесто-песчаным грунтам, а также эндобионтные *Paphia abichi* и *Dosinia maeotica*. При этом *P.abichi*, по-видимому, были приурочены к уплотненным грунтам, в которые они зарывались, образуя массовые поселения. Характерными для этого палеоценоза были *Mohrensternia carinata*, *M.acuta*, *Hydrobia ventrosa*, *H.micra*, *Putilla* sp. и *Abra*. Иногда встречались *Cerastoderma arcella mithridatis*, *Mohrensternia multicostata kerchensis*, *Bittium reticulatum*, *Cerithium comperi* и др.

Образованию плотных поселений *Mytilaster incrassatus*, возможно, способствовала особенность их личинок, как и личинок современных *M.lineatus* (Долгопольская, Киселева, Киселева, 1971), улавливать органические вещества, выделяемые живыми водорослями, в зарослях которых преимущественно обитали и обитают взрослые особи *Mytilaster*, что вызывало оседание личинок именно в этих местах. То же отмечается и для современных представителей *Rissoa*.

Количественные отношения видов внутри рассматриваемого сообщества могли быть весьма различными, и преобладали представители то одного, то другого видов (рис. 14–16, 18), как это имеет место и в современных сообществах, например мидиевого ракушечника Черного моря, который наиболее сходен по экологическому составу с сообществом *Mytilaster* – *Dosinia* – *Paphia abichi* – *Rissoa subinflata* – *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Невесская, 1965). Это сообщество было характерно только для открытых частей мэотического бассейна и лишь для периода его наибольшей солености. Во второй половине раннемэотического времени массовые формы сообщества (*Mytilaster*, *Paphia abichi*, *Dosinia* и др.) становятся редкими, и оно заменяется сообществом *Abra*. Отсутствовало это сообщество и в северных районах (в верховьях Борисфенского

залива), что, вероятно, также было связано с пониженной соленостью, а возможно, также и с более низкими температурами этих районов.

На песчаных грунтах с примесью раковинного детрита и ила, где водная растительность была бедна, находилось сообщество переходного типа – *Paphia abichi* – *Abra* – *Dosinia* – *Pirenella*, из которого в качестве руководящих видов для ранее рассмотренного сообщества выпадали *Mytilaster* и *Rissoa subinflata*, т.е. виды, связанные с водорослевыми зарослями; массовым становился детритофаг *Abra tellinoides*.

Более ограниченное распространение тоже на ракушечно-детритовых грунтах имело сообщество *Loripes* – *Bittium acutum*, в котором характерными были *Paphia curta* и *Cerithium striatulum* (бассейн нижнего течения Днепра и Тарханкутский полуостров; рис. 14) или же *Abra*, *Cerastoderma*, *Cerithium comperei comperei*, риссоиды и др. (Восточное Закавказье и Мангышлак; рис. 21, 22). Редкими, но приуроченными исключительно или почти исключительно к этому сообществу были *Brachidontes marginatus*, *Modiolus maeoticus* и *Acteocina lajonkai-geana*. Широкое распространение этого сообщества в северных районах мэотического бассейна, в том числе в верховьях Борисфенского залива, указывает на относительно большую эвритермность и, возможно, большую эвригалинность массовых и характерных видов этого сообщества (*Loripes*, *Paphia curta* и др.) в сравнении с сообществом *Mytilaster* – *Dosinia* – *Paphia* – *Rissoa* – *Pirenella*. Приуроченность сообщества *Loripes* – *Paphia curta* – *Bittium acutum* к участкам пониженной солености подтверждается и находками в нем, хотя и редкими, солонатоводных *Congeria panticapaea ingulzensis*, *Hydrobia ossovinarum* и *Caspiohydrobia starobogatovi*. Это сообщество в значительной степени было связано с богатой водной растительностью, о чем говорят скопления таких форм, как *Bittium*, *Cerithium* и риссоиды.

Следует отметить, что виды одного рода почти никогда не бывают массовыми в одном и том же сообществе. По-видимому, между ними существуют конкурентные отношения. Так, *Paphia curta* и *P.abichi*, массовые формы двух разных сообществ, в большинстве местонахождений находятся явно в обратной численной зависимости: если преобладает один из этих видов, то второй встречается в виде единичных экземпляров или чаще отсутствует вовсе. Местонахождения, в которых встречены многочисленные представители обоих видов, очень редки (Азербайджан, Мангышлак), причем *P.curta* достигают здесь больших размеров, чем в тех районах, где они преобладали. Вероятно, вид *P.abichi* был лучше приспособлен к условиям открытых районов раннемэотического бассейна и при некотором понижении солености уступал место более эвригалинным *P.curta*, которые, хотя и получали в этих условиях массовое развитие, но имели здесь меньшие размеры, чем в водах с более высокой соленостью. То же можно сказать и о ряде других видов. Так, *Bittium acutum* и *B.reticulatum* массовыми являются в разных сообществах и никогда не дают скоплений в одних и тех же местах. Не бывают, за редким исключением, одновременно массовыми *Cerithium striatulum* и *C.comperei*. Разные подвиды *C.comperei* также тяготеют к разным сообществам. Так, *C.comperei comperei* бывает массовым в разновидности сообщества *Loripes* – *Bittium reticulatum*, где перестает быть массовым *Paphia curta* (Восточное Закавказье), а *C.comperei maeoticum* является характерной, а иногда и руководящей формой в сообществе коры мшанковых биогермов.

На песчаных, илисто-песчаных и ракушечно-детритовых с примесью песка грунтах обычно развивалось сообщество *Ervilia* – *Bittium reticulatum*, для которого характерными были *Abra tellinoides*, *Mytilaster incrassatus*, *Cerastoderma arcella mithridatis*, иногда *Rissoa subinflata* (рис. 22). *Ervilia*, *Abra* и *Cerastoderma* относятся к эндобионтным формам, *Bittium reticulatum* и риссои – к эпибионтным, в основном связанным с водной растительностью.

По отношению к солености руководящая форма сообщества *Ervilia pusilla* была эвригалинна. Поэтому сообщество существовало и в конце раннего мэотиса на характерных для него грунтах, но роль другого руководящего вида – *Bittium reticulatum* – в это время значительно уменьшилась. В состав такого обедненного сообщества входили *Congeria panticapaea* и *Hydrobia ossovinarum*.

На илистых грунтах, реже песчано-илистых, либо в более глубоких, либо в защищенных мелководных участках моря господствовало сообщество *Abra-Hydrobia ventrosa*. *Abra* - эндобионтный, а *Hydrobia ventrosa* - эпибионтный детритофаги. В таком сочетании представители этих родов бывают массовыми и в современных биоценозах Азовского моря (Воробьев, 1949), в биоценозе зарослей *Zostera nana* в Каркинитском заливе (Арнольди, 1949) и др. Оба эти моллюска характерны для трофической зоны детритофагов, собирающих грунт с поверхности дна (Кузнецов, 1970а).

На илах с примесью песчаного материала характерными были *Cerastoderma arcella mithridatis*, а из гастропод - сглаженные формы *Pirenella disjuncta disjunctoides* - и иногда на более песчаных грунтах *Cerithium comperei melanieforme* (Восточное Предкавказье). По-видимому, они были приурочены к наиболее мелководным участкам, так как иногда сопровождаются скоплениями харовых водорослей и других растительных остатков.

К концу раннего мезотиса, когда многие менее эвригалинные виды начали исчезать, представители *Abra tellinoides* распространились на песчаные и известковистые с большой примесью детрита грунты, так что сообщество *Abra* в это время было очень широко распространено. На чисто известковистых илах *Abra tellinoides* и *Hydrobia ventrosa* встречались редко. Особенно хорошо это заметно в районе Борисфенского залива, где они не получили широкого распространения, несмотря на относительно пониженную соленость этого участка мезотического моря.

В раннемезотическом бассейне отмечены также два сообщества, связанные с фацией твердого дна: сообщество коры мшанковых биогермов и устричное сообщество. Первое из них приурочено к коре выветривания, образовавшейся на мшанковых биогермах. Господствующими в этом сообществе были *Mytilaster incrassatus*, *Mohrensternia nasyrica*, *Alvania pseudalvania*, реже *Gibbula maeotica*, *Cerithium comperei maeoticum* и *Sphenia antina*. Основываясь на массовых формах, его можно определить как сообщество *Mytilaster incrassatus* - *Mohrensternia nasyrica* - *Alvania pseudalvania*. *Sphenia* и *Mytilaster*, реже *Modiolus maeoticus*, а также *Paphia abichi*, встреченные в этом сообществе, селились в трещинах и пустотах коры. Первые три из них прикреплялись биссусом либо к поверхности биогерма, либо к водорослям, произрастававшим здесь же. О том, что здесь была водная растительность, можно судить по массовому развитию риссоид *M.nasyrica* и *A.pseudalvania*, а также *Cerithium*, который тоже предпочитает водорослевые заросли. *Gibbula maeotica* могли селиться на твердой поверхности биогермов, хорошо прогреваемой солнцем. В рыхлом веществе, получившемся при разрушении коры или, скорее всего, намытом в ее углубления, жили *Dosinia maeotica*, *Cerastoderma arcella mithridatis*, реже *Abra*. Эти виды двустворчатых моллюсков, кроме *Abra*, относятся к фильтраторам. Гастроподы, как риссоиды, так и *Gibbula*, скорее всего, питались диатомовым обростом (Гаевская, 1954, 1958). На рыхлом грунте, заполнявшем углубления на поверхности биогермов, жили также *Hydrobia*. По-видимому, на месте развития этого сообщества были благоприятные условия и для жизни других организмов, кроме моллюсков, например полихет. Косвенно на это указывает значительное количество представителей *Odostomia insculpta* и реже *O.pallida*, паразитических гастропод, ареал обитания которых часто связан с развитием эпифауны - мшанок, губок и особенно полихет. Глубины, на которых развивалось это сообщество, были, по-видимому, очень незначительные или по крайней мере часть биогермов либо слабо прикрывалась водой, либо вовсе выдавалась над ее поверхностью, так как в этом сообществе встречались, а иногда и в заметных количествах, литорины - представители литорали.

Устричное сообщество относится к наиболее редко встречающимся. Кроме *Ostrea edulis maeotica*, в нем отмечены *Mytilaster incrassatus*, *Modiolus maeoticus*, *Paphia abichi*, т.е. те виды, которые или прикрепляются биссусом, или живут в углублениях твердого субстрата (*Paphia*). Из гастропод к этому сообществу приурочены *Bittium acutum*, которые иногда встречались здесь в значительных количествах.

Отдельные сообщества раннемэотического бассейна могли иметь широкое распространение или же были ограничены небольшими участками, что зависело от размещения типов грунта, динамики вод и т.д.

В местах, характерных фациальной пестротой (Западное Предкавказье), фаунистические комплексы обычно быстро сменялись как в пространстве, так и во времени и менее резко отличались друг от друга, чем в областях более устойчивого осадконакопления.

В районах Восточного Предкавказья, Румынии и Болгарии, кроме морских сообществ, отмечалось и солоноватоводное сообщество *Congeria panticapaea*. По-видимому, в этих мелководных прибрежных районах временами имело место сильное опреснение в связи с большим притоком речных вод, что вызывало отступление морских видов и развитие солоноватоводных конгерий, живших в эстуариях и дельтах.

Л.Ш. Давиташвили (1937) и Ц.И. Бадзошвили (1964, 1973) подчеркивали, что для мэотического бассейна вообще и в частности для раннемэотического была характерной ограниченность ареалов ряда мэотических видов и что эта ограниченность являлась следствием неблагоприятных для моллюсков условий существования в этом бассейне.

Ограниченность ареала несомненно говорит об отсутствии условий для массового развития вида, но наличие видов с узким распространением имело и имеет место в любом бассейне. При миграции, как правило, не все из вошедших форм расселялись широко. При этом чем разнообразнее фаунистический состав, тем меньше процент видов, относящихся к массовым формам, которые являются руководящими для каких-либо сообществ. В Черноморском бассейне из 42 видов двустворчатых моллюсков массовое развитие имеют 23 (около 55%), в карангатском - из 57 видов только 15 (26%). В раннемэотическом бассейне из 17 видов двустворчатых моллюсков руководящими для отдельных палеоценозов были 10 (около 60%). Из 62 видов гастропод, живших в карангатском бассейне, массовыми были семь, часто встречающимися - восемь, а редкими - 47 видов, т.е. процент массовых видов совсем невелик - 11,3. Для Черноморского бассейна эта цифра составляет 17%, а для раннемэотического - 34%.

Если сравнить относительное число видов двустворчатых моллюсков, встречающихся в виде единичных экземпляров, то для раннемэотического и Азовского морей получится одна и та же картина (21% и 19% соответственно); для Черного моря процент таких видов несколько меньше (12).

Таким образом, считать "мозаичность" ареалов чем-то характерным лишь для мэотических моллюсков нет никаких оснований.

Трофические зоны по двустворчатым моллюскам в раннем мэотисе распространялись сходно с тем, как это имеет место в современных морских внутриконтинентальных водоемах (Нейман, 1962, 1963; Кузнецов, 1964, 1965, 1970а, б, 1974, 1975; Салин, 1972): в прибрежной области располагалась зона фильтраторов (*Mytilaster*, *Paphia*, *Dosinia*, *Cerastoderma*, *Loripes*), а в более глубоких частях - зона собирающих детритофагов (*Abra*, *Hydrobia*). Такое расположение трофических зон связано с определенным влиянием динамики водных масс. Фильтраторы всегда приурочены к участкам повышенной гидродинамической активности, где отмечается богатство пищи во взвешенном состоянии. Поэтому сообществом фильтраторов обычно бывает занята прибрежная часть морей, где особенно сказывается волноприбойное движение водных масс. Собирающие детритофаги приурочены к более спокойным местам, где ослабляется транспортирующая сила течений и детрит оседает на дно, обогащая осадок пищей.

Среди раннемэотических гастропод по способу питания отмечались представители фитофагов (*Rissoidea*, *Bittium*, *Gibbula*), детритофагов (*Hydrobia*), падалеядов (*Nassarius*) и паразитов (*Pyramidellidae*). Встречались даже, правда исключительно редко, хищники (*Polinices*).

К концу раннемэотического времени происходило постепенное обеднение морской фауны и появление солоноватоводных форм (рис. 15, 16, 18, 21, 22), что было вызвано прогрессирующим опреснением мэотического бассейна. В

конце раннего мэотиса господствующими формами донных сообществ среди двустворок были наиболее эвригалинные из морских видов: *Abra tellinoides*, *Ervilia pusilla minuta*, *Cerastoderma arcella mithridatis*, которых в начале позднего мэотиса полностью заменили конгерии. Из гастропод более заметную роль играла *Hydrobia ossovinarum*.

Для позднемэотического бассейна было характерно преобладание солоноватоводных форм в сравнении с морскими. Особенно наглядно это видно по процентному соотношению солоноватоводных и морских родов (54 и 46) и особенно видов (80 и 20) брюхоногих моллюсков (табл. 66). По двустворчатым моллюскам эти цифры (43% солоноватоводных и 57% морских родов и по 50% тех и других видов; табл. 66) не отражают истинного положения фактического преобладания той или другой группы: из восьми видов массовое распространение имели только солоноватоводные формы (два вида *Congeria*). Что касается морских видов, то представители *Abra* встречаются в значительно меньшем числе, *Maetra* отмечены в большом количестве только в двух участках водоема, *Ervilia* – редкая форма, а *Cerastoderma* встречены в виде единичных экземпляров только в одном месте. Поэтому по соотношению общего числа видов и родов морских и солоноватоводных двустворчатых моллюсков позднемэотический бассейн кажется менее опресненным, чем является в действительности, что отчетливо видно по данным, полученным для гастропод.

Все виды морского происхождения относятся к эвригалинным морским семействам (*Scrobulariidae*, *Maetridae*, *Mesodesmatidae*, *Cardiidae*, *Rissoidea*, *Bititiidae*, *Littorinidae*, *Nassariidae*). Что касается процентного отношения числа морских родов позднемэотического водоема к числу родов Средиземноморского среднемиоценового бассейна, то для двустворчатых моллюсков оно составляет всего 5% (табл. 67), причем все эти роды (*Ervilia*, *Cerastoderma*, *Abra*, *Maetra*), кроме последнего, были представлены очень небольшим числом экземпляров. Для гастропод это отношение еще меньше – 2,2% (табл. 68).

Для характеристики фауны позднемэотического бассейна следует добавить, что отношение числа солоноватоводных видов к общему числу солоноватоводных родов позднего мэотиса для двустворчатых моллюсков составляет 1,3, для гастропод – 3,4, что может указывать на усиление процессов видообразования среди гастропод, скорее всего, связанное с полной изоляцией позднемэотического бассейна.

Таким образом, позднемэотический бассейн должен быть отнесен к солоноватоводным водоемам, как на это указали Б.П. Жижченко (1963) и Л.А. Невеская (1971). Большую часть времени своего существования он был замкнутым, но по крайней мере однажды имел непродолжительное сообщение с соседним бассейном морского типа, и тогда в позднемэотический бассейн проникли морские элементы, правда, очень ограниченно (*Maetra superstes*, *Cerastoderma galidzense*, *Sphaeronassa mutabilis andrussovi* и *Mohrensternia gupii*).

Возможная соленость позднемэотического бассейна, по С. Жийе (Gillet, 1961), Е. Коюмджиевой (1961) и Ж. Панэ (Paně, 1963), была около 10‰ в начале и около 5‰ в конце его существования; эти цифры основаны на каспийском характере фауны и почти полном отсутствии морских, даже весьма эвригалинных форм в конце мэотиса.

Что касается определения абсолютной величины солености, то для раннемэотического бассейна, который имел сообщение с открытыми водами, хотя и весьма затрудненное, такое определение вполне возможно. Это подчеркивает А. Ремане (Remane, 1959), указывая, что влияние различного ионного состава опресненных вод резко выражается только в замкнутых водоемах, а для сообщающихся с морем этот фактор не имеет большого значения.

Для позднемэотического водоема, наоборот, ионный фактор был очень важен. Исчезновение даже наиболее эвригалинных морских элементов (кроме *Abra tellinoides*) в позднем мэотисе указывает, что соленость была ниже 8–10‰, но не ниже 5‰, иначе морская форма *Abra* тоже не смогла бы существовать. Примерно так же определяет соленость позднемэотического водоема по остракодам Ю.Б. Льюлев (не выше 7–9‰).

Начало позднего мэотиса характеризуется массовым развитием *Congeria panticaeae*, *Caspiohydrobia tamanensis* и *Hydrobia ossovinarum* на всех типах грунтов: на песчаных, песчано-ракушечных, детрито-ракушечных и ракушечных, вероятно, на небольших глубинах. *Congeria panticaeae* образовывала банки, подобно современным *Dreissena polymorpha* (Pall.). В сообществе *C. panticaeae* – *Caspiohydrobia tamanensis* – *Hydrobia ossovinarum*, кроме руководящих видов, встречались часто *Abra tellinoides*, *Theodoxus stefanescui*, *Hydrobia striatocarinata*, *Turricaspia carinata*, *T. brusinai* и *Pseudamnicola* (*Barassia*) *marginataeformis*, а другие формы (*Cerastoderma arcella mithridatis*, *Ervilia*, *Hydrobia panticaeae*, *Caspiohydrobia starobogatovi*, *Littorina* и др.) были очень редки.

Конец позднего мэотиса характеризуется сменой сообщества *Congeria panticaeae* – *Caspiohydrobia tamanensis* – *Hydrobia ossovinarum* сообществом *C. amygdaloides navicula* – *Theodoxus stefanescui* – *Pseudamnicola* (*Staja*) *pseudovariabilis* – *Turricaspia sinzowi*. Последовательность смены видов *Congeria* прослеживается от Румынии до Западного Предкавказья и Закавказья, а точнее, как правило, либо очень слабо представлен верхний подгоризонт с *C. amygdaloides* (Закавказье и Восточное Предкавказье; рис. 20, 21), либо отсутствует подгоризонт с *C. panticaeae* (Закаспий; рис. 22).

Сообщество *Congeria amygdaloides navicula* – *Theodoxus stefanescui* – *Pseudamnicola* (*Staja*) *pseudovariabilis* – *Turricaspia sinzowi* было широко распространено на различных грунтах: детрито-ракушечных, песчаных, илесто-песчаных и илесто-ракушечных. Характерными для этого бассейна были *Pseudamnicola* (*Staja*) *striata*, *Caspiohydrobia starobogatovi* и *Theodoxus politus andrussovi*. В этом же сообществе встречены единичные *Pseudamnicola* (*Barassia*) *kerchensis*, *Ps.* (*B.*) *purpurina*, *Maetidid bucculenta* и др. В двух районах (Керченский полуостров и Западная Грузия) в этом сообществе отмечены довольно многочисленные представители *Macra superstes* и *Sphaeronassa mutabilis andrussovi*.

Глубины, на которых могло существовать это сообщество, по-видимому, были различными. Подобно современным *Dreissena rostriformis*, живущим до глубины 200–250 м, *Congeria amygdaloides* тоже, быть может, существовала не только на мелководье, но и на значительных глубинах. Возможно, на относительно большой глубине могли существовать и *Turricaspia sinzowi*. Однако *Theodoxus stefanescui* и *Th. politus andrussovi* вряд ли спускались ниже 50–60 м. В Каспии представители этого рода приурочены в основном к глубинам до 15 м (Гримм, 1876). Это сообщество по сочетанию в нем *Congeria* и *Theodoxus* несколько напоминает современный биоценоз обрастаний, где руководящей формой является *Dreissena polymorpha*, а характерной – *Theodoxus* (Мордухай-Болтовской, 1960).

Слагавшие сообщества позднемэотического времени двустворчатые моллюски все были эпibiонтными фильтраторами. Единственный детритофаг (*Abra tellinoides*) присутствовал в этих сообществах в виде случайной формы. Распределение трофических зон по двустворчатым моллюскам было таким же своеобразным, как в четвертичном Каспии, т.е. в бассейне была развита лишь зона фильтраторов, а зона детритофагов отсутствовала (Невесская, 1971).

Гастроподы так же, как и двустворчатые моллюски, являлись представителями эпифауны и по способу питания были менее разнообразны, чем раннемэотические виды. *Theodoxus* мог жить на водорослях, камнях и другом твердом грунте. По-видимому, как и каспийский *Th. pallasi*, мэотические представители были растительноядными формами (Романова, 1963). *Hydrobia*, *Caspiohydrobia* и *Turricaspia*, по-видимому, питались детритом.

ПОНТИЧЕСКИЙ БАСЕЙН

Физико-химические условия понтического бассейна впервые были рассмотрены Н.И. Андрусовым (1917), а затем Л.Ш. Давиташвили (1937), В.П. Колесниковым (1940а) и А.Г. Эберзиным (1949, 1959б, 1967). Это было, по определению Андрусова (1963, стр. 317), "огромное внутреннее слабосолено-

Таблица 69

Число родов и видов двустворчатых моллюсков в раннепонтическом бассейне

общее число видов	морские виды	солонатово- водные виды	общее число родов	морские роды	солонатоводные роды
14	2	12	10	2	8

ватое озеро-море, не бывшее в соединении с океаном⁷. Изоляция моря шла одновременно с развитием широкой трансгрессии за счет поступающих с суши пресных вод, что вызывало дальнейшее, по сравнению с поздним мэотисом, понижение солености и вымирание большинства позднемэотических видов (Колесников, 1940а).

Из двустворчатых моллюсков оставалась и занимала господствующее положение *Congeria amygdaloides* (подвид *novorossica*); *Abra tellinoides* имела значительно меньшее распространение (Эберзин, 1967). Из гастропод перешли из позднемэотического бассейна представители родов *Theodoxus*, *Caspiohydrobia*, *Pseudamnicola*, *Turricaspia* и некоторых других.

Соединение с соседними солонатоводными бассейнами (см. главу III) привело к миграции в раннепонтический Понто-Каспийский бассейн ряда видов моллюсков, которые попали в водоем, где большинство экологических ниш было свободно, что дало возможность пришельцам широко расселиться и привело к их пышному расцвету (Эберзин, 1967).

В раннепонтической фауне явно преобладают представители солонатоводных родов и видов (табл. 69).

Отношение числа морских родов раннего понта к числу родов плиоценового Средиземноморского бассейна дает величину всего около 2%, т.е. такую же, как современное Каспийское море. При этом из видов морского происхождения только *Chione (Parvivenus) widhalmi* имеет местами значительное распространение, а второй вид — *Abra tellinoides* встречается достаточно редко.

Таким образом, солонатоводный характер раннепонтической фауны двустворчатых моллюсков не вызывает сомнения. Для гастропод таких подсчетов произвести нельзя из-за их значительно более слабой изученности, но, по-видимому, среди раннепонтических видов вообще отсутствуют представители морских родов, так как так называемые понтические *Hydrobia*, скорее всего, относятся к другим неморским родам (*Caspiohydrobia* и т.д.).

Солонатоводный раннепонтический бассейн был практически изолирован от открытых морских бассейнов, хотя присутствие в большом количестве *Chione (Parvivenus)* говорит о наличии какого-то кратковременного этапа очень ограниченного соединения с бассейном, в котором существовали представители моллюсков морского типа.

Существование раннепонтического водоема было недостаточно долговременным для появления новых видов: отношение числа видов к числу родов для двустворчатых моллюсков составляет 1,4.

Соленость раннепонтического бассейна, по Ж. Панэ (Pané, 1963), была 5–10‰ в начале и до 0,5‰ в конце этого периода, но об относительно очень большой условности определения абсолютной солености солонатоводных бассейнов уже говорилось в разделе о солености позднемэотического бассейна. Присутствие *Chione (Parvivenus)* и *Abra* свидетельствует лишь о том, что во время их существования соленость не могла быть ниже 5‰ — нижней границы для эвригалинных морских элементов.

Донные сообщества были сложены немногочисленными видами. Более или менее явно выделяется два типа сообществ: 1) мелководные, которые

были развиты на ракушечных, илисто-ракушечных, реже – песчаных и илисто-песчаных грунтах; здесь преобладали *Prosodacna (Prosodacna) littoralis*, *Pseudocatillus pseudocatillus*, *Chione (Parvivenus) widhalmi*, *Dreissena simplex*, *D. tenuissima* и некоторые другие и 2) более глубоководные, хотя и достаточно относительно мелководные, развитые на илистых грунтах, с преобладанием *Paradacna abichi*, *Congeria digitifera*, представителей рода *Valenciennius* и немногих других видов.

Сообщества раннепонтического времени были сложены исключительно эпибионтными фильтраторами. Единственный детритофаг (*Abra tellinoides*) присутствовал в этих сообществах в виде редкой формы.

Распределение трофических зон было таким же, как в позднеэоценовом бассейне и четвертичном Каспии: отсутствовала зона детритофагов и развита была только зона фильтраторов.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМО- И ВИДООБРАЗОВАНИЕ У САРМАТСКИХ И МЭОТИЧЕСКИХ МОЛЛЮСКОВ

Изменчивость моллюсков и связанный с ней формообразовательный процесс в условиях полузамкнутых (раннемэотического) и замкнутых (сарматского и позднемэотического) бассейнов проявились очень ярко.

Уже Н.И. Андрусов (1891, 1918), рассматривая историю развития фауны Эвксино-Каспия в неогеновую эпоху, показал наличие закономерных изменений, происходивших при неоднократной смене бассейнов различного характера.

При замыкании и постепенном опреснении исчезали морские полигалинные формы, а пережившие эвригалинные обычно становились сильно изменчивыми и давали начало многочисленным новым видам и даже родам. При этом многие эвригалинные морские виды, претерпев ряд более или менее продолжительных изменений, не выдерживали дальнейшего опреснения и вымирали. Те же вопросы рассматривали Л.Ш. Давиташвили (1937, 1970) и В.П. Колесников (1939, 1940а, 1949а).

Использование данных современной биологии дает возможность более детально исследовать процессы, происходившие при таком изменении условий. С изменением условий (например, температурного режима бассейна или его солености в результате изоляции или, наоборот, при восстановлении связи с более или менее нормально соленым морем и т.д.) в любом водоеме нарушается установившееся биоценотическое равновесие, что приводит к большей или меньшей перестройке связей между населяющими его организмами, с одной стороны, и между организмом и средой – с другой. Реакция организма на изменившиеся условия среды может выразиться в изменении пределов и характера его изменчивости, а в крайних вариантах приведет либо к полной гибели, либо к значительным физиологическим и морфологическим преобразованиям (Карпевич, 1960), которые будут характеризовать уже качественно новый вид, иногда относящийся к другому роду или таксону более высокого ранга.

Те виды, которые не могут переносить сколько-нибудь значительные изменения условий существования, представляют группу стенобионтных форм и не могут играть никакой роли в развитии фауны в бассейнах с изменяющимися условиями среды.

Однако и эврибионтные виды не обладают одинаковой способностью к видообразованию. В связи с этим Р.Л. Мерклиным были выделены две группы эврибионтов: 1) консервативные эврибионты – “крайне эврибионтные формы, долго сопротивляющиеся меняющейся среде существования, но при этом мало изменяющиеся и обычно не дающие или почти не дающие новых видов”, и 2) прогрессивные эврибионты – “формы, попадая в новые условия, способны быстро и радикально изменяться и за тот или иной промежуток времени могут дать начало иногда целой грозди новых форм – видов и подвидов, приспособляющихся к самым различным фациям” . . . (1966, стр. 186).

Развивая свою мысль относительно прогрессивных эврибионтов, автор указывал, что “в некоторых случаях это просто один вид, но амплитуда его изменчивости настолько велика, что крайние формы даже в пределах одной популяции сильно расходятся, – настолько, что нередко дают основание исследователям, придерживающимся так называемого морфотипического метода, описы-

вать разнообразные морфотипы одного эврибионтного и очень изменчивого вида как новые виды" (там же, стр. 186).

Отсюда интенсивность процесса видообразования в значительной степени зависела от наличия в составе исходной фауны прогрессивных эврибионтов, а также от длительности времени, в течение которого шла адаптация фаун к новым условиям.

Исследованные сарматский и мэотический бассейны представляют очень большой интерес в отношении изучения реакции различных видов на изменявшиеся абиотические и биотические факторы и условий развития и становления фаун полузамкнутых и замкнутых водоемов.

САРМАТСКИЙ БАСЕЙН

Самые первые исследователи фауны сарматского яруса сразу же обратили внимание на повышенную изменчивость слагающих ее видов по сравнению с изменчивостью видов из нормально морских бассейнов. Так, Н.П. Барбот-де-Марни (1867) отметил, что у *Maetra podolica* и "*Tapes*" *gregaria* наблюдается такая изменчивость формы створок, которая обычно служит показателем несоответствующих условий жизни. О сильной изменчивости и формообразовании у сарматских моллюсков писал А. Биттнер (Bittner, 1883), а Н.И. Андрусов (1891) отметил, что в сарматском бассейне, как и в других солоноватых водоемах, были благоприятные условия для возникновения новых разновидностей и видов. На повышенную изменчивость сарматских моллюсков указывали многие авторы (Колесников, 1949а; Белокрыс, 1963б; Давиташвили, 1965; Кочумджиева, 1970а и др.).

Особенности характера изменчивости и развития фауны двустворчатых моллюсков могут служить яркой иллюстрацией положений, разработанных Андрусовым (1918) и Мерклиным (1966).

Настоящих стенобионтных форм в сарматской фауне не было; они сразу вымерли при наступлении сарматского века¹. Единственный полигалинный моллюск *Gari labordei* был представлен в сармате эндемичным подвидом *G. labordei sarmatica*, приспособившимся к жизни в воде пониженной солености.

Сарматские двустворчатые моллюски были представлены почти исключительно эврибионтными видами, предковые формы которых обитали в среднемиоценовых бассейнах².

По размаху изменчивости среди эврибионтных двустворок можно выделить виды, сравнительно мало изменчивые как во времени, так и в пространстве. Таковы виды *Loripes* и *Abra*, у которых изменчивость формы раковины была приблизительно такой же, как у представителей тех же родов в Черном море (табл. 70). Обычно у этих форм можно наблюдать только индивидуальную изменчивость. Ясно выраженная экологическая изменчивость отмечалась лишь у *Abra reflexa* и была связана с обитанием на разных грунтах и глубинах. В основном она выражалась в том, что у популяций, обитавших на песчаных грунтах мелководий (например, Галицийский залив), раковины были сравнительно толстостенные, у форм из популяций, живших на илистых грунтах сравнительно глубоководных участков (Терский залив), раковины становились очень тонкостенными, нередко даже прозрачными.

К мало изменчивым формам можно отнести еще *Gari labordei*, *Gastrana fragilis*, *Solen subfragilis* и *Brachidontes marginatus*. В сармате только *G. fragilis fragilis* дала начало новому подвиду *G. fragilis sarmatica*. Сравнительно со сред-

¹Е. Кочумджиева (1970а) из сарматских морских двустворчатых моллюсков к стенобионтным формам отнесла *Loripes dentatus*, к консервативным эврибионтам — *Solen subfragilis*, к прогрессивным эврибионтам, где ею намечено несколько градаций, — всех остальных.

²Из рассмотрения исключен *Formosulus lucidus*, систематическое положение и происхождение которого неясны.

Таблица 70

Коэффициенты вариации различных признаков для видов одних и тех же морских родов (в %) [черноморские (1), мэотические (2), раннесарматские (3), среднесарматские (4) и позднесарматские (5) двустворчатые моллюски]

Вид	вс/д	вып/вс	дпч/д
1	2	3	4
<i>Loripes lacteus</i> (1)	3,7	9,2	8,0
<i>L.pseudoniveus</i> (2)	3,1	7,0	15,4
<i>L.dujardini</i> (3)	3,3	8,2	10,6
<i>L.dentatus niveus</i> (3)	5,2	5,7	11,6
<i>Abra alba</i> (1)	4,9	8,1	7,0
<i>A.ovata</i> (1)	3,6	10,0	11,2
<i>A.tellinoides</i> (2)	4,3	13,2	17,2
<i>A.reflexa</i> (3)	3,8	6,5	6,6
<i>Ostrea edulis taurica</i> (1)	8,3	16,5	
<i>O.edulis maeotica</i> (2)	14,3	13,2	
<i>Crassostrea gryphoides sarmatica</i> (3)	17,4		
	(правая створка)		
	30,7		
	(левая створка)		
<i>Mytilaster lineatus</i> (1)	9,4	12,9	
<i>M.incrassatus</i> (2)	8,2	13,8	
<i>M.incrassatus incrassatus</i> (3,4)	9,6	20,9	
<i>Musculus sarmaticus</i> (3,4)	8,9	13,8	
<i>Donax trunculus</i> (1)	5,1	8,2	4,0
<i>D.venustus</i> (1)	3,9	8,2	5,3
<i>D.dentiger</i> (3,4)	5,2	8,5	4,5
<i>D.priscus</i> (3,4)	3,1	5,1	3,4
<i>D.planus</i> (4)	5,6	15,8	7,1
<i>D.nevesskajae</i> (4)	4,0	10,6	6,2
<i>Paphia discrepans</i> (1)	4,8	6,8	14,0
<i>P.rugata</i> (1)	5,1	6,9	15,2
<i>P.abichi</i> (2)	7,1	9,1	19,2
<i>P.curta</i> (2)	6,2	8,5	13,8
<i>P.vitaliana</i> (3,4)	8,2	6,4	11,1
<i>P.tricuspia</i> (3,4)	6,2	8,9	14,9
<i>P.ponderosa</i> (4)	6,0	7,7	17,5
<i>P.naviculata</i> (4)	7,7	7,7	8,4
<i>P.crenelata</i> (4)	4,2	6,7	12,1
<i>Dosinia lupinus</i> (1)	3,7	4,0	17,2
<i>D.maeotica</i> (2)	4,3	10,6	11,5
<i>Maetra (Eomactra) corallina</i> (1)	3,3	4,4	5,7
<i>M.superstes</i> (2)	4,2	7,1	9,6
<i>M. (Sarmatimactra) eichwaldi</i> (3)	5,0	7,2	7,8
<i>M.(S.) podolica</i> (4)	6,6	6,9	10,3
<i>M.(S.) vitaliana</i> (4)	5,5	7,1	8,5
<i>M.(S.) fabreana</i> (4)	4,7	6,3	6,2
<i>M.(S.) bulgarica</i> (5)	8,0	8,3	11,1
<i>M.(S.) avida</i> (5)	5,2	5,9	11,0
<i>M.(S.) caspia</i> (5)	7,1	10,0	11,6
<i>Cerastoderma (Cerastoderma) edule</i> (1)	4,3	6,3	6,8
<i>C.(C.) arcella mithridatis</i> (2)	6,4	9,4	10,5
<i>C.(Plicatiforma) praeplicatum</i> (3)	7,0	11,0	8,1

Таблица 70 (окончание)

1	2	3	4
<i>C. (P.) plicatum</i> (4)	7,3	8,0	16,0
<i>C. (P.) fittoni</i> (4)	5,2	10,3	7,9
<i>C. (Obsoletiforma) obsoletum</i> (3,4)	6,5	8,9	9,4
<i>C. (O.) naliukini</i> (4)	7,1	8,2	8,7
<i>C. (O.) beamonti</i> (4)	7,3	8,2	7,4
<i>C. (O.) obliquoobsoletum</i> (4)	5,3	6,7	6,4
<i>C. (O.) loweni</i> (4)	4,9	8,1	10,5
<i>C. (O.) praefischerianum</i> (4)	6,1	14,4	9,0
<i>C. (O.) fischerianum</i> (4)	7,2	8,8	6,9
<i>C. (O.) centopleurum</i> (4)	3,8	5,4	3,7
<i>C. (O.) fischeriforme</i> (4)	6,2	10,4	7,0
<i>C. (Planacardium) doengingi</i> (4)	6,3	14,9	17,4
<i>C. (P.) nevenskajae</i> (4)	6,4	14,1	10,4
<i>C. (P.) rarum</i> (4)	3,1	9,0	8,5

немиоценовыми представителями тех же родов абсолютные размеры этих видов уменьшились, за исключением слабо изменившихся *Solen*, а также *Abra*, длина которых увеличилась с 15 до 22 мм (табл. 71). Все перечисленные формы можно отнести к консервативным эврибионтам. Кроме *Abra reflexa*, все они являлись средиземноморскими автохтонами, обитавшими в основном в Паннонской части бассейна (за исключением *Solen subfragilis*), и вымерли практически в раннем сармате. Возможно, некоторое увеличение размеров *A. reflexa* и широкое ее распространение в раннем сармате связаны с тем, что она являлась не средиземноморским автохтоном, а бугловско-конкским. Форма эта в какой-то степени переходная к группе прогрессивных эврибионтов. В целом консервативные эврибионты в общем комплексе сарматской фауны играли очень небольшую роль.

Среди прогрессивных эврибионтов можно выделить подгруппу форм широко изменчивых и подгруппу форм очень сильно изменчивых. Разделение это в достаточной мере условно и можно наметить большое число градаций по разным признакам (Кюмджиева, 1970а), но границы между последними будут еще более условными.

К подгруппе форм широко изменчивых относятся представители родов *Crasostrea*, *Mytilaster*, *Musculus*, *Pholas*, *Ervilia*, *Donax* и *Paphia* (табл. 70).

Среди них особенно большой индивидуальной изменчивостью, а иногда и популяционной характеризовались эпибионтные формы. Так, у *Musculus* и *Mytilaster* в каждой популяции наблюдались раковины от уплощенных до значительно выпуклых, от прямых до заметно изогнутых; различна была у них степень развития зазубренности спинного края и зубчиков под макушкой. Значительна была и популяционная изменчивость. У *Mytilaster incrassatus*, приспособившихся в среднем сармате к жизни на биогермных мшанковых образованиях, раковины стали более вздутыми, чем у форм из популяций, обитавших на илистых и песчаных грунтах, причем коэффициент изменчивости выпуклости здесь увеличился с 10,5 до 13,4. Изоляция популяций органогенных построек способствовала образованию нового подвида *M. incrassatus sinzovi*.

Очень значительна была популяционная изменчивость и у *Musculus sarmaticus*, возможно, происшедшего от *M. naviculus*. Среди представителей *Musculus* в раннем сармате появился подвид *M. sarmaticus maximus*, приспособленный к жизни на илистых грунтах более глубоководных участков и отличавшийся тонкостенностью и более крупными размерами. В среднем сармате отделились подвид *M. sarmaticus gatuevi*, приспособленный к жизни в мшанковых биогермах, и *M. sarmaticus talischensis*, обитавший на илистых грунтах более глубоководных участков

Таблица 71

Максимальные размеры (мм) видов одних и тех же или близких родов двустворчатых моллюсков из среднемиоценовых (N_1^2), сарматских (N_1^{3s}) и маэотических (N_1^{3mt}) отложений

Вид	N_1^2	N_1^{3s}	$N_1^{3s_1s_2}$	$N_1^{3s_2}$	$N_1^{3s_3}$	N_1^{3mt}
<i>Brachidontes marginatus</i>	15	10				
<i>Loripes dujardini</i>	19	13				
<i>L. dentatus niveus</i>	11	7				
<i>L. pseudoniveus</i>						13
<i>Gari labordei labordei</i>	110					
<i>G. labordei sarmatica</i>		65				
<i>Gastrana fragilis fragilis</i>	35	30				
<i>G. fragilis sarmatica</i>		24				
<i>Solen subfragilis</i>	36		38			
<i>Abra alba</i>	15					
<i>A. reflexa</i>		22				
<i>A. tellinoides</i>						16,5
<i>Ostrea digitalina</i>	80					
<i>O. edulis maeotica</i>						46,5
<i>Mytilaster incrassatus</i>	15		30			19,5
<i>Musculus naviculus</i>	5					
<i>M. sarmaticus</i>			35			
<i>Sphenia anatina</i>	26,5					20
<i>Ervilia pusilla</i>	11	26				9
<i>Donax intermedius</i>	20					
<i>D. dentiger</i>			24			
<i>D. priscus</i>			26			
<i>Dosinia lupinus</i>	25					
<i>D. exoleta</i>	35					
<i>D. maeotica</i>						24
<i>Paphia taurica</i>	35					
<i>P. vitaliana</i>			33			
<i>P. tricus pia</i>			37			
<i>P. ponderosa</i>				49		
<i>P. abichi</i>						30
<i>P. curta</i>						23
<i>Mactra (Eomactra) basteroti</i>	30					
<i>M. (Sarmatimactra) eichwaldi</i>		35				
<i>M. (S.) fabreana</i>				68		
<i>M. (S.) caspia</i>					27	
<i>M. (S.) bulgarica</i>					33	
<i>M. (S.) alata</i>					53	
<i>M. (S.) balcica</i>					48	
<i>M. superstes</i>						21
<i>Cerastoderma (Cerastoderma) arcella arcella</i>	27					
<i>C. (C.) arcella mithridatis</i>						19
<i>C. (Plicatiforma) praeplacatum</i>	18	18,5				
<i>C. (P.) plicatum</i>			31			
<i>C. (P.) fittoni</i>				38		
<i>C. (Obsoletiforma) obsoletum ruthenicum</i>	13	16,5				
<i>C. (O.) obsoletum obsoletum</i>			29			
<i>C. (O.) obsoletiforme</i>				37		
<i>C. (O.) beaumonti</i>				47		
<i>C. (O.) laevigatoloweni</i>	23			52		
<i>C. (Planacardium) doengingki</i>				25		

Терского залива. В среднем сармате появились три новых вида, приспособившихся к жизни в области мшанковых биогермов.

Еще более значительной была индивидуальная изменчивость у *Crassostrea gryphoides sarmatica*, форма раковины которой изменялась от округлой до значительно удлинненной.

Большая внутривидовая изменчивость эпибионтных форм обычно была обусловлена прикрепленным образом жизни и образованием колоний, где огромное количество особей тесно примыкало друг к другу.

Изменчивость большинства широко распространенных эндобионтных прогрессивных эврибионтов была меньше, чем эпибионтных, однако она также была более значительна, чем у представителей тех же родов в Черном море.

Среди *Donax* особенно значительна была индивидуальная изменчивость у среднесарматских *D. planus* (табл. V, фиг. 34–36) и *D. neveskajae* (табл. V, фиг. 30–33), а среди *Paphia* – у среднесарматских *P. tricuspia* и *P. ponderosa*. Для них была характерна также популяционная и экологическая изменчивость. Представители *Ervilia*, *Paphia* и *Pholas*, приспособившись к новым условиям в результате адаптивной радиации, проникли также в глубоководные участки бассейна, где образовали новые виды и подвиды. Для области мшанковых биогермов был характерен подвид *Paphia vitaliana mediosarmatica*.

В каждой развивающейся филогенетической ветви этой подгруппы сарматских двустворчатых моллюсков, за исключением *Pholas*, происходило увеличение абсолютных размеров. Меньше всего изменились размеры у *Donax*; в остальных родах размеры увеличились приблизительно в два раза (табл. 71). Увеличение размеров с течением времени происходило обычно довольно постепенно; при этом, наряду с крупными формами, продолжали существовать и более мелкие. В результате адаптивной радиации видов этой подгруппы в течение сарматского времени появились 15 новых видов и 14 подвидов (табл. 72). Представители этой подгруппы играли заметную роль в ранне- и среднесарматских фаунистических комплексах.

К прогрессивным очень сильно изменчивым эврибионтам относятся представители родов *Cerastoderma* и *Mastra*. Их предковыми формами являлись бугловско-конкские автохтоны, обитавшие, за исключением *Cerastoderma (Inaequicos-tata) elegantis*, на мелководьях.

На широко распространенных видах этих двух родов можно наблюдать наиболее ярко выраженные примеры различных форм внутривидовой изменчивости (индивидуальной, популяционной и экологической). Особенно наглядны они у кардиид, разнообразие которых в сармате, по выражению Р.Л. Мерклина (1966), было поистине непостижимо.

Внутривидовая изменчивость сарматских мактрид и кардиид была более высокой, чем у черноморских представителей тех же родов. При этом разница между их коэффициентами вариации по однозначным признакам с таковыми черноморских мактрид и кардиид в общем больше, чем соответствующая разница по коэффициентам вариации у сарматских и черноморских *Paphia* и *Donax* (табл. 70).

Внутривидовая изменчивость у всех видов *Plicatiforma* и *Obsoletiforma* была больше, чем у черноморского *Cerastoderma edule* (табл. I, фиг. 1–54; табл. II, фиг. 1–29; табл. III, фиг. 1–35). Индивидуальная их изменчивость достаточно велика: изменялись удлиненность, выпуклость, неравносторонность и толщина раковины, высота макушки, число ребер на заднем и переднем полях раковины, степень чешуйчатости ребер и т.д. Индивидуальная изменчивость у *C. praepliatum* и *C. plicatum* была особенно значительна на первых этапах их существования. Так, популяции *C. praepliatum praepliatum* из позднеконкского бассейна в Кубанском заливе характеризовались гораздо большей изменчивостью по некоторым признакам, чем раннесарматские популяции. В первом случае, кроме обычных форм с более или менее ясно выраженной неравномерностью развития ребер, отмечались створки с заметно более резко выраженной диспропорцией ребер, хотя таких экземпляров было гораздо меньше обычных и они были связаны с последними переходными формами. Очень разнообразна была

Таблица 72

Число новых таксонов – потомков среднемиоценовых видов¹

Вид	Ранний сармат				Средний сармат				Поздний сармат				Сармат			
	род	подрод	вид	подвид	род	подрод	вид	подвид	род	подрод	вид	подвид	род	подрод	вид	подвид
<i>Brachidontes marginatus</i>																
<i>Loripes dujardini</i>																
<i>L. dentatus niveus</i>				1												1
<i>Gari labordei</i>								1								1
<i>Gastrana fragilis</i>																
<i>Solen subfragilis</i>																
<i>Abra reflexa</i>																
<i>Crassostrea gryphoides</i>				1												1
<i>Mytilaster incrassatus incrassatus</i>								1								1
<i>Musculus naviculus?</i>			1	2			3	3						4	5	
<i>Pholas dujardini</i>			1				3	1						4	1	
<i>Ervilia pusilla dissita</i>				1												1
<i>Donax dentiger dentiger</i>			1	2			2	1						3	3	
<i>Paphia vitaliana vitaliana</i>			2	1			2	1						4	2	
<i>Macra (Eomacra) basteroti konkensis</i>	1	1	4	1			7	1	1		6		2	1	17	2
<i>Cerastoderma (Plicatiforma) praeplicatum</i>																
<i>praeplicatum</i>		1	3	4			5	3					1	8	7	
<i>C. (Obsoletiforma) obsoletum ruthenicum</i>			6	7			28	8						34	15	
<i>C. (Inaequicostata) elegantis</i>			8	5			2	4						10	9	

¹Без учета *Formosulus lucidus*.

у рассматриваемых видов и форма раковины. У *C.plicatum* в начале его существования в более широких пределах изменялись также число ребер, ширина прикилевого ребра переднего поля и последующего межреберного промежутка (табл. I, фиг. 18–21).

У всех видов *Plicatiforma* отмечалась популяционная изменчивость, что можно видеть на примере *C.praeplicatum praeplicatum*. Так, на территории Устюртского залива (впадина Карагие) существовали популяции с преобладанием особей со слабо выраженным разделением ребер на главные и вставочные (табл. I, фиг. 29–31), со сравнительно толстостенной, короткой и выпуклой раковиной (рис. 24). В Кубанском заливе (р. Кужора) отмечены наиболее удлиненные и заметно уплощенные особи со слабо намечающимся зиянием. В Борисфенском заливе (р. Конка) расселились кардииды с еще более уплощенной раковиной, со слабо выраженной макушкой (табл. I, фиг. 33–35). В северной части Галицийского залива (с. Залесцы) встречались более укороченные и выпуклые формы (рис. 25) с более четким разделением ребер на главные и вставочные. Указанная изменчивость не была связана только с различиями в субстрате. На востоке бассейна, в широко открытом Устюртском заливе кардииды были, по-видимому, приспособлены к жизни в относительно подвижной воде, в Кубанском – на илистых грунтах, в Борисфенском – к воде с пониженной соленостью, на севере Галицийского залива они жили, возможно, в водах с пониженной соленостью и с измененным ионным составом. Интересно, что популяции *C.(O.) obsoletum ruthenicum*, входившие в те же сообщества, что и *C.(P.) praeplicatum praeplicatum*, характеризовались гораздо большим однообразием. Отмечаемые иногда до некоторой степени аналогичные изменения у них гораздо менее значительны, например, изменение выпуклости створок у форм, обитавших в Борисфенском заливе на р. Конке (табл. I, фиг. 51, 52).

Широкая популяционная изменчивость была характерна и для *C.(P.) plicatum*. Так, *C.(P.) plicatum plicatum* с заметной большей удлиненностью створок (табл. I, фиг. 8, 9) был обычен для популяций, обитавших на некоторых участках Устюртского (сор Барса–Кельмес) и Кубанского (р. Кужора; рис. 24) заливов; удлиненные формы со значительным смещением макушек к переднему краю (табл. I, фиг. 12) отмечались в популяциях Галицийского залива (с. Каменка). Популяции *C.(P.) plicatum jammense* значительно различались по размеру особей. Так, на севере Галицийского залива их размеры в одних районах (с. Кунча; табл. II, фиг. 16, 17) были такие же, как у *C.(P.) plicatum plicatum*, в других (с. Дерман; табл. II, фиг. 14, 15) – очень большие. Такие же крупные толстостенные формы обитали в Венской части бассейна (окрестности Вены), причем ребра у них были несколько более широкими. Популяционная изменчивость отмечается и у других подвидов *C.(P.) plicatum*. Несколькo меньше она была выражена у *C.(P.) fittoni* (табл. II, фиг. 1–6). Популяции *C.(O.) obsoletum obsoletum*, обычно обитавшие в сообществах вместе с *C.(P.) plicatum* и *C.(P.) fittoni*, были гораздо менее изменчивы (табл. I, фиг. 37–48; табл. II, фиг. 25–29).

Фенотипическая изменчивость кардиид, кроме генетических факторов, по-видимому, в значительной степени определялась ненаследственными модификациями, выражавшими экологическую изменчивость. Так, при переходе от более грубых песчаных грунтов к более тонким песчано-илистым размеры раковин обычно уменьшались, они удлинялись, становились более тонкостенными и неравносторонними, нередко намечалось слабое зияние. Это наблюдалось, например, у *C.praeplicatum praeplicatum* в Кубанском заливе (р. Кужора), у *C.plicatum latisulcum* в Галицийском заливе (с. Рыбница), у *C.plicatum plicatofittoni* в Галицийском заливе (г. Вознесенск), у *C.fittoni fittoni* из Кубанского залива (г. Армавир). Менее ясно выражены подобные экофенотипы у подрода *Obsoletiforma*. В течение сармата среди *Plicatiforma* появились пять подвидов и четыре вида. Кроме того, в конце первой половины раннего сармата от *C.(P.) praeplicatum* отделился вид нового подрода – *C.(Planacardium) doengingki*. Среди *Obsoletiforma* за это же время возникло гораздо большее число новых форм (34 вида и 15 подвидов). Всего среди *Cerastoderma* в сармате появились 31 новый подвид, 52 вида и 1 подрод (табл. 72).

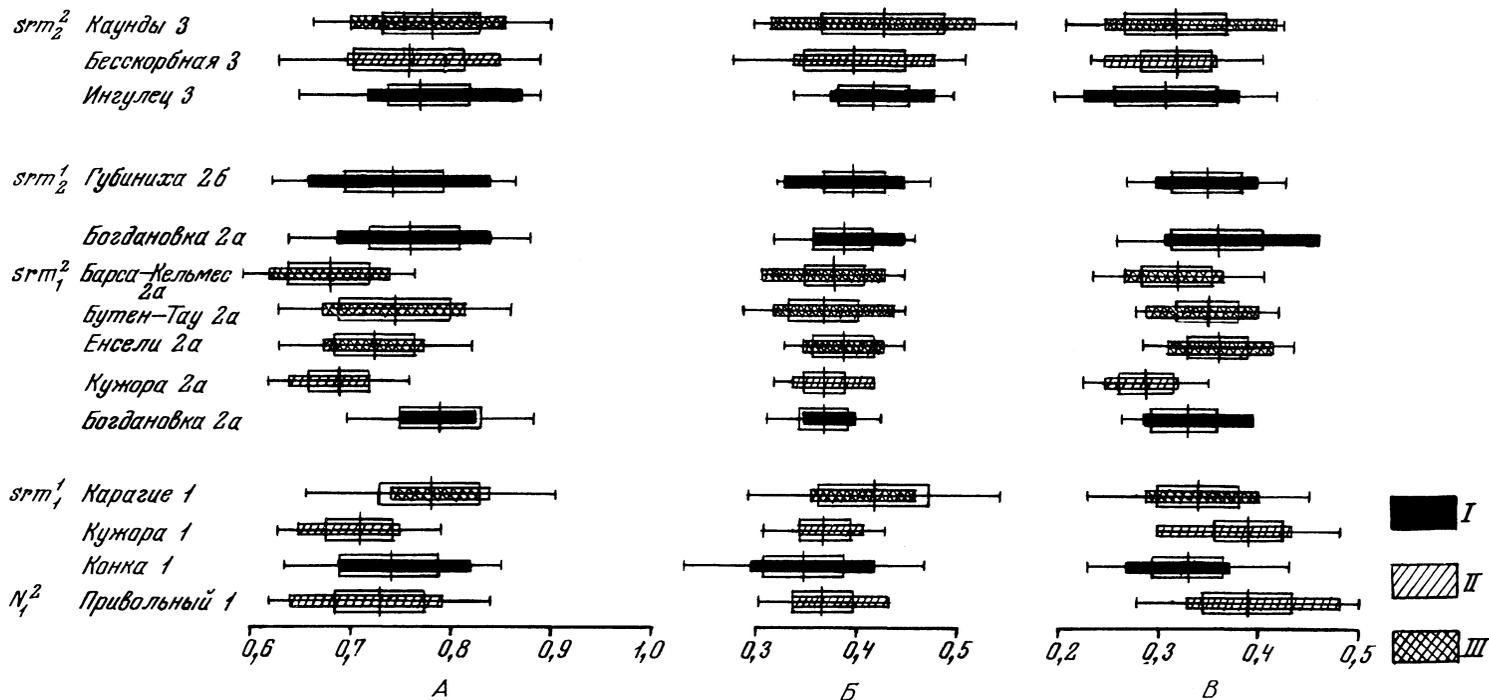


Рис. 24. Изменчивость различных признаков у *Cerastoderma* (Plicatiforma) из восточной части сарматского бассейна

А - удлиненность, Б - выпуклость, В - неравносторонность; I - Борисфенский залив, II - Кубанский залив, III - Устьюртский залив. 1 - *C.praeplicatum praeplicatum*, 2а - *C.plicatum plicatum*, 2б - *C.plicatum latusulcum*, 3 - *C.fittoni fittoni*. Вертикальная линия показывает среднюю величину (М), горизонтальная линия - расстояние, соответствующее трем сигмам (в каждую сторону от средней), заштрихованный или черный прямоугольник - наблюдаемые пределы изменчивости, белый прямоугольник - 1,3 сигмы (в каждую сторону от средней)

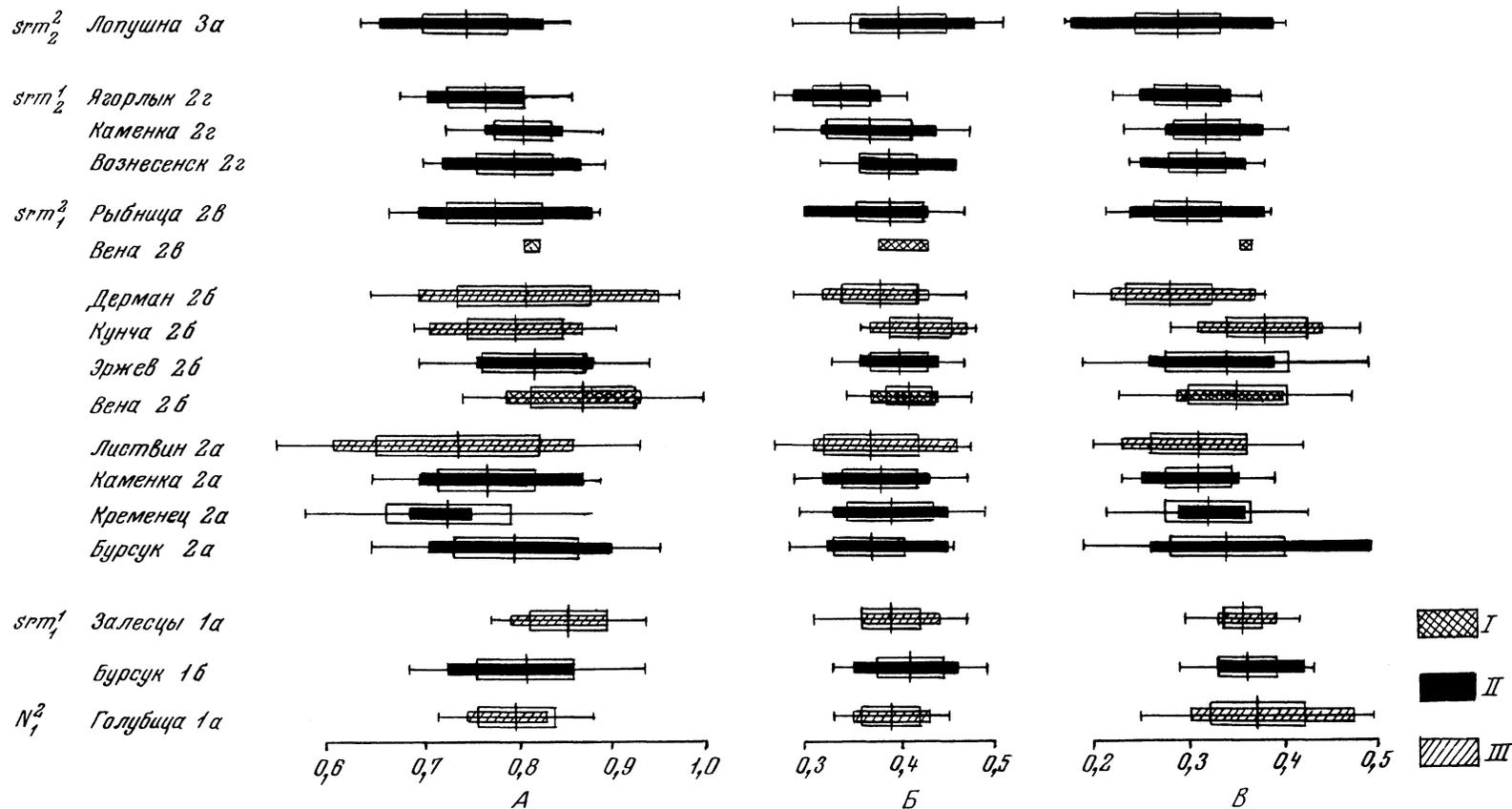


Рис. 25. Изменчивость различных признаков у *Cerastoderma (Plicatiforma)* из западной части сарматского бассейна

I – Паннонская часть бассейна, II – южная часть Галицийского залива, III – северная часть Галицийского залива. 1а – *C.praeplicatum praeplicatum*, 1б – *C.praeplicatum pseudoplicatum*, 2а – *C.plicatum plicatum*, 2б – *C.plicatum jammense*, 2в – *C.plicatum latusulcum*, 2г – *C.plicatum plicatofittoni*, 3 – *C.fittoni fittoni*. Остальные обозначения см. на рис. 24

У сарматских мактрин, принадлежавших к эндемичному подроду *Sarmatimactra*, внутривидовая изменчивость была также достаточно велика. Различные типы изменчивости можно наблюдать, например, у *M.eichwaldi* (табл. VI, фиг. 1–20). Индивидуальная изменчивость выражалась в большей или меньшей удлинненности, уплощенности и неравносторонности створок, в большей или меньшей крутизне закилевого поля и т.д. Отмечалась также экологическая изменчивость: моллюски, обитавшие на илистых грунтах, имели тонкостенную, нередко несколько вытянутую раковину, а обитавшие на песчаных грунтах – более толстостенную, часто несколько укороченную раковину (экофенотипы).

Географическая изменчивость отмечается на примере *Mactra (Sarmatimactra) eichwaldi* из Устьюртского залива. По мере продвижения с востока на запад раковины *M.(S.)eichwaldi* становились более высокими и выпуклыми; форма их изменялась от удлиненной яйцевидно-овальной до треугольно-округлой; киль приобретал большую резкость, а заднее поле большую крутизну. Формы с г. Бутен-Тау были как бы связующими для форм с Мангышлака и сора Барсакельмес (табл. VI, фиг. 12–15).

В пределах выборки *M.(S.)eichwaldi* из нижнесарматских отложений в Понто-Каспийской части бассейна с продвижением с запада на восток можно наблюдать сближение пластинок зуба 2 левой створки и увеличение степени их сращения (Сидорова, 1960а). Популяции из Галицийского залива по этому признаку были ближе к конкским представителям подрода *Eomactra*, а из Устьюртского залива – к другим видам подрода *Sarmatimactra*. Популяции из Борисфенского залива занимали как бы промежуточное положение. В середине раннего сармата в Борисфенском, Устьюртском и других заливах появились более крупные и массивные формы, явившиеся переходными от типового подвида к подвиду *M.(S.)eichwaldi crassa* Sid. (табл. VI, фиг. 16–20). В некоторых районах (Устьюртский залив, впадина Уч-Кую) встречались редкие *M.(S.)eichwaldi eichwaldi* с более или менее хорошо заметными продольными ребрышками до самого замочного края в области закилевого поля. Эти формы по своему строению были близки к предковой форме *M.(Eomactra) basteroti konkensis*. Значительна была внутривидовая изменчивость также у среднесарматских мактр (табл. VII, фиг. 1–17), и нередко еще больше увеличивалась она (табл. X, фиг. 7–21) у позднесарматских (табл. 70).

Так, например, форма раковин у *M.(Sarmatimactra) bulgarica* изменяется от высокой треугольно-округлой до удлиненной треугольно-овальной. Крайние варианты ряда индивидуальной изменчивости одни авторы принимали за варианты или подвиды, а другие рассматривали как самостоятельные виды *M.bulgarica* Toula¹ и *M.crassicolis* Sinz. (табл. XI, фиг. 5–13). Крайние варианты возрастных изменений (табл. X, фиг. 11–14; табл. XI, фиг. 14–18) также принимались либо за варианты, либо за особые виды: юные особи – за *M.nalivkini* Koles., взрослые – за *M.crassicolis* (Сидорова, 1960б). В сармате среди мактрин появились два новых подвида, 17 видов, один подрод и два рода.

Развиваясь во времени, кардииды и мактриды в результате адаптивной радиации интенсивно осваивали новые экологические ниши. Они широко расселились и встречались в массовых количествах как на мелководных, так и на глубоководных участках моря и густо заселили области развития мшанковых биогермов. В течение сармата кардииды и мактриды дали огромное количество новых форм: 33 подвида, 69 видов, два подрода и два рода. В общем комплексе сарматской фауны они играли доминирующую роль, причем в позднем сармате мактриды были практически единственными обитателями из моллюсков.

Со временем абсолютные размеры у мактр и церастодерм в общем значительно увеличились, что особенно хорошо было выражено у среднесарматских неглубоко зарывавшихся мактр (табл. 71). При этом наряду с крупными формами продолжали существовать и сравнительно небольшие.

¹Очень интересно что карангатские *Spisula subtruncata* (материалы Л.А. Невесской) по характеру изменчивости формы раковины удивительно сходны с *Mactra bulgarica* (табл. XI, фиг. 1–4).

В.П. Колесников (1949а) считал, что изучение фауны сарматских моллюсков очень много может дать для понимания сложных вопросов формо- и видообразования. Применяв введенный им метод сингенетических схем, он пришел к ряду интересных выводов, хотя некоторые из них были недостаточно обоснованы фактическим материалом. Колесников особенно подчеркивал исключительно большую роль биотического фактора в развитии органического мира.

Понять закономерности видо- и формообразования лучше всего можно на примере развития прогрессивных сильно изменчивых эврибионтов.

Интересно, что развитие даже близко родственных филогенетических ветвей происходило обычно несколькими различными путями, что имело место у представителей подродов *Plicatiforma* и *Obsoletiforma* рода *Cerastoderma*. У *Plicatiforma* в процессе развития во времени одни признаки, такие, как удлиненность, выпуклость, неравносторонность, оставались в целом более или менее стабильными (рис. 24, 25), а другие, как общее число ребер, число ребер на закилевом поле, ширина межреберных промежутков в прикилевой части переднего поля, претерпевали изменения в общем в определенном направлении (табл. I, фиг. 2, 3, 10-25, 33-36; табл. II, фиг. 7, 8, 10-17, 21, 22). Это можно видеть по соответствующему смещению средних величин данных признаков (рис. 26, 27). В результате у представителей *Plicatiforma* в течение позднего "торгона", раннего и среднего сармата общее число ребер в среднем уменьшилось¹ от 24 до девяти, число ребер на заднем поле - от семи до трех. За это же время произошло увеличение ширины межреберных промежутков в прикилевой части переднего поля². В отдельных случаях отмеченная закономерность могла нарушаться, но в общем она выдерживалась по всей акватории сарматского бассейна. По-видимому, представители *Plicatiforma* находились под преимущественным воздействием движущего типа естественного отбора (Шмальгаузен, 1946, 1961).

Изменение признаков во времени шло постепенно. Поэтому выборки из каждого слоя, что особенно заметно у *Cerastoderma (Plicatiforma) plicatum*, довольно своеобразны. В то же время они столь тесно связаны между собой морфологически, что выделить их в особые систематические категории не представляется возможным. В случае увеличения скорости изменения признаков происходило образование новых подвидов обычно при географической, реже при экологической изоляции популяций.

Так, в результате географической изоляции в начале раннего сармата в Галицийском заливе сформировался *C.(P.) praeplicatum pseudoplicatum*, отличающийся от типового подвида резко выраженной диспропорциональностью ребер (рис. 28). Характерные популяции этого подвида существовали в южной части залива (с. Бурсук; табл. I, фиг. 22-25). Некоторые популяции из северной части залива (с. Залесцы) являлись переходными между обоими подвидами *C.praeplicatum*. Из Галицийского залива *C.(P.) praeplicatum pseudoplicatum* мигрировал в Венскую часть бассейна.

К концу раннесарматского времени также в области Галицийского залива образовались подвиды *C.(P.) plicatum*. Сравнительно резкое уменьшение числа ребер и ширины прикилевых межреберных промежутков переднего поля у *C.plicatum plicatum* привело к формированию *C.plicatum latisulcum* (рис. 27, 26; табл. II, фиг. 21, 22). Подвид этот распространился по всему бассейну. На востоке он встречался гораздо реже и был приурочен в основном к илистым грунтам (табл. II, фиг. 18-20), тогда как в Галицийском заливе он обитал как на песчаных грунтах, так и в области развития ракушечников. Абсолютные размеры его по сравнению с типовым подвидом несколько увеличились.

C.(P.) plicatum jantzenense с более широкими ребрами (рис. 27, 2в), появившийся также в Галицийском заливе (табл. II, фиг. 12-17), на восток не

¹Уменьшение числа ребер у *C.plicatum* во времени отмечено для раннего сармата Борисфенского залива Л.С. Белокрысом (1963в).

²Обычно сперва уменьшалось число ребер, а затем увеличивалась ширина межреберных промежутков.

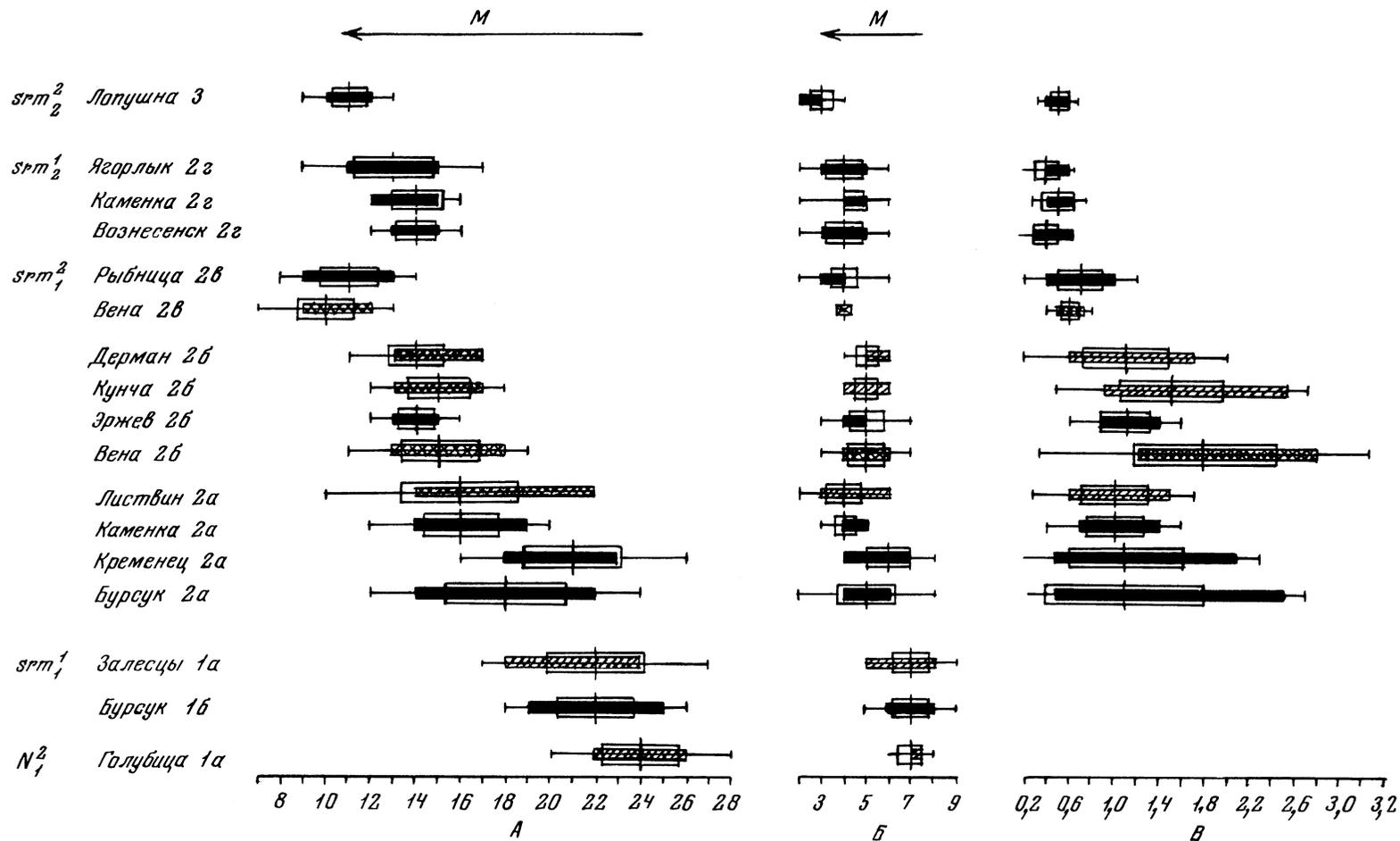


Рис. 27. Изменчивость различных признаков у *Cerastoderma (Plicatiforma)* из западной части сарматского бассейна

Обозначения см. на рис. 25, 26

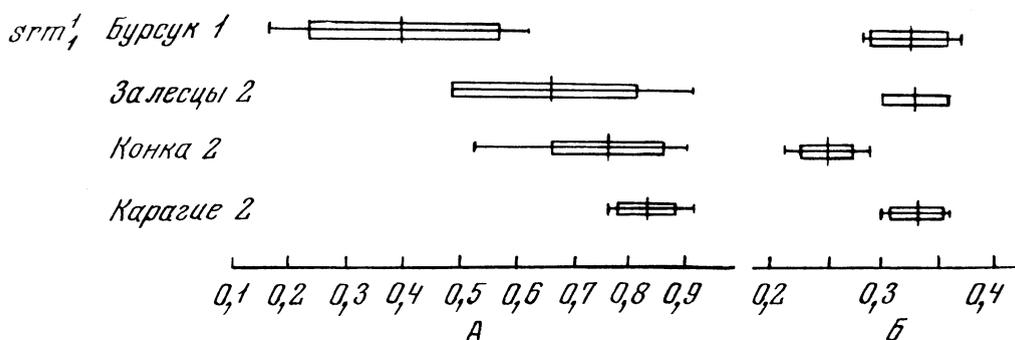


Рис. 28. Изменчивость отношения высоты вставочного ребра к высоте главного в прикилевой части переднего поля и коэффициента выпуклости у *C.praeplicatum* в первой половине раннего сармата

1 - *C.praeplicatum pseudoplicatum*, 2 - *C.praeplicatum praeplicatum*

Вертикальная линия показывает среднюю величину, горизонтальная линия - наблюдаемые пределы изменчивости, прямоугольник - расстояние, соответствующее 1,3 сигмы (в каждую сторону от средней); А - отношение высоты вставочного ребра к высоте главного; Б - выпуклость

проникал, а мигрировал к западу, где получил широкое развитие в Венской части бассейна. При этом особи его стали более крупными, а ребра на створках несколько более утолщенными. Такое изменение популяций *C.(P.) plicatum jammense* привело к тому, что в Венской части бассейна они отличались от популяций *C.(P.) plicatum latisulcum* гораздо более четко, так что их, по-видимому, можно считать "полувидами" (Завадский, 1968; Майр, 1968). *C.(P.) plicatum jammense* продолжал существовать в начале среднего сармата. Этот подвид с его крепкой, толстостенной, округлой раковиной, со сравнительно широкими ребрами, по-видимому, был приспособлен к жизни в открытых участках бассейна с сильно выраженным волнением, на грубых песчаных грунтах и на заиленном гравии. Интересно, что кроме увеличения ширины ребер, особенно отчетливо наблюдающегося в прикилевой части переднего поля, для *C.(P.) plicatum jammense* отмечалось резкое увеличение амплитуды изменчивости этого признака. Она становится такой же значительной, как на первых этапах становления вида *C.(P.) plicatum*.

В самом конце раннесарматского времени появился подвид *C.(P.) plicatum plicatofittoni* (табл. II, фиг. 10, 11) с более узкими ребрами (рис. 27, 2г), причем из них передние прикилевые ребра нередко заметно выдавались за край створки. На закилевом поле ребра часто были развиты неравномерно, так что до макушки хорошо прослеживались лишь три ребра. Подвид этот мигрировал как к востоку (табл. II, фиг. 9), так и к западу, но встречался на остальной территории бассейна гораздо реже, чем в Галицийском заливе. Все подвиды *C.(P.) plicatum* произошли, по-видимому, от типового подвида. Л.А. Невеская (1950) в районе Рыбницы (Молдавия) отмечает наличие переходных форм от *C.(P.) plicatum plicatum* ко всем другим подвидам и указывает на трудности их разграничения. Переходные формы между подвидами *C.(P.) plicatum* встречались также и в других районах.

Среди *C.(P.) fittoni* подвид *rustovense* (табл. II, фиг. 1, 2) с очень тонкостенными створками и меньшим числом ребер (8-10 вместо 10-15) появился в результате приспособления к жизни на тонкоилистых грунтах в сравнительно глубоководных участках.

При более резком увеличении скорости изменения признаков формировались новые виды, причем среди *Plicatiforma* имело место, по-видимому, преимущественно аллопатрическое видообразование. Возникший новый вид при расселении целиком или в значительной степени подавлял материнский.

В конце первой половины раннесарматского времени *C.(P.) praeplicatum*, вернее, его подвид *pseudoplicatum* превратился в новый вид *C.(P.) plicatum*, характеризовавшийся меньшим числом ребер и более широкими межреберными промежутками (за счет исчезновения вставочных ребер). Переходные формы между этими видами были найдены в Молдавии (с. Бурсук), где у *C.(P.) praeplicatum pseudoplicatum* нередко вставочные ребра начинались на столь значительном расстоянии от макушки, что некоторые юные экземпляры можно принять за *C.(P.) plicatum* (табл. I, фиг. 22). Кроме того, отмечались отдельные взрослые экземпляры с единичными тонкими вставочными ребрами, по своему общему облику также напоминающие *C.(P.) plicatum* (табл. I, фиг. 23). С другой стороны, в выборке *C.(P.) plicatum* из более высокого горизонта встречены две створки с единичными вставочными ребрами (табл. I, фиг. 21). Таким образом, область первоначального развития *C.(P.) plicatum* явился, по-видимому, Галицийский залив. *C.(P.) plicatum* широко распространился на песчаных грунтах, известковых илах и ракушечниках, где, вероятно, полностью подавил предковый вид.

В начале среднего сармата от *C.(P.) plicatum* произошел *C.(P.) fittoni*. Морфологические отличия *C.(P.) plicatum* от последнего были несколько менее четкими, чем от *C.(P.) praeplicatum*, особенно на территории Галицийского залива. У *C.(P.) plicatum plicatofittoni* наиболее ясно проявились черты, сближавшие его с *C.(P.) fittoni*: узость ребер, значительная выдвинутость их за край створок в приклеиваемой части переднего поля, ослабление части ребер на закилевом поле. Особенно близки к *C.(P.) fittoni* были популяции *C.(P.) plicatum plicatofittoni* из района р. Ягорлык. *C.(P.) fittoni* широко расселился в бассейне, вытеснив во второй половине среднего сармата все подвиды *C.(P.) plicatum*. В отличие от последнего для него было характерно присутствие на закилевом поле не более трех ребер (рис. 26, 3; 27, 3), покрытых шиповидными или игловидными чешуйками. Узкие высокие ребра в средней части переднего поля также часто несли шиповидные чешуйки.

В становлении видов *Plicatiforma* значительную роль играли изменения, происходившие на ранних стадиях онтогенеза и закрепленные естественным отбором. По данным Л.А. Невесской (1967б), явления педоморфоза значительно распространены среди двустворчатых моллюсков. Ею установлено сходство раковины взрослых *C.(P.) fittoni* с раковиной ранних стадий онтогенеза предкового вида *C.(P.) plicatum* по характеру скульптуры. Замедление развития признаков происходило сравнительно постепенно с возникновением промежуточных форм. Аналогичное явление имело место и при возникновении *C.(P.) plicatum* от *C.(P.) praeplicatum*, причем в последнем случае процесс этот произошел более ускоренно. Поэтому здесь меньшее число переходных форм, а граница между видами более четкая.

Таким образом, среди *Plicatiforma* в раннем сармате появилось приблизительно столько же новых форм (четыре подвида и один вид), сколько и в среднем (один подвид и три вида, два из которых отнесены к этому подроду условно). Кроме того, в конце раннего сармата в результате гораздо более быстрого изменения признаков уже в другом направлении от *C.(P.) praeplicatum praeplicatum* отделился вид нового подрода — *C.(Planacardium) doenginki*. Для представителей этого подрода (табл. V, фиг. 13–29) были характерны уплощенные удлиненные раковины с крыловидно оттянутой задней частью, очень маленькие макушки и ослабленный замок. По-видимому, они приспособились к более глубокому зарыванию в грунт, причем обычно предпочитали более спокойные и защищенные от волнений участки дна. В связи с резкими морфологическими отличиями от всех других сарматских кардий происхождение вида *C.(P.) doenginki* оставалось неясным. Только Н.И. Андрусов (1903б) высказался о связи его с группой "*Cardium*" *plicatum*: "*C.doenginki* через новый, пока еще не описанный, вид тесно примыкает к сарматской группе *C.plicatum*" (Андрусов, 1964, стр. 452). Однако переходные формы между подкладами *Plicatiforma* и *Planacardium* отсутствовали. Среди большого числа створок *C.(P.) doenginki* у нас имеется из нижнего горизонта нижнего сарма-

та (Молдавия, с. Флорешты) только одна левая створка, которая по своему строению приближается к раковинам *C.(Plicatiforma) praeplicatum praeplicatum*. Она несколько более выпукла, чем обычно, с менее вытянутой задней частью, с более резким килевым перегибом, со слабо заметными чешуйками на передних ребрах (табл. V, фиг. 13). Таким образом, в этом случае, по-видимому, произошло скачкообразное возникновение нового вида без образования сколь-ко-нибудь стабильных переходных форм.

Изменения представителей подрода *Plicatiforma* носили преимущественно приспособительный характер к менявшимся условиям окружающей среды, где из абиотических факторов, по-видимому, основную роль играли увеличение опреснения вод и, вероятно, изменения их ионного состава. Возможно, уменьшение числа ребер на раковине позволяло сократить затраты материала на ее построение без потери прочности. Увеличение размеров раковины и толщины ее створок у ряда *C.(P.) praeplicatum* – *C.(P.) plicatum* – *C.(P.) fittoni fittoni* позволяло им селиться в мелководных прибрежных участках в сильно подвижной водной среде. Как указывалось, у близко родственных представителей *Cerastoderma (Obsoletiforma)*, существовавших в одних сообществах с видами *C.(Plicatiforma)* (стр. 158), развитие во времени происходило несколько различными путями.

У представителей *Obsoletiforma* (табл. I, фиг. 37–54; табл. II, фиг. 25–29) не отмечалось направленного изменения во времени числа ребер и ширины межреберных промежутков (рис. 29, 30), как у представителей *Plicatiforma*. Поэтому виды последнего подрода со временем все более резко уклонялись по своему строению от видов *Obsoletiforma*. Так, например, если в начале второй половины раннего сармата коэффициент различия *C.(P.) plicatum* с *C.(O.) obsoletum* по числу ребер был 1,3, то в конце раннего сармата он достиг 3,0. Виды *Obsoletiforma* обладали в раннем сармате широкой индивидуальной и экологической изменчивостью при более слабом проявлении географической и временной. Амплитуда изменчивости различных их признаков во времени обычно оставалась одной и той же при небольшом колебании средних величин в ту или другую сторону. Такой характер изменчивости указывает на то, что виды подрода *Obsoletiforma*, обитавшие в одних сообществах с видами *Plicatiforma*, находились преимущественно под воздействием стабилизирующей формы естественного отбора. Формо- и видообразование в этой группе происходило в основном не за счет географической изоляции, а за счет экологической дифференциации. Путем географической изоляции в раннем сармате сформировался только подвид *C.(O.) obsoletum vindobonense* (табл. III, фиг. 27–35), широко расселившийся в Галицийском и Дакийском заливах и Паннонской части бассейна. Остальные подвиды возникли, по-видимому, путем экологической дифференциации. *C.(O.) obsoletum ringeiseni* приспособился к жизни на более глубоководных участках дна, *C.(O.) obsoletum lithopodolicum* (табл. II, фиг. 23, 24) – на илистых грунтах сравнительно мелководных участков, *C.(O.) obsoletum ghergutai* – в прибрежных участках с сильным волнением вод. При более резком изменении признаков также в основном за счет экологической дифференциации возникли новые виды, т.е. имело место симпатрическое видообразование.

В этом смысле интересные выборки представителей *Cerastoderma (Obsoletiforma)* наблюдались из с. Залесцы (Вольнь), где по ряду признаков выявляется увеличение амплитуды изменчивости и коэффициентов их вариации во времени, причем выделялись два максимума (рис. 31). Исследование этих выборок показало, что в самых низах разреза имеются только *C.(O.) obsoletum ruthenicum* (табл. IV, фиг. 22, 23), а затем появляются уклоняющиеся формы двух типов: с одной стороны, формы с выдающимся килевым ребром и увеличенным числом ребер, с другой – формы укороченные и с несколько меньшим числом ребер (табл. IV, фиг. 24–26). Более ранний и значительный максимум изменчивости был связан с массовым развитием килеватых форм. Здесь произошла вспышка формообразования. Килеватые формы представляют собой самостоятельный вид *C.(O.) kaundense*, который четко отличался по морфологии, получил массовое распространение и на какое-то время даже подавил предковый вид (табл. IV,

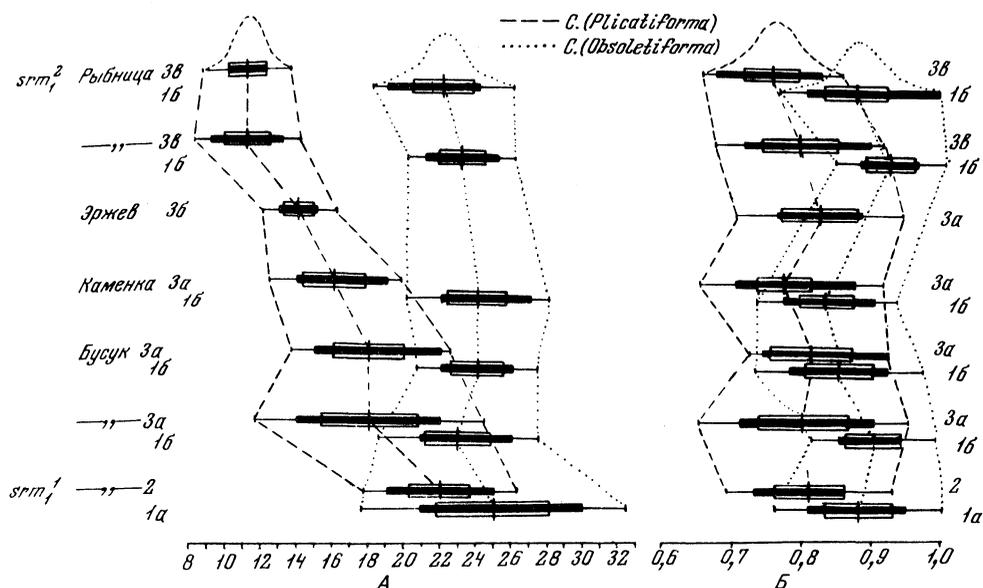


Рис. 29. Изменчивость числа ребер и коэффициента удлиненности у раннесарматских *Cerastoderma (Plicatiforma)* и *C. (Obsoletiforma)* из южной части Галицийского залива

1a – *C. obsoletum ruthenicum*, 1b – *C. obsoletum obsoletum*, 2 – *C. praeplicatum*.
 3a – *C. plicatum plicatum*, 3b – *C. plicatum jammense*, 3b – *C. plicatum latisulcum*;
 A – число ребер, Б – удлиненность. Остальные обозначения см. на рис. 24

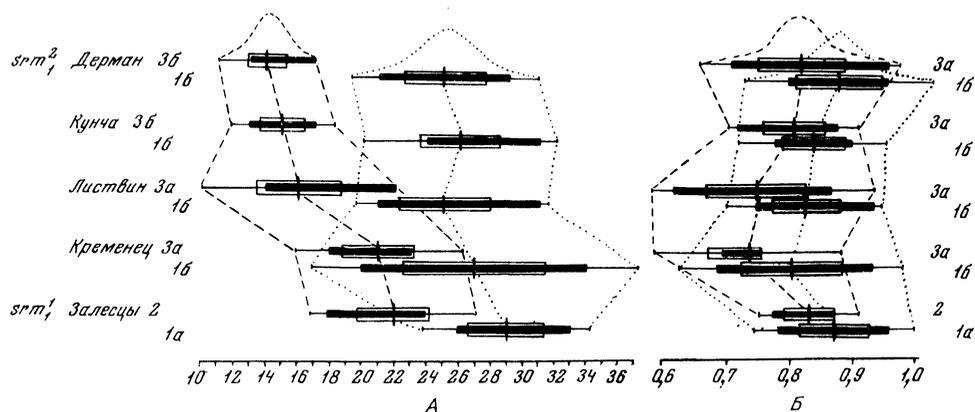


Рис. 30. Изменчивость числа ребер и коэффициента удлиненности у раннесарматских *Cerastoderma (Plicatiforma)* и *C. (Obsoletiforma)* из северной части Галицийского залива.

Обозначения см. на рис. 29

фиг. 27–29). По-видимому, его представители несколько более глубоко зарывались в грунт. И хотя *C. (O.) kaundense* затем исчез в данном регионе, он широко распространился в грядах органогенных построек Галицийского залива (табл. IV, фиг. 30–32). В состав этого вида входили два географических подвида: в Устюрском заливе существовал *C. (O.) kaundense kaundense* (табл. IV, фиг. 33–35), в Галицийском – *C. (O.) kaundense volhynicum* (табл. IV, фиг. 27–32). В начале раннего сармата от *C. (O.) obsoletum ruthenicum*, по-видимому, отделился *C. gatuevi*, приспособившийся к жизни в более глубоководных участках. В конце раннего сармата от *C. (O.) obsoletum obsoletum* отделился *C. (O.) fischeriforme* (табл. IV, фиг. 1–13), более глубоко зарывавшийся в грунт.

Среди *Obsoletiforma* в раннем сармате появились семь новых подвидов и шесть видов, причем они не вытесняли продолжавший процветать на мелководных пространствах предковый вид *C.(O.) obsoletum*, а обычно занимали иные экологические ниши и встречались в гораздо меньшем количестве. Так, *C.(O.) gatuevi* обитал на илистых грунтах более глубоководных участков, *C.(O.) sarmaticum*, *C.(O.) kaundense*, *C.(O.) karabugasicum* (табл. IV, фиг. 17–21) и *C.(O.) fischeriforme* зарывались, по-видимому, несколько более глубоко в грунт, *C.(O.) karagiense* (табл. IV, фиг. 14–16) встречался только в Устюртском заливе. Большинство этих видов вымерло в раннем или начале среднего сармата, в то время как предковый вид *C.(O.) obsoletum* продолжал существовать до конца среднего сармата.

На границе раннего и среднего сармата у представителей *Obsoletiforma* резко увеличилась изменчивость и произошла вспышка формо- и видообразования. В результате в данном подроде, в противоположность *Plicatiforma*, в среднем сармате появилось гораздо большее число новых таксонов, чем в раннем сармате (28 видов восемь подвидов). Изменение признаков при этом происходило в самых различных направлениях. Появились формы с сильно удлиненными раковинами – *C.(O.) quadripartitum* и почти округлыми – *C.(O.) bajaranasi*, уплощенные – *C.(O.) loweni* и вздутые – *C.(O.) incurvatum*, резко килеватые – *C.(O.) fischerianum* и почти без кия – *C.(O.) pseudosemisulcatum*, авикулоподобные – *C.(O.) inflatum* и трапециевидные – *C.(O.) praefischerianum*, с хорошо развитыми ребрами – *C.(O.) beaumonti* и с почти исчезающими ребрами – *C.(O.) michailowi* и т.д. Среди них выделяется несколько линий развития, которые рассматривались В.П. Колесниковым (1949а) и Е. Коюмджиевой (1970а). Виды эти обитали в самых различных участках среднесарматского бассейна. Однако большинство их было приспособлено к жизни в области развития мшанковых биогермов. "Мшанковые рифы с их выступами и нишами, различно освещенными, различно омываемыми водою, представляли для поселившихся на них растений весьма своеобразные условия, что, в свою очередь, создавало не менее разнообразные условия для представителей животного мира. Мозаичность этих условий являлась большим контрастом по сравнению с более однообразными на больших площадях условиями жизни остального мелководья, что, несомненно, в общем должно было давать больший простор естественному отбору. Поэтому-то мы и замечаем, что на мшанковых рифах видообразование

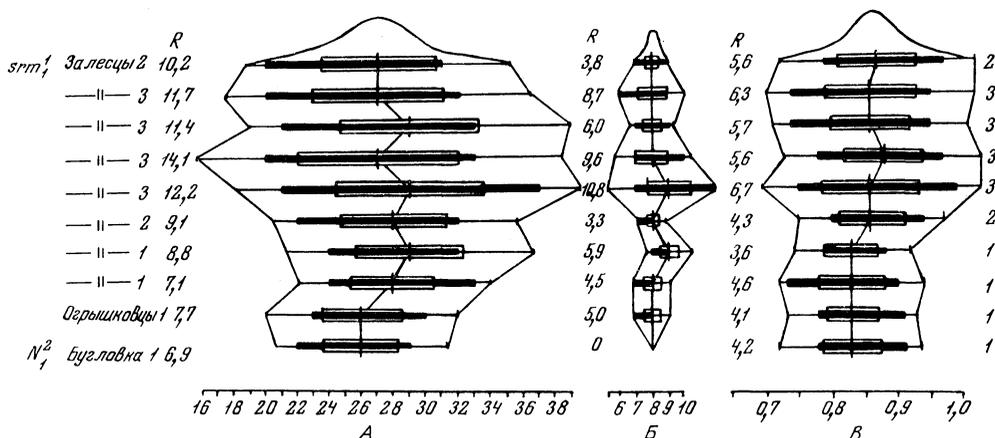


Рис. 31. Изменчивость различных признаков у *Cerastoderma (Obsoletiforma)* в первой половине раннего сармата в северной части Галицийского залива

1 – выборка состоит из *C. obsoletum ruthenicum*, 2 – выборка состоит из *C. obsoletum ruthenicum* и *C. obsoletum* subsp. indet., 3 – выборка состоит из *C. obsoletum ruthenicum*, *C. obsoletum* subsp. indet. и *C. kaundense volhynicum*; R – коэффициент вариации, A – число ребер, B – число задних ребер, V – удлиненность

шло более быстрыми темпами, чем в остальной части мелководной зоны. Поэтому на мшанковых рифах, занимавших исключительно малую площадь, возникло почти столько же новых видов, как и на обширнейших пространствах мелководья", — так характеризовал особенности среды обитания в области развития мшанковых биогермов В.П. Колесников (1949а, стр. 30). В свете сказанного обращает на себя особое внимание то обстоятельство, что в этой столь благоприятной для развития органического мира области, где у *Obsoletiforma* появилось столько новых форм, *Plicatiforma* и *Planacardium* встречались довольно редко, причем они здесь не образовали ни одного нового вида и даже подвида.

Некоторое увеличение изменчивости на границе раннего и среднего сармата произошло также в подроде *Planacardium*, когда от *C.(P.) doengingi doengingi* отщепились два новых подвида и два вида. Но это повышение изменчивости и возникновение новых форм не идут ни в какое сравнение с той вспышкой формо- и видообразования, которая произошла у *Obsoletiforma*. При этом дочерние формы у *Planacardium* не получили широкого распространения и не подавляли материнские, как у *Plicatiforma*. Напротив, они имели ограниченные ареалы и сравнительно быстро вымерли, в то время как предковая форма продолжала существовать. Вполне вероятно, что такое сравнительно слабое развитие процессов формо- и видообразования у *Planacardium* было связано с приспособлением их к жизни в другой экологической нише, чем *Plicatiforma* и *Obsoletiforma*, что обусловило отсутствие у них конкурентных взаимоотношений.

Таким образом, на примере развития близко родственных представителей подродов *Plicatiforma* и *Obsoletiforma*, обитавших обычно в одних и тех же областях бассейна и нередко в одних и тех же сообществах, выявляются различия в характере изменчивости ряда признаков и до некоторой степени в путях эволюционного развития.

В раннем сармате виды *Plicatiforma* находились под преимущественным воздействием движущей, или ведущей, формы естественного отбора. И.И. Шмальгаузен (1946) писал, что эта форма отбора реализуется на основе селекционного преимущества (в измененных условиях внешней среды) определенных отклонений организации перед нормой, установившейся в прежних условиях существования. Характер изменчивости видов *Obsoletiforma* в раннем сармате указывает на то, что они находились преимущественно под воздействием стабилизирующей формы естественного отбора. По Шмальгаузену (1946), эта форма осуществляется на основе селекционного преимущества (в определенных, особенно колеблющихся, условиях среды) нормальной организации перед отклонениями от нормы. Происходит образование более устойчивых форм, относительно менее зависящих от случайных отклонений факторов внешней среды благодаря усилению автономизации индивидуального развития. Однако, как отмечалось, подроды эти существовали в одних и тех же условиях. Чем же были вызваны различия в их развитии? Представляется, что эти различия были вызваны их конкурентными отношениями. У видов *Obsoletiforma* были выработаны приспособления, позволявшие не менять морфологию раковины, несмотря на происходившие сравнительно небольшие изменения в окружающей среде. Выдерживать конкуренцию с такими хорошо адаптированными формами кардииды подрода *Plicatiforma* могли, вероятно, в результате их более высокой лабильности, приводившей к сравнительно быстрым изменениям фенотипа. Как отметил Э. Майр (1968), естественный отбор будет благоприятствовать любому изменению фенотипа, ослабляющему вредные последствия столкновений "сообитателей" одного биотипа.

В среднем сармате *Plicatiforma* продолжали свое развитие в прежнем направлении, в то время как у *Obsoletiforma* оно резко изменилось. Как указывалось, у последних появилось большое число новых подвигов и видов, развивавшихся в самых различных направлениях. Здесь можно говорить о дизруптивной форме отбора. По-видимому, в начале среднего сармата произошли значительные изменения в условиях среды, оказавшиеся очень благоприятными для вскрытия накопленного большого резерва наследственной изменчивости у *Obso-*

letiforma. Такой резерв, по Шмальгаузену (1946), может быть легко мобилизован при изменениях внешней среды и является одним из основных условий высокой лабильности, т.е. эволюционной пластичности организмов. Отмеченные выше мозаичность и разнообразие условий жизни в области мшанковых биогермов явились наиболее благоприятной средой для реализации вскрывшегося резерва наследственной изменчивости *Obsoletiforma*. Такого резерва, по-видимому, не было у представителей *Plicatiforma*, поэтому они так бедно были представлены в районе развития мшанковых биогермов.

В относительно глубоководных участках бассейна из церастодерм обитали главным образом представители подрода *Inaequicostata*. Они, с их обычно тонкостенными створками, неравномерно развитыми ребрами переднего поля, покрытыми длинными, тонкими, игловидными шипами, были хорошо приспособлены к жизни на вязких илистых грунтах. В раннем сармате их изменчивость была достаточно высокой; они характеризовались значительным разнообразием форм. Большинство видов этого подрода появилось в раннем сармате, причем многие из них продолжали существовать в среднем сармате. В начале среднего сармата среди них произошло небольшое усиление изменчивости и появились два новых вида.

У *Maetra (Sarmatimaetra)* с течением времени большинство признаков изменялось в различных направлениях. Например, как в среднем, так и позднем сармате существовали сарматимаэтры с более короткой и более удлиненной раковинной (рис. 32–34): соответственно *M.(S.) vitaliana* (табл. VII, фиг. 18–24; табл. VIII, фиг. 1–4; табл. IX, фиг. 1–3) – *M.(S.) podolica* (табл. VI, фиг. 21–24; табл. VII, фиг. 1–17) и *M.(S.) bulgarica* (табл. X, фиг. 1–21; табл. XI, фиг. 5–27) – *M.(S.) caspia* (табл. XI, фиг. 28–33; табл. XII, фиг. 1–7). Формы с четко очерченным килем обитали в раннем сармате (*M. eichwaldi*) и в конце среднего сармата (*M. fabreana*; табл. IX, фиг. 4–9), а в начале среднего сармата жили маэтры как с округлым (*M. podolica*), так и с угловатым менее четко очерченным килем (*M. vitaliana*). И только замок сарматимаэтры испытывал закономерные изменения во времени: на правой створке ослаблялись верхние боковые зубы при увеличении мощности нижних боковых, на левой створке происходила постепенная редукция зуба 4b, а также сближение и срастание пластинок зуба 2 (рис. 35–38; табл. XIII, фиг. 1–7; табл. XIV, фиг. 1–7). В целом замочная площадка становилась более массивной, а все зубы, за исключением утолщавшихся AI и PI, ослаблялись (Сидорова, 1960а). Все перечисленные тенденции в развитии замка получили максимальное свое выражение у позднесарматских маэтр. Аналогичные изменения в замке сарматимаэтры наблюдал Н. Макарович (Macarović, 1969). Л.С. Белокрыс (1962б, 1963г) на материале из Борисфенского залива подтвердил правильность приведенных выше выводов о сущности изменений в строении замка сарматских маэтр. Но им были отмечены случаи, когда замок того или иного вида по особенностям своего строения как бы испытывал многократные колебания. Однако в общем и у маэтр Борисфенского залива во времени происходили изменения строения замка в одном и том же направлении. В этом смысле среднесарматские маэтры также занимали как бы промежуточное положение между ранне- и позднесарматскими.

В раннем сармате среди представителей рода *Maetra* появились один новый подрод, три вида и один подвид. Кроме того, возник новый род *Cryptomaetra (C. pseudotellina)*.

В среднем и позднем сармате новых видов появилось почти в два раза больше. Таким образом, в конце среднего сармата у маэтрид также отмечалось усиление процессов формо- и видообразования, хотя они были гораздо более слабыми, чем у представителей *Cerastoderma (Obsoletiforma)*.

Между многими видами маэтрид имелись в большем или меньшем количестве переходные формы (Сидорова, 1960б). В то же время, по-видимому, совершенно отсутствовали переходы между *Maetra (Sarmatimaetra)* и появившимся в позднем сармате новым родом маэтрид – *Pseudomaetra*. Образование нового вида последнего рода (*P. poroshini*), вероятно, произошло скачкообразно.

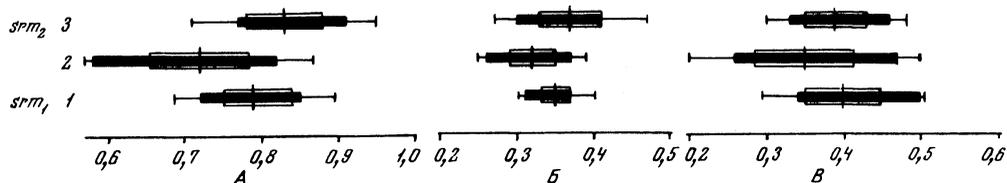


Рис. 32. Изменчивость различных признаков у *Maetra (Sarmatimaetra)* из южной части Галицийского залива

1 — *M.eichwaldi*, 2 — *M.podolica*, 3 — *M.vitaliana*. Остальные обозначения см. на рис. 24

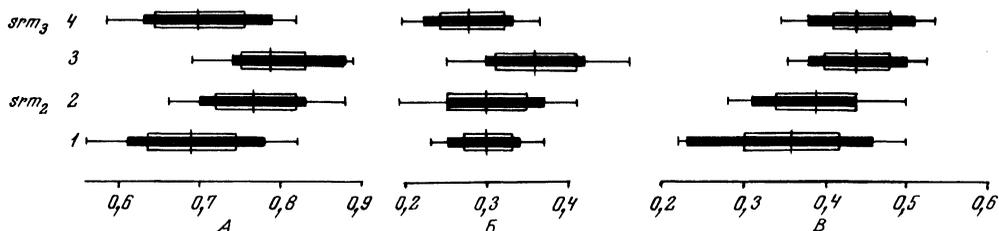


Рис. 33. Изменчивость различных признаков у *Maetra (Sarmatimaetra)* из Кубанского залива

1 — *M.eichwaldi*, 2 — *M.podolica*, 3 — *M.bulgaria*, 4 — *M.caspia*. Остальные обозначения см. на рис. 24

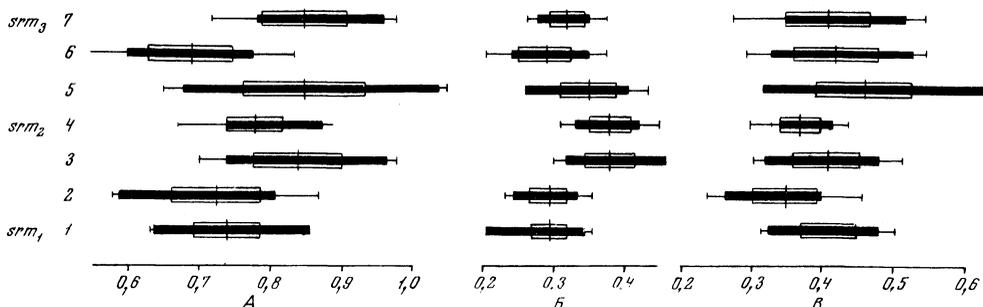


Рис. 34. Изменчивость различных признаков у *Maetra (Sarmatimaetra)* из Устьюртского залива

1 — *M.eichwaldi*, 2 — *M.podolica*, 3 — *M.vitaliana*, 4 — *M.fabreana*, 5 — *M.bulgaria*, 6 — *M.caspia*, 7 — *M.balcica*. Остальные обозначения см. на рис. 24

Особенно детально вопросы формо- и видообразования у мактррид (на материале из Борисфенского залива) рассмотрены Л.С. Белокрысом (1963б). Автор отметил, что в раннем и среднем сармате мактрриды претерпевали вполне закономерные и в отдельные отрезки времени направленные изменения, отражавшие их приспособительную эволюцию. Большое значение в эволюции мактррид, по-видимому, имел такой фактор, как отбор форм, обладавших приспособлениями против поедания рыбами. Белокрыс установил у ранне- и среднесарматских мактррид Борисфенского залива два направления развития: 1) увеличение размеров раковин и степени их выпуклости, уменьшение их удлиненности и углубленности их мантийного синуса, усиление килевого перегиба вплоть до развития гребневидного кила как результат приспособления к обитанию у поверхности грунта (ряд от *M.eichwaldi* до *M.fabreana*); развитие в этом направлении шло прерывисто-непрерывно и проявлялось в возникновении аллохронных

подвидов, но в отдельных случаях приводило и к образованию новых видов; 2) уменьшение размеров и выпуклости раковин, увеличение их удлинненности и углубленности их мантийного синуса, выполаживание закилевого поля и сглаживание кия вследствие приспособления к относительно более глубокому зарыванию; развитие в этом направлении осуществлялось быстро, скачкообразно и приводило к возникновению новых видов (*M. podolica*). Третье направление в развитии сарматских мактрид (Кююмджиева, 1970a) было связано с приспособлением их к жизни на глубоководных участках (*M. andrussowi* – *Cryptomactra*) и шло по пути увеличения тонкостенности раковины, постепенной редукции замка и появления второго кия.

Главной причиной видообразования в позднем сармате были изменения абioticеской среды (опреснение). Интересны случаи внешне сходного развития среднесарматских и позднесарматских мактрид, наблюдавшиеся Белокрысом (1963б) в Борисфенском заливе. По этому автору, в конце первого этапа среднего сармата залив кратковременно регрессировал к югу и в оставшихся от него крупных водоемах-озерах началось опреснение. Обитавшие в них среднесарматские мактриды по форме раковины были сходны с позднесарматскими *M. bulgarica* и *M. caspia* (явление гомеоморфии).

Таким образом, среди сарматских двустворчатых моллюсков настоящих стенобионтных форм не было. Очень малый процент в общем комплексе фауны падал на долю консервативных эврибионтов, хотя по числу видов в начале раннего сармата они составляли более одной трети всех сарматских видов. Размеры их были несколько меньшими, чем у близких средиземноморских видов, изменчивость же обычно не превышала таковую у аналогичных черноморских форм. Консервативные эврибионты обитали преимущественно в западной части

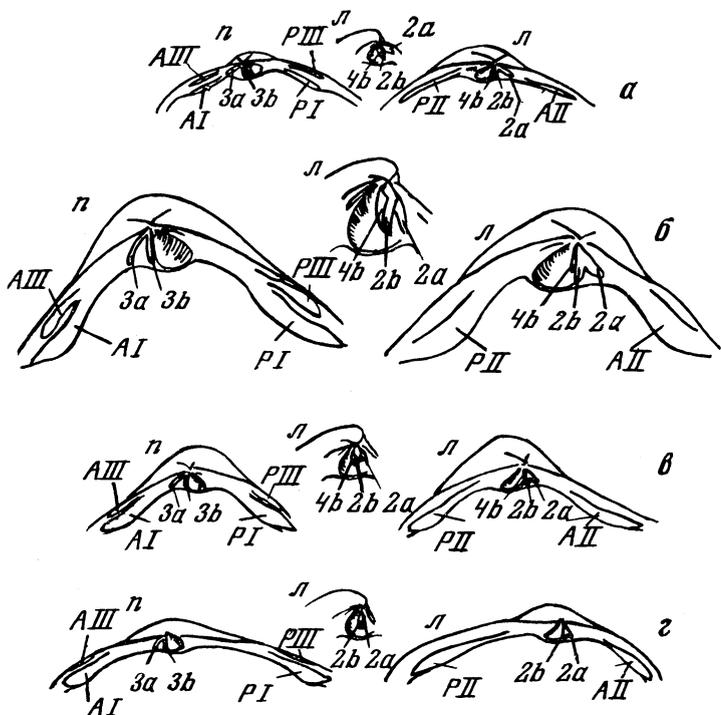


Рис. 35. Схемы строения зубного аппарата *Mactra* (*Sarmatimacra*)

a – *M. eichwaldi*, б – *M. vitaliana*, в – *M. bulgarica*, z – *M. balcica*.

П – правая створка; кардинальные зубы: 3a – передний, 3b – задний; боковые зубы: АIII – верхний передний, РIII – верхний задний, AI – нижний передний, PI – нижний задний. Л – левая створка; кардинальные зубы: 2a – передняя ветвь переднего, 2b – задняя ветвь переднего, 4b – редуцированный задний; боковые зубы: АII – передний, РII – задний

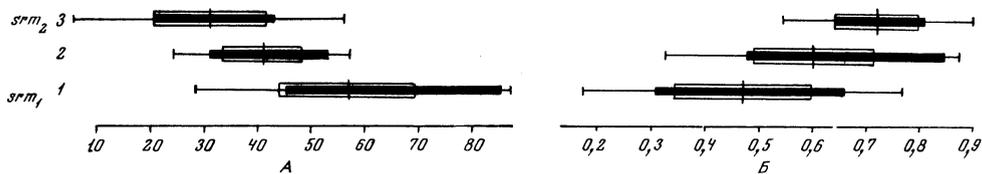


Рис. 36. Изменчивость замочного аппарата у *Mactra (Sarmatimactra)* из южной части Галицийского залива. А – угол между пластинками зуба 2, Б – степень срастания пластинок зуба 2

Условные обозначения см. на рис. 24 и 32

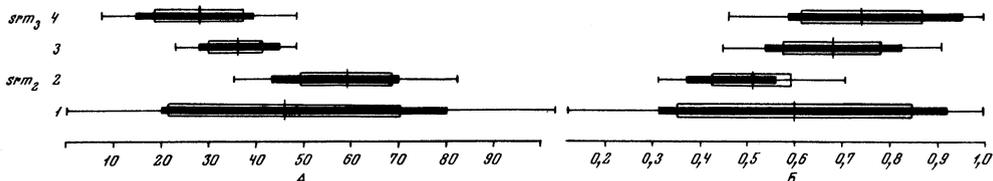


Рис. 37. Изменчивость замочного аппарата у *Mactra (Sarmatimactra)* из Кубанского залива

Условные обозначения см. на рис. 24, 33 и 36

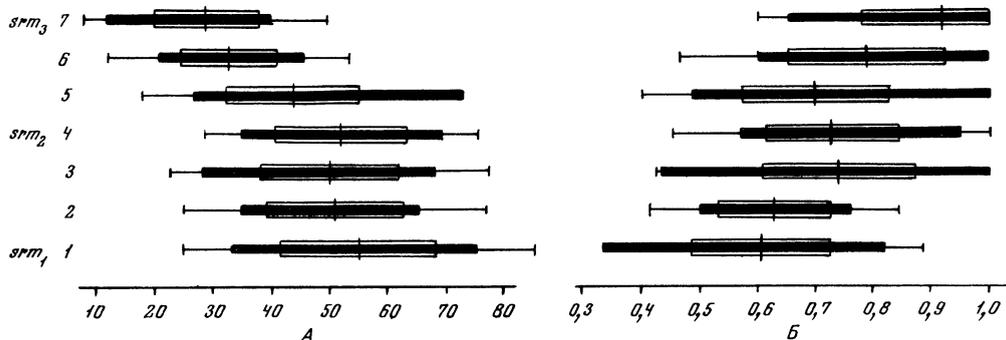


Рис. 38. Изменчивость замочного аппарата у *Mactra (Sarmatimactra)* из Устуртурского залива

Условные обозначения см. на рис. 24, 34 и 36

бассейна и вымерли в основном еще в раннем сармате. Среди них появился лишь один эндемичный подвид. Все консервативные эврибионты, за исключением *Abra reflexa*, произошли от средиземноморских автохтонов.

Сарматские двустворчатые моллюски в основном были представлены прогрессивными эврибионтами, среди которых заметно меньшая роль принадлежала подгруппе форм широкоизменчивых и исключительно большая – подгруппе форм очень сильно изменчивых, хотя вторая подгруппа произошла от значительно меньшего (в два раза) числа форм.

Интересно, что среди прогрессивных широкоизменчивых эврибионтов у эндобионтных форм размах изменчивости был несколько меньше, чем у эпибионтных, но больше, чем у аналогичных черноморских родов. У эпибионтных форм изменчивость была гораздо более значительной, чем у аналогичных черноморских. С течением времени в пределах всех родов (за исключением *Pholas*) появлялись новые виды и подвиды, занимавшие различные экологические ниши, хотя адаптивная радиация этих родов была сравнительно ограниченной. Одновременно увеличивались и размеры моллюсков. Примечательно, что эпибионтные формы вели свое происхождение преимущественно от средиземноморских автохтонов, а эндобионтные – от бугловско-конкских автохтонов.

Для прогрессивных сильно изменчивых эврибионтов был характерен значительно больший размах изменчивости, чем для представителей тех же или близких родов, обитающих в современном Черном море. С течением времени происходило увеличение абсолютных размеров у представителей большинства родов данной группы, а также появилось большое число новых таксонов на уровне видов и подвидов, занимавших самые различные экологические ниши, т.е. имела место широкая адаптивная радиация. Иногда происходило образование даже новых подродов и родов. Прогрессивные сильно изменчивые эврибионты произошли в основном от бугловско-конкских автохтонов. Увеличение размеров сарматских моллюсков во времени отмечалось очень многими авторами. Наиболее подробно этот вопрос рассматривался Е. Коюмджиевой (1970а). Она различает среди сарматских моллюсков две группы: 1) формы, у которых средние размеры увеличились в два-три раза и достигли 25-35 мм; такие размеры, вероятно, оптимальны для большинства мелководных моллюсков и 2) формы, у которых средние размеры увеличились в четыре-восемь раз и достигали 50-60 и даже 80 мм. К последней группе относятся *Maetra vitaliana*, *M. fabreana* и *Paphia ponderosa* (табл. 71). Увеличение их размеров рассматривается Коюмджиевой как приспособительный признак, позволивший потомкам мелких подвижных форм занять освободившиеся экологические ниши слабо подвижных фильтраторов. Следует также отметить, что увеличение размеров сарматских моллюсков с течением времени в общем согласуется с правилом Копа. Как отмечают П. Эрлих и Р. Холм (1966), большие размеры связаны с потенциальным селективным преимуществом чуть ли не любой физиологической функции.

У сарматских двустворчатых моллюсков выявляется прямая связь между размахом изменчивости и способностью образования новых таксонов. При этом темпы формо- и видообразования у них были более высокие, чем у моллюсков открытых морских бассейнов с нормальной или несколько пониженной соленостью. Как указывает Коюмджиева (1970а), в среднем продолжительность существования сарматского вида соответствовала времени отложения толщи слоев одного подъяруса, тогда как средняя продолжительность существования вида в неогеновых морях Южной Европы соответствовала времени отложения толщи слоев двух-трех ярусов. Для сарматских видов наименьшая продолжительность существования отмечалась в группах, освоивших новые экологические ниши, наибольшая - у видов, продолжавших существовать в прежних условиях (*Solen subfragilis*). Многие авторы (Колесников, 1949а и др.) отмечали, что повышение изменчивости и понижение эффективности естественного отбора, способствовавшие интенсивному видообразованию в бассейне типа сарматского, были связаны с наличием свободных экологических ниш. В сарматском бассейне между видами, связанными непосредственным родством, обычно существовало больше переходных форм, чем в открытых морских водоемах. Эти переходные формы между видами обычно были сравнительно малочисленными.

Наличие переходных форм между видами показывает, что процесс видообразования занимал более или менее значительный промежуток времени. Как отмечала Коюмджиева (1970а), иногда этот переход был более коротким, иногда же более длительным, и тогда переходные формы были стабильными и образовывали самостоятельные подвиды. Гораздо реже имело место скачкообразное появление новых видов. Формо- и видообразование происходило, по-видимому, за счет как географической изоляции популяций, так и экологической дифференциации, т.е. было, возможно как аллопатрическое, так и симпатрическое видообразование. При этом в одних филогенетических ветвях (*Plicatiforma*) развитие шло по типу филетической эволюции (Симпсон, 1948), а в других (*Obsoletiforma*), что, по-видимому, было гораздо чаще, - по типу расщепления филетических линий, или дивергенции, в третьих, что было очень редко, - по типу квантовой эволюции (возникновение подрода *Planacardium* и рода *Pseudomactra*). В ряде случаев имело место преимущественное воздействие различных форм естественного отбора: движущей, стабилизирующей, дизруптивной.

В становлении сарматской фауны моллюсков большую роль играли как абиотические, так и биотические факторы среды, особенно конкурентные взаимоотношения между близкородственными группами. Значительные изменения в составе фауны были приурочены к моментам палеогеографических изменений, основными из которых были изоляция бассейна и понижение солёности в начале раннего сармата, еще более сильное понижение солёности в начале среднего сармата и резкое опреснение в начале позднего сармата. С этими событиями связаны три главных этапа в развитии сарматской фауны в целом: становление ее в раннем сармате, пышный расцвет в среднем и вымирание в позднем сармате. На протяжении каждого этапа не меньшую, а, возможно, нередко и большую роль играли биотические факторы. Последние нередко определяли пути развития тех или иных групп. Так, конкурентными взаимоотношениями *Plicatiforma* и *Obsoletiforma*, по-видимому, объясняется изменение некоторых признаков у представителей первого подрода преимущественно в одном направлении, в то время как у жившего вместе с ним *Obsoletiforma* этого не наблюдалось. Поэтому вряд ли правильно говорить о возникновении в бассейнах Паратетиса массовых вариаций моллюсков, обычно определенно направленных (Давиташвили, 1965). Особенно большое разнообразие форм моллюсков в среднем сармате, по-видимому, было связано с накоплением определенного резерва наследственной изменчивости у многих групп в течение раннего сармата и мобилизацией его в связи со значительными изменениями среды в начале среднего сармата. Получившие в это время широкое распространение мшанковые рифовидные образования были особенно благоприятным биотопом для развития самых различных видов и подвидов моллюсков.

Ареал возникновения новых видов, как указывала Коюмджиева (1970а), мог быть как обширным, так и узким. Чаше, по-видимому, виды возникали на относительно изолированных площадях, для которых были характерны мозаичность и значительная изменчивость условий среды. Так, как указывалось выше, многие виды *Cerastoderma* и других родов возникали в восточной части сравнительно узкого Галицийского залива, глубоко вдававшегося в сушу. Кроме относительной изоляции от остальной акватории бассейна, для этой части залива были характерны мозаичность и значительная изменчивость условий среды. По данным В.С. Саянова и В.С. Макареску (1965), в течение раннего и среднего сармата здесь располагались исключительно мелководные участки. Конфигурация восточной береговой линии залива часто изменялась, самые незначительные положительные колебания дна приводили к резкому обмелению и даже частичному осушению. В самом начале раннего сармата происходили даже периодические заболачивания и высыхания отдельных участков залива (с. Севериновка и с. Бурсук). В конце первой половины раннего сармата произошла некоторая регрессия и появилась крупная река (с. Бурсук). В течение второй половины раннего сармата и первой половины среднего сармата море продвинулось на восток и соответственно сместилась дельта реки. Но ее сильное влияние продолжало сказываться на восточной части залива, отделенной от более глубоководной западной части полосой органогенных построек. Несомненно, что все указанные особенности гидрологического режима восточной части Галицийского залива способствовали усилению здесь формо- и видообразовательных процессов у моллюсков.

Большое число новых таксонов, как указывалось, сформировалось в области развития мшанковых биогермных образований, для которой также была характерна мозаичность условий среды.

Многие авторы давно обращали внимание на нередко наблюдающееся морфологическое сходство раковин плиоценовых и сарматских кардиид. Особенно велико сходство сарматских форм с акчагыльскими. Ряд авторов объясняет это явление близостью физико-химических условий указанных бассейнов, в результате чего фауны, развивавшиеся в них, служат примером гомеоморфной эволюции и состоят из видов, сходство которых было чисто внешним (Успенская, 1931; Эберзин, 1931; Гагуев, 1932; Давиташвили, 1933; Ковалевский, 1933, 1944, 1951; Колесников, 1940а, 1950; Муратов, 1951; Али-Заде, 1954;

Чельцов, 1964, 1965). Однако другие авторы считают, что акчагыльская фауна произошла непосредственно от сарматской, пережившей столь длительный период времени в небольших замкнутых реликтовых азилах (Андрусов, 1902б; Vascautani, 1929; Губкин, 1931; Богачев, 1932; Жижченко, 1948, 1958; Али-Заде, 1961, 1967, 1969).

Н.И. Андрусов (1902б) и А.А. Али-Заде (1969) отметили не менее 13 видов акчагыльских кардий, по их мнению, непосредственно происшедших от сарматских форм. Большая часть этих акчагыльских видов относится к роду *Avicardium*, замок которого изучен недостаточно. Однако у акчагыльских видов, принадлежащих к роду *Cerastoderma*, замок был более полным, чем у их предполагаемых сарматских "предков". Так, у *Cerastoderma dombra* (Andrus.), *C.konshini* (Andrus.) и *C.mirum* (А.-З.) имелись задний кардинальный (4b) и задний боковой (PII) зубы на левой створке, отсутствовавшие у их "предков" — *C.obsoletum*, *C.desperatum* и *C.plicatum plicatofittoni*. У *C.danatense* (А.-З.) и *C.subringeiseni* (А.-З.) указывается наличие заднего бокового зуба на левой створке, также отсутствовавшего у сарматских *C.obsoletum vindobonense* и *C.obsoletum ringeiseni*. Вряд ли от сарматских форм с ослабленным замком могли произойти акчагыльские, у которых замок обычно развит более полно (Парамонова, 1971б). К сходным выводам приводит и изучение микроструктуры акчагыльских кардий и их предполагаемых сарматских предков, проведенное С.В. Поповым. Этот автор считает, что "данные по строению раковины свидетельствуют о невозможности такой связи: микроструктура акчагыльских форм близка к типичным церастодермам, тогда как даже самые ранние сарматские кардии имели иное, очень видоизмененное строение" (Попов, 1974, стр. 18).

Таким образом, сарматские и акчагыльские кардии являются очень интересным примером гомеоморфного развития. Гомеоморфно сходные виды кардий по форме раковины и характеру ребристости нередко возникали и в других плиоценовых бассейнах в самых различных родах. Так, представители рода *Caladacna* Andrus. (понт-киммерий) очень сходны с *Cerastoderma fittoni* (особенно вид *Caladacna escheri* из киммерийских отложений), представители рода *Prosodacna* (понт-куяльник) — с *Cerastoderma pseudosemisulcatum*, *Plagiodacna carinata* Desh. (понт-киммерий) по очертанию створок и характеру кыля напоминала *Cerastoderma fischerianum*, *Limnocardium nargiavagicum* Ebers. (понт) сходен с *Cerastoderma fittoni rustovense*, *L.nobile* Sabba (понт) — с *C.plicatum plicatum*, *L.eericum* Ebers. (куяльник) — с *C.desperatum* или с *C.venestum* (Эберзин, 1951б, 1959б).

По-видимому, все эти случаи гомеоморфии объясняются не массовым развитием форм в различных бассейнах в одних и тех же определенных направлениях, а закреплением естественным отбором сходных форм в сходных условиях среды.

Е. Коюмджиева (1970а) отмечает, что многие закономерности развития сарматских моллюсков (ускоренные темпы развития, усиленная адаптивная радиация, увеличение размеров) связаны с особенностями характера бассейна и не могут распространяться на обитателей нормально морских бассейнов. Однако именно более быстрые темпы развития сарматской фауны позволяют с большей достоверностью выяснить и закономерности общего характера (возможность симпатрического видообразования, значение конкурентных отношений в развитии тех или иных форм, возможность различного направления развития в одних и тех же условиях среды и др.). Как писал В.П. Колесников (1949а, стр. 14), "мы вправе называть сарматский бассейн естественной лабораторией, где процессы развития фауны протекали несравненно быстрее, чем в открытых морях".

Фауна сарматских моллюсков изучена еще далеко недостаточно. Несомненно, что дальнейшее ее исследование может многое дать для понимания сложных проблем формо- и видообразования.

МЭОТИЧЕСКИЙ БАССЕЙН

У большинства видов, населявших раннемэотический полузамкнутый бассейн, отмечается значительный размах индивидуальной (внутрипопуляционной) изменчивости.

Среди двустворчатых моллюсков крайне изменчивыми оказались представители большинства видов: *Mytilaster incrassatus*, *Paphia abichi*, *P. curta*, *Cerastoderma arcella mithridatis*, *Loripes pseudoniveus*, *Dosinia maeotica*, *Ervilia minuta*, *Abra tellinoides* и некоторые другие. Очень велика индивидуальная изменчивость у эпибионтных *Mytilaster incrassatus*. У них варьируют отношение высоты раковины к ширине (табл. XVI, фиг. 1, 2, 4, 5), степень изогнутости брюшного края (табл. XVI, фиг. 1, 2, 10, 11), степень развития переднего края, отношение длины спинного и заднего краев и характер их соединения (табл. XVI, фиг. 1-7, 9-11). Изменчива степень развития зубчатости спинного края позади макушки и зубов под макушкой (табл. XVI, фиг. 9, 11), при этом степень зазубренности спинного края связана с большей или меньшей толстостью раковины; это видно как на сарматских, так и на мэотических представителях вида. Очень сильная индивидуальная изменчивость объясняется, по-видимому, тем, что миоценовые *Mytilaster*, как и современные, жили колониями, образуя густые "щетки", где особи тесно примыкали друг к другу.

Очень значительная индивидуальная изменчивость была и у представителей *Paphia abichi*, особенно в связи с тем, что они часто селились в трещинах и отверстиях скал, из-за чего раковина деформировалась при дальнейшем росте животного (табл. XVIII, фиг. 26). Те особи, которые жили на детритово-ракушечных грунтах, обладали раковиной более правильной формы (табл. XVIII, фиг. 13, 14). Варьировала очень сильно удлиненность раковины, так что почти в каждой выборке имеются и короткие (табл. XVIII, фиг. 14, 16, 20), и длинные (табл. XVIII, фиг. 13, 15, 19) створки. Индивидуальной изменчивости были подвержены выпуклость, неравносторонность, относительная длина синуса, степень выступания макушки, развитие зияния (табл. XVIII, фиг. 27, 28). Очень сильно варьировало строение замка, особенно левой створки (табл. XVIII, фиг. 21-23), замок которой у 55-65% имеет три зуба, а у 35-45% - только два. Иногда средний кардинальный (или задний, если 4b не развит, или передний, если редуцирован 2a) раздвоен (табл. XVIII, фиг. 22), но чаще все зубы цельные. В правой створке строение замка более постоянно, но и здесь иногда отсутствует один из зубов, редко редуцированы два зуба.

Крайне большая индивидуальная изменчивость отмечается и для *Paphia curta andrussovia*. Наряду с удлиненно-овальными раковинами с низкой макушкой среди представителей этого подвида встречаются короткие овально-треугольные формы с высокой макушкой, но эти крайние формы в каждой выборке связаны рядом переходных форм (табл. XVIII, фиг. 1-4, 5-7, 8, 9, 10-12), а кривые изменчивости по всем признакам являются одновершинными. Кроме удлиненности, выпуклости, неравносторонности, степени выступания макушки и величины апикального угла, очень изменчивы также длина и форма синуса, длина нимфы, характер зубов. Так, из 90 промеренных правых створок на семи были бороздчатые и средний, и задний кардинальные зубы, на девяти - только средний, а на четырех - только задний (табл. XVIII, фиг. 5-7).

Достаточно изменчивыми были *Cerastoderma arcella mithridatis*, у которых в пределах одной выборки заметно варьировали удлиненность, выпуклость, апикальный угол (табл. XVII, фиг. 1, 2), число ребер, развитость чешуек на ребрах (табл. XVII, фиг. 3, 4). Очень изменчиво было строение замка. В правой створке развиты то два передних боковых (табл. XVII, фиг. 5), то верхний из них слабо заметен или даже совсем отсутствует (табл. XVII, фиг. 6). Кардинальные зубы обычно небольшие, явственно выраженные, но на некоторых раковинах не был развит передний из них, а у отдельных - задний, иногда же оба зуба были сильно недоразвиты (табл. XVII, фиг. 6). В левой створке изменчивости была подвержена степень развития заднего бокового зуба, который часто совсем не развит (табл. XVII, фиг. 10), а также кардинальных зубов, задний

из которых обычно отсутствовал, иногда же был хорошо заметен (табл. XVII, фиг. 9), реже и передний кардинальный зуб очень слабо развит. Значительно варьировала длина нимфы.

Широкая изменчивость была и у представителей *Loripes pseudoniveus*. Среди них в одном слое встречаются высокие экземпляры, у которых высота превышает длину (табл. XVI, фиг. 27), и несколько удлиненные (табл. XVI, фиг. 26). Большой частью поверхность створок гладкая, но иногда намечались валиковидные радиальные возвышения. Варьировали выпуклость, неравносторонность, величина апикального угла, степень развитости боковых зубов. Все эти изменения индивидуального порядка.

У *Sphenia anatina cimmeria* были изменчивы удлиненность створок, выпуклость, неравносторонность (табл. XIX, фиг. 34–37), величина апикального угла и длина синуса. Часто наблюдалась деформация створок: вдавленности на поверхности, искривления краев и т.д. (табл. XIX, фиг. 27, 35). Широкая изменчивость *Sphenia* в определенной степени может объясняться образом жизни этого моллюска в углублениях скал и камней.

Индивидуальная изменчивость *Dosinia maeotica* выразилась в вариации формы раковины и других признаков: большая часть раковин почти круглой формы (табл. XVII, фиг. 14, 18), но есть овальные, а с другой стороны – вытянутые в высоту (табл. XVII, фиг. 19). Различно развита была концентрическая скульптура (табл. XVII, фиг. 15, 16). Варьировали длина синуса, длина нимфы и степень развития боковых зубов.

У *Ervilia pusilla minuta* индивидуальной изменчивости подвержены многие признаки. Форма раковины могла варьировать от коротко-треугольной до треугольно-овальной (табл. XIX, фиг. 16, 17, 23–26). Значительно менялись выпуклость, степень выраженности килевого перегиба и изогнутости задней ветви замочного края. Макушка то заметно сдвинута вперед, то находится посредине замочного края.

Отмечалась большая индивидуальная изменчивость и у *Abra tellinoides*, отражающаяся в форме раковины, удлиненности, выпуклости, оттянутости и заостренности задней части раковины, неравносторонности (табл. XIX, фиг. 3, 4, 7, 8), степени развития боковых зубов в правой створке.

Среди брюхоногих моллюсков большой размах индивидуальной изменчивости наблюдался у представителей *Bittium acutum*, *Pirenella disjuncta disjunctoides*, *Cerithium comperei*, *Rissoa subinflata* и многих других видов.

Так, у *Bittium acutum* число спиральных ребрышек варьирует от трех до пяти на один оборот (табл. XXV, фиг. 21–24). Чаще всего их бывает пять, но у отдельных форм из одной и той же выборки насчитывается иногда четыре, а иногда и три спиральных ребрышка. Эти ребрышки не всегда одинаково отчетливо развиты. Наблюдаются отклонения и в степени выраженности осевых ребер. У большинства форм из одной и той же выборки осевые ребра развиты довольно слабо и проявляются в основном на более молодых оборотах (табл. XXV, фиг. 20–22). Но есть ряд экземпляров, у которых осевые ребра четко обозначены почти до основания последнего оборота (табл. XXV, фиг. 23, 24). Абсолютные размеры варьируют слабее, и также менее резко меняется отношение ширины раковины к ее высоте (от 0,28 до 0,37 – в выборке с мыса Урдюк; от 0,32 до 0,41 – в выборке с хут. Новороссийского).

Значительна индивидуальная изменчивость размеров и скульптуры раковины у представителей *Pirenella disjuncta disjunctoides*. Так, высота взрослой раковины в пределах одной выборки (уроч. Насыр) варьирует от 14 до 20 мм (при этом Ш/В варьирует от 0,32 до 0,44, Впо/В – от 0,37 до 0,45 и Ву/В – от 0,22 до 0,34). Скульптура типичных представителей этого подвида обычно состоит из пересечения трех спиральных ребер с аксиальными, с образованием в местах пересечения бугорков (табл. XXVII, фиг. 9, 12). Но в одном и том же местонахождении наряду с типичными формами встречаются уклоняющиеся экземпляры, у которых не три, а два спиральных ряда бугорков (табл. XXVII, фиг. 10), и на некоторых раковинах слабо развита осевая скульптура.

Как уже говорилось в главе II, И.Ф. Синцов (1897а) на основании этих признаков (два или три спиральных ряда бугорков) установил два вида — *Cerithium disjunctoides* и *C. novorossicum*, которые и до сих пор рядом исследователей признаются самостоятельными (Андрусов, 1906; Давиташвили, 1930; Осаулenco-Шульга, 1936б; Барг, 1966). Изучение индивидуальной изменчивости этих признаков у форм из одной выборки позволило установить постепенный переход от типичных *disjunctoides* к типичным *novorossicum*. У этих переходных форм наблюдается различная степень проявления третьего спирального ряда бугорков, находящегося под верхним швом (табл. XXVII, фиг. 12), так что можно построить ряд от форм с нормально развитым третьим (верхним) ребром до форм, у которых оно отсутствует. Изменчивой оказалась и форма бугорков. Они бывают то более округлыми (табл. XXVII, фиг. 12), то более вытянутыми в ширину (табл. XXVII, фиг. 9).

У *Cerithium comperei maeoticum* в пределах одной выборки варьируют абсолютные размеры (от 15 до 19 мм), высота последнего оборота ($V_{по}/V$ — от 0,53 до 0,70), а также степень выпуклости боковых сторон раковины и скошенности сифонального канала (табл. XXVI, фиг. 9–12). Удлиненность раковины и отношение высоты устья к высоте раковины изменяются в небольших пределах ($Ш/V$ — от 0,44 до 0,55; V_y/V — от 0,36 до 0,47). Меняются также число и степень развитости рядов бугорков на последнем обороте (табл. XXVI, фиг. 14–16). Чаще всего на нем развито два ряда бугорков, причем из них второй сверху ряд развит более заметно и бугорки в этом ряду крупнее (табл. XXVI, фиг. 7, 9, 10, 12). Однако на некоторых раковинах бывает развит и третий нижний ряд бугорков (табл. XXVI, фиг. 15), а иногда при наличии двух рядов бугорков из них наибольшего развития достигает самый верхний ряд (табл. XXVI, фиг. 13, 14, 16).

Весьма значительный размах индивидуальной изменчивости наблюдается и у риссоид, в особенности у *Rissoa subinflata*. В пределах одной выборки удлиненность раковины ($Ш/V$) колеблется от 0,50 до 0,68, $V_{по}/V$ — от 0,56 до 0,71 и V_y/V — от 0,37 до 0,46. Непостоянны и абсолютные размеры взрослых раковин — от 3,0 до 5,6 мм (табл. XXIII, фиг. 34–37, 40). Но особенно изменчива скульптура раковины. Неодинаково отчетливой бывает спиральная штриховка, в разной степени проявляется осевая ребристость. В одном и том же слое можно встретить раковины с очень отчетливой спиральной штриховкой (табл. XXIII, фиг. 37, 40–43, 49) и наряду с ними лишенные ее вовсе (табл. XXIII, фиг. 39, 45–48, 55). Этот признак мог бы позволить разделить *R. subinflata* на две группы, но ряд постепенных переходов показывает, что мы имеем дело с ярким проявлением индивидуальной изменчивости. Кроме спиральной штриховки, индивидуальной изменчивости подвержена и осевая скульптура. У одних представителей она развита очень отчетливо (табл. XXIII, фиг. 34–36, 41, 50), у других может настолько ослабевать, что раковина становится практически гладкой (табл. XXIII, фиг. 39, 46, 48, 55). Есть экземпляры, у которых осевые ребра редуцированы, но не полностью, обычно проявляясь на периферии оборота в виде бугорков (табл. XXIII, фиг. 47). Очень изменчива выпуклость оборотов. Можно легко подобрать ряд от форм с выпуклыми оборотами и сравнительно глубоким швом до форм с сильно уплощенными оборотами и поверхностным швом. Форма раковины при этом также варьирует от низкобашенковидной (табл. XXIII, фиг. 43, 51) до низко- и ширококонической (табл. XXIII, фиг. 39, 48). Замечено, что формы с выпуклыми оборотами и более глубоким швом, как правило, имеют хорошо развитую осевую скульптуру и спиральную штриховку (табл. XXIII, фиг. 37, 43, 51). Такую же индивидуальную изменчивость в особенностях скульптуры, выпуклости оборотов, глубине шва и общей форме раковины можно наблюдать и у другого близкого вида — *R. subangulata* (табл. XXIII, фиг. 30–33).

Из *Rissoacea* до некоторой степени изменчивыми являются и *Alvania pseudalvani*. Их индивидуальная изменчивость проявляется в некотором колебании абсолютных размеров, а также в том, что число осевых и спиральных ребер не всегда постоянно (табл. XXIV, фиг. 1, 2). Осевых ребер насчитывается у

одних экземпляров до 12, а у других – 13–14. Меняется и число спиральных ребер: у одних форм на предпоследнем обороте четыре ребра, у других – три и даже два. От этого зависят размеры ячеек, образующихся от пересечения спиральных и осевых элементов скульптуры. Непостоянно и число ребер на основании (три–четыре).

Из остальных раннеэотических видов индивидуальную изменчивость в скульптуре, абсолютных размерах, в большей или меньшей удлиненности раковины проявляют представители *Mohrensternia nasyrica* (табл. XXIV, фиг. 14–19), *M. multicostrata kerchensis* (табл. XXIV, фиг. 21–24), *Bittium reticulatum* (табл. XXV, фиг. 11–16), *Nassarius retowskii* (табл. XXVIII, фиг. 1–3) и ряда других видов. Изменчивы и те виды, раковина которых не несет спиральных украшений (*Hydrobia ventrosa*, *Odostomia pallida* и др.). У них варьируют удлиненность раковины, высота последнего оборота, выгнутость оборотов и т.п.

Очень слабо изменчивы *Alvania montagui*, *Polinices catena helicina*, *Rissoa ventricosa*, *Gibberula philippii*, т.е. наиболее полигалинные для этого бассейна виды, существовавшие в нем сравнительно непродолжительное время и в основном в ограниченном районе (Грузия, р. Галидзага).

На изученном материале в некоторых случаях можно наблюдать и групповую (популяционную, экологическую, эколого–географическую) изменчивость, когда выборки из разных местонахождений отличаются одна от другой. Эти различия возникали в основном как следствие адаптации вида к требованиям местной среды, но могли быть и чисто случайными.

При популяционной изменчивости наблюдаются главным образом вариации тех же признаков, которые являлись наиболее пластичными при сравнении отдельных индивидуумов между собой в пределах одной выборки. Так, групповая (популяционная) изменчивость наблюдается у таких изменчивых видов, как *Mytilaster incrassatus*, *Paphia abichi*, *Cerastoderma arcella mithridatis*, *Loripes pseudoniveus*, *Dosinia maeotica*, *Pirenella disjuncta disjunctoides*, *Rissoa subinflata*, *Alvania pseudalvania*, *Bittium acutum*, *Odostomia insculpta*.

У *Mytilaster incrassatus* популяционная изменчивость выражается в том, что в некоторых выборках преобладают формы с очень сильноизогнутым брюшным краем, в других – больше экземпляров со слабоизогнутым или почти прямым краем; в одних местонахождениях многочисленны раковины с конечными макушками, а в других – с развитым передним краем и т.д.

По аналогии с современными моллюсками (*Dreissena polymorpha* и *D. rostriformis*, например) большая изогнутость брюшного края, а следовательно, большее развитие биссальной щели могли быть обусловлены жизнью в более мелководных условиях при большей подвижности воды.

Популяционная изменчивость отмечается и для представителей *Paphia abichi*. Наряду с выборками, в которых преобладают очень неравносторонние раковины с длиной нимфой (табл. XVIII, фиг. 25), отмечены выборки с преобладанием менее неравносторонних экземпляров с более короткой нимфой (табл. XVIII, фиг. 17, 18, 21–23).

В нижнеэотическом детритовом ракушечнике у с.Новая Богдановка найдены довольно многочисленные мелкие створки (до 6,5–7,0 мм) этого вида, имеющие некоторые признаки, переходные к *P. curta*, а именно: более острый апикальный угол, более выступающую макушку, хорошо развитый зуб 4b на всех просмотренных створках, хотя в целом по всем признакам эта выборка несомненно относится к *P. abichi*. Возможно, сильная изменчивость в этом участке бассейна вызвана понижением солености в связи с притоком речных вод, о котором свидетельствует наличие раковин *Unio*, *Viviparus*, *Planorbis*, захоронявшихся в виде обломков и целых створок вместе с раковинами морских форм.

У *Loripes pseudoniveus* раковины, собранные в нижнеэотических детритовых ракушечниках восточнее Керчи, в среднем имеют более острый апикальный угол (98–124°, средн. 113°), чем раковины из нижнеэотических детритовых ракушечников р. Висунь (113–133°, средн. 122°).

Таблица 73

Коэффициент вариации (в %) различных признаков для *Dosinia maeotica* в зависимости от условий обитания

Грунт	вс/д	вып/вс	дпч/д	дс/д	Апикальный угол
Детритово-ракушечный	3,8	12,7	12,4	6,4	5,3
Песчаный	4,7	12,6	16,6	6,6	6,5

Среди *Dosinia maeotica* отмечаются выборки, в которых преобладают очень плоские раковины, причем, как правило, они приурочены к песчаникам и пескам (табл. XVII, фиг. 16), тогда как в известковой коре мшанковых биогермов и в детритовых ракушечниках преобладают раковины с более выпуклыми створками (табл. XVII, фиг. 14, 15). Следует отметить, что от определенных факторов среды зависел и размах изменчивости представителей этого вида. Так, *D. maeotica* на более благоприятных для них детритово-ракушечных грунтах были менее изменчивы, чем на песчаных грунтах, где они встречались сравнительно редко (табл. 73).

Популяционная изменчивость *Ervilia pusilla minuta*, как правило, укладывается в те же рамки, что и индивидуальная. Это видно при сравнении средних величин отдельных признаков для разных выборок. Только по величине апикального угла некоторые выборки резко отличаются по преобладанию форм то с более тупым, то с более острым углом. Фациальные различия для этих выборок отсутствуют, так что причина отличий осталась невыясненной.

Популяционная изменчивость у *Pirenella disjuncta disjunctoides* в основном касается более или менее четкого развития скульптурных украшений и некоторой разницы в средних значениях ряда признаков. Так, пределы колебания признака Ш/В у насырских *P. disjuncta disjunctoides* составляют 0,32–0,44, при среднем значении этого признака 0,38; Впо/В = 0,37 – 0,45, средн. 0,41 и Ву/В = 0,22–0,34, средн. 0,26. Те же признаки у представителей этого подвида из д. Семеновка (бывш. Китень) несколько отличны: Ш/В колеблется от 0,36 до 0,45, при среднем значении этого признака 0,40; Вп/В = 0,39–0,50, средн. 0,44 и Ву/В = 0,25–0,34, средн. 0,28. У насырских форм несколько более резко выражена осевая скульптура.

Соседние популяции *Alvania pseudalvania* (с. Золотое и уроч. Насыр) отличаются тем, что большинство форм из с. Золотое имеют по три-четыре спиральных ребрышка на предпоследнем обороте (табл. XXIV, фиг. 1), а большинство форм из уроч. Насыр – только по два (табл. XXIV, фиг. 4–6), реже три спиральных ребрышка (при этом третье ребрышко, находящееся под верхним швом, слабо развито).

Сравнение популяций *Odostomia insculpta* из этих же районов показало заметную разницу в высоте последнего оборота. Так, у форм из с. Золотое отношение Впо/В имеет среднее значение 0,61 (при колебании этого признака от 0,59 до 0,62), а у форм из уроч. Насыр среднее значение этого признака – 0,64 (при вариации от 0,62 до 0,65). При этом удлиненность раковины (Ш/В) и высота устья практически не отличаются: у форм из с. Золотое среднее значение Ш/В = 0,49, Ву/В = 0,39, а значение этих же признаков у насырских форм соответственно 0,50 и 0,40.

Более отчетливые изменения, приводившие в ряде случаев к образованию отдельных внутривидовых группировок (морф и подвидов), наблюдаются при сопоставлении представителей одного и того же вида из разных участков мезотического бассейна, условия которых отличались по одному или нескольким факторам (соленость, температура, грунты и т.д.).

Такая определенная экологическая изменчивость отмечена для *Abra tellinoides*: экземпляры из глинистых, глинисто-песчаных и песчаных осадков, жив-

шие на илистом и песчаном грунтах, имели менее выпуклую раковину (средн. вып/вс = 0,19–0,21) со слабее развитыми боковыми зубами в правой створке (табл. XIX, фиг. 2, 6–8), а формы, приуроченные к коре мшанковых биогермов, обладали более выпуклой раковиной (средн. вып/вс = 0,24–0,27) обычно с хорошо развитыми боковыми зубами на правой створке (табл. XIV, фиг. 1, 3–5, 9).

Наблюдается групповая (эколого-географическая или экологическая) изменчивость и для *Cerastoderma arcella mithridatis*. Она выражается в том, что популяции из более северных районов мезотического бассейна отличались от популяций из южных районов. Вероятнее всего, это связано с различиями температуры и солености в этих районах.

Н.И. Андрусов (1890), наряду с *Cardium mithridatis*, описал форму, которую он назвал *C. obsoletum* var. Изучение оригинала показало, что это крайняя форма ряда изменчивости *Cerastoderma arcella mithridatis* по удлинению, т.е. короткая форма с коэффициентом удлиненности 0,9. Л.Ш. Давиташвили (1930), назвав форму *Cardium maeoticum*, в то же время указал, что этот вид "принадлежит к той же группе (т.е. *C. mithridatis*) и родствен описываемому виду" (стр. 19). П.Л. Осауленко-Шульга (1936б) описала новую разновидность *C. mithridatis* var. *ukrainikum*, которая, по ее мнению, является промежуточной между *C. mithridatis* и *C. maeoticum* и отличается от типовых представителей *C. mithridatis* большей укороченностью и выпуклостью раковины, меньшими размерами, более развитым замком левой створки и более длинной нимфой (табл. 74). Все эти отличия выявляются на средних величинах, но при вычислении коэффициента различия он получается меньше единицы (0,67 для вс/д и 0,68

Таблица 74

Сравнение некоторых признаков раковин *Cerastoderma arcella mithridatis* из различных районов

Признак		Низовья Днепра и Ингульца	Керченский п-ов, Западное Предкавказье	Коэффициент различия
Максимальная длина раковины		11,5	15,7	
вс/д	пределы колебаний	0,76–0,92	0,68–0,92	0,67
	М	0,84	0,78	
	σ	0,038	0,051	
вып/вс	пределы колебаний	0,38–0,45	0,26–0,45	0,68
	М	0,42	0,38	
	σ	0,02	0,039	
Длина нимфы по отношению к длине задней ветви замочного края, %	> 1/3	25	6	
	1/3	56	38	
	< 1/3	19	56	
Строение замка левой створки	1 + 1 -	40	51	
	1 + 1 + 1	20	39	
	1 + 2 + 1	40	10	

Таблица 75

Средние значения некоторых признаков для морф *Pirenella disjuncta disjunctoides*

Признак	α	β
Ш/В	0,39	0,36
Впо/В	0,43	0,40
Ву/В	0,27	0,25

(морфа β ; табл. XXVII, фиг. 13-17) - выделяются среди *Pirenella disjuncta disjunctoides*. Они несколько отличаются и по удлинённости раковины (Ш/В), а также по высоте последнего оборота и устья (табл. 75). Морфа β в основном приурочена к краевым участкам раннемэотического бассейна (реки Гумс, Аксай и др.), где солёность временами заметно понижалась, о чем говорят находки (совместно с *Pirenella*) довольно многочисленных раковин *Congeria panticapaea*. Морфа β была также найдена в районе Борисфенского залива (г. Берислав), где тоже могли быть несколько пониженные солёность и температура в сравнении с открытыми частями бассейна, к которым была приурочена морфа α .

Некоторые данные были получены относительно изменения и размаха изменчивости видов в отдельные периоды их существования: при вселении в новые условия, при распространении в участки, неблагоприятные для жизни, при вытеснении другими видами.

Изменение размаха изменчивости при вселении и дальнейшем распространении вида было изучено на представителях *Congeria panticapaea* (табл. 76). Солоноватоводные *C. panticapaea*, вселившиеся при начавшемся опреснении в бассейн, в котором господствовали морские виды, были менее изменчивы, чем в последующий период, когда они стали господствующими формами. Во второй половине позднего мэотиса, когда господство перешло к другому виду этого рода - *C. amygdaloides*, изменчивость *C. panticapaea* уменьшается.

Уже отмечалось, что в более благоприятных условиях изменчивость некоторых видов была менее широкой, чем в менее соответствующей для них обстановке (*Dosinia maeotica*; см. табл. 73).

Многие раннемэотические моллюски относятся к полиморфным видам, так что в раннем мэотисе встречается ряд подвидов: *Ostrea edulis maeotica*, *Paphia curta curta*, *P. curta andrussovi*, *Cerastoderma arcella mithridatis*, *Ervilia pusilla minuta*, *Sphenia anatina cimberia*, *Alvania pseudalvania pseudalvania*, *A. pseudalvania raricostata*, *Mohrensternia multicostata kerchensis*, *Scrithium comperei comperei*, *C. comperei maeoticum*, *C. comperei melanieforme*, *Pirenella di-*

Таблица 76

Коэффициент вариации (%) некоторых признаков для *Congeria panticapaea* в различные этапы развития мэотического бассейна

Время	Характер распространения	вс/д	вып/вс	вс пл/вс
Конец позднего мэотиса	Характерная форма комплекса <i>C. amygdaloides navicula</i>	10,0	16,6	14,1
Начало позднего мэотиса	Широкое распространение, руководящая форма комплекса <i>C. panticapaea</i>	12,6	15,8	14,8
Ранний мэотис	Редкие экземпляры	11,6	15,2	11,0

sjuncta disjunctoides, *Polinices catena helicina*, *Odostomia pallida minima*. Из них *Cerithium comperei comperei* и *Polinices catena helicina* не являются специфическими для мэотического бассейна, так как первый известен из среднесарматских, а второй – из миоценовых и более поздних отложений Средиземноморской и других областей. Остальные подвиды известны только из районов, где развиты мэотические отложения. Однако относительно эндемичности и специфичности большинства подвидов – приобретена ли она в самом раннемэотическом бассейне или до входа в него – пока по имеющимся фактическим данным сказать с определенностью трудно. Очевидно только, что такие полиморфные виды, как *Paphia curta*, *Alvania pseudalvania* и *Cerithium comperei*, разветвились в силу географической неоднородности среды на ряд подвидов в самом раннемэотическом бассейне.

Paphia curta представлена двумя подвидами. Наиболее массовый из них *P. curta andrussovi* характеризуется маленькими размерами (до 11,5 мм), сильно выдающейся макушкой ($M_{\text{вм/вс}} = 0,18$), значительной выпуклостью и неравносторонностью ($M_{\text{вып/вс}} = 0,39$; $M_{\text{дпч/д}} = 0,29$) и синусом мантийной линии, не доходящим обычно до середины створки (табл. XVIII, фиг. 1–12). Приурочены представители этого подвида к северным несколько опресненным районам мэотического бассейна (в основном Борисфенский залив). Типовой подвид отличается более крупными раковинами (до 18–23 мм) с умеренно выдающейся макушкой ($M_{\text{вм/вс}} = 0,10$), умеренной выпуклостью и неравносторонностью ($M_{\text{вып/вс}} = 0,35$; $M_{\text{дпч/д}} = 0,33$) и синусом, заходящим за середину створки (табл. XVII, фиг. 23–26). Представители этого подвида встречались в юго-восточных и восточных открытых районах мэотического моря. Подвиды *P. curta* имели определенный географический ареал и некоторые экологические отличия, связанные с отношением к солености и, возможно, к температуре.

Среди *Alvania pseudalvania* выделяются два подвида: *A. pseudalvania pseudalvania*, для которого характерна несколько более стройная форма раковины и большее число осевых ребер на последнем обороте (12–14) (табл. XXIV, фиг. 1–6), и *A. pseudalvania raricostata*, раковина которого имеет более ширококоническую форму и меньшее число осевых ребер на последнем обороте (9–11) (табл. XXIV, фиг. 7–10). Типовой подвид был распространен более широко, чем *A. pseudalvania raricostata*, и приурочен к коре мшанковых биогермов, развитых на Керченском полуострове и иногда в Западном Предкавказье. *A. pseudalvania raricostata* была встречена только в одном местонахождении (с. Вакэ, Западная Грузия) в глинистых осадках, по-видимому, не связанных с биогермными образованиями.

Так как *Alvania* – обитатели водорослевых зарослей, по-видимому, характер грунта не имел для них первостепенного значения и вряд ли оказывал заметное влияние на изменчивость вида в целом. Различия могли быть связаны с разницей географических широт и, скорее всего, с более высокой температурой и, возможно, с большей соленостью воды в более южных районах раннемэотического бассейна, как это имело место и для *Paphia curta*.

Возникновение новых мэотических подвидов *Cerithium comperei* (*C. comperei maeoticum* и *C. comperei melanieforme*), по-видимому, было связано с влиянием нескольких факторов среды, таких, как тип грунта, температура и соленость. Современные цериты живут в области распространения водной растительности на разных типах грунтов. Однако отмечается явное тяготение определенного вида к одному типу осадков. Разные подвиды *C. comperei* также предпочитали определенные типы грунтов.

Cerithium comperei comperei из мэотических отложений в основном приурочен к ракушечным и детритовым известнякам. Его распространение главным образом было ограничено наиболее южными частями бассейна (Азербайджан, села Маразы и Дженги), хотя находки представителей этого подвида известны и в Западном Предкавказье (р. Пшиш).

Cerithium comperei maeoticum главным образом связан с корой выветривания мшанковых биогермов и был распространен в районе нынешнего Керченс-

Таблица 77

Сравнение мзотических подвидов *Cerithium comperei* по ряду признаков

Подвид	Максимальная высота раковины, мм	Ш/В (средн.)	Впо/В (средн.)	Ву/В (средн.)	Сифональный канал	Степень развитости скульптуры	Степень приподнятости шва в приустьевой части
<i>C. comperei comperei</i>	15,5	0,46	0,53	0,32	Умеренно скошен	Отчетливо левая	Обычно не приподнят
<i>C. comperei maeoticum</i>	19,0	0,49	0,61	0,41	Сильно скошен	Отчетливо левая	Сильно приподнят
<i>C. comperei melanieforme</i>	13,5	0,43	0,52	0,36	Сильно скошен	Слабая	Сильно приподнят

кого полуострова. Очень редко находки этого подвида известны из Западного Предкавказья (между сел. Горячий Ключ и станцией Хадьженской), где также связаны с мшанковыми биогермами.

Cerithium comperei melanieforme был приурочен к более северным, окраинным частям раннемзотического бассейна (р. Гумс, г. Берислав, Свободный порт) и связан с песчано-глинистыми и известковистыми осадками. Для этого подвида характерны наименьшие размеры раковины и заметная сглаженность скульптуры, что могло быть связано с несколько пониженной соленостью и более низкой температурой воды в этих районах.

Сравнение ряда признаков трех мзотических подвидов *C. comperei* приведено в табл. 77. Все три подвида связаны рядом переходных форм (табл. XXVI, фиг. 1-24) и за время существования раннемзотического бассейна не успели разойтись настолько, чтобы стать самостоятельными видами.

Следует подчеркнуть, что в самом раннемзотическом бассейне, несмотря на длительность его существования и весьма затрудненную связь с открытыми водами, формообразовательный процесс выразился в основном лишь в очень значительном размахе внутривидовой изменчивости. Если этот процесс и перерастал иногда в видообразовательный, то, как правило, это видообразование носило незавершенный характер (примеры: *Cerastoderma arcella mithridatis* - две морфы, *Paphia curta* - два подвида, *Alvania pseudalvania* - два подвида, *Cerithium comperei* - два новых подвида и т.д.). По-видимому, это явление в достаточной степени объясняется значительной эврибионтностью морских видов, населявших раннемзотический бассейн, большинство из которых оказались консервативными эврибионтами и лишь немногие могут быть условно отнесены к прогрессивным эврибионтам с ограниченной адаптивной радиацией (виды *Cerastoderma*, *Paphia*, *Alvania*, *Cerithium* и некоторые другие).

Исключением является возникновение нового вида и рода *Coelacanthia quadrispinosa*, отделившегося от явно прогрессивного эврибионта *Rissoa subinflata*, скорее всего, в результате адаптивной дивергенции и экологической изоляции. Выше уже говорилось о значительном размахе индивидуальной и групповой изменчивости представителей *R. subinflata*. Изменчивость этого вида шла в разных направлениях, оставаясь в рамках внутривидовой до тех пор, пока вид в целом занимал свою экологическую нишу. Возможность образования местной популяции в иной экологической нише и способствовавший развитию и совершенствованию изоляции этой местной популяции от родительского вида естественный отбор привели к отделению от *R. subinflata* нового вида, который настолько отличается по морфологии раковины (и по всей вероятности, по анатомии

и физиологии самого животного) от исходного, что многие исследователи не считали даже возможным относить его к семейству Rissoidae, а автор вида Н.И. Андрусов отнес его к новому роду *Coelacanthia*. О близком генетическом родстве *Coelacanthia quadrispinosa* и *Rissoa subinflata* позволяют судить не сколько необычных форм *C. quadrispinosa*, найденных нами в районе г. Аршинцево и обнаруженных также в коллекциях Н.И. Андрусова с этикеткой "Вороновский спуск" (табл. XXV, фиг. 2-5). Эти своеобразные формы отличаются от типичных гладких и тонкостенных *C. quadrispinosa* более или менее вытянутой конусовидной сравнительно толстостенной раковиной, украшенной одновременно и слабо развитыми тонкими спиральными струйками, и остатками осевых ребер в виде бугорковидных выступов на периферии оборотов, а также шипами или, вернее, дуговидными чешуями, представляющими следы обломанных полых шипов (табл. XXV, фиг. 2, 4, 5). Наличие спиральной и остатков осевой скульптур в виде бугорковидных выступов очень сближает эти крайние формы *C. quadrispinosa* с теми вариантами изменчивости *R. subinflata*, у которых хорошо развита спиральная струйчатость, а осевые ребра в основном проявляются в виде бугорков на периферии оборотов (табл. XXV, фиг. 1).

В то же время присутствие полых шипов и в большинстве случаев более вытянутая конусовидная форма раковины позволяют включить эти переходные формы в рамки вида *C. quadrispinosa*. Отделение нового вида (и рода) *C. quadrispinosa* от родительского *R. subinflata* произошло, по-видимому, очень ускоренными темпами, так что это ускорение вполне возможно считать скачком. При отделении были утрачены некоторые признаки (осевые ребра, спиральная скульптура) и приобретены новые (полые шипы, облегчение раковины за счет утоньшения ее стенок и пр.). Все это могло быть связано с изменением образа жизни моллюска. *R. subinflata*, судя по аналогии с современными риссоиды, жили, скорее всего, в зарослях морских трав и водорослей, медленно передвигаясь по ним или плотно прикрепляясь ногой к веточкам растений. Появление длинных, полых (а значит, облегченных), легко обламывающихся шипиков на раковине моллюска вряд ли могло произойти, закрепиться и развиться дальше как устойчивый наследуемый признак при подобном образе жизни. Облегченная тонкостенная раковина и полые шипы скорее позволяют предположить, что моллюск с такими морфологическими особенностями раковины мог парить в жидком илистом осадке, а не ползать среди густых зарослей водных растений.

Широкая изменчивость представителей *R. subinflata* могла привести к случайному появлению очень небольшой популяции форм, способных жить в иных условиях, чем родительский вид. Эти уклоняющиеся формы не были сметены давлением естественного отбора, а, наоборот, с помощью его определенной направленности смогли наследственно закрепить новые, полезные для организма признаки.

Этот случай может служить примером симпатрического видообразования. Большинство же других специфичных для раннего мэотиса морских видов, судя по тому, что они уже при вселении в мэотический бассейн имели отличия от исходных средиземноморских видов, скорее всего сформировались не в самом раннемэотическом бассейне, а в некотором гипотетическом водоеме где-то в области Восточного Средиземноморья. В основном эти виды - результат географического видообразования.

Следует обратить внимание на некоторые общие для родов *Dosinia* и *Loripes* явления. Мэотический вид *Dosinia maeotica* имеет общие черты с обоими видами этого рода, жившими в миоценовых морских бассейнах Средиземноморья, - *D. lupinus* и *D. exoleta*. При этом по признакам, которые являются видовыми и разделяют *D. exoleta* и *D. lupinus* (характер концентрической скульптуры, величина апикального угла, удлиненность), *D. maeotica* является как бы переходной формой между этими видами (табл. 56). Таким образом, либо мэотический вид произошел от *D. exoleta* путем приобретения признаков, характерных для *D. lupinus* (скульптуры из тонких тесно расположенных концентрических ребрышек и более острого апикального угла), либо *D. maeotica* прои-

зошла от *D. lupinus* через развитие более удлиненной раковины с более тупым апикальным углом, сходной с раковиной *D. exoleta*.

Интересно, что такое же явление наблюдается у рода *Loripes*. В среднемиоценовых морях были распространены представители двух видов — *L. dentatus* и *L. dujardini*, резко отличавшиеся рядом признаков. В эоценое встречается вид *L. pseudoniveus*, который по большинству признаков занимает промежуточное положение между указанными видами (табл. 55). Развитие нового вида, от какого бы из среднемиоценовых видов он ни произошел, шло по пути приобретения признаков другого существовавшего одновременно вида.

Возможно, эти оба случая объясняются тем, что эоценоические виды *Loripes* и *Dosinia*, производя от одного из морских видов этих родов, живших в исходном средиземноморском бассейне, заняли затем экологические ниши не только предкового вида, но и другого вида. Это привело к более широкой изменчивости и приобретению признаков не только предкового, но и другого вида этого рода.

Очень изменчивы были и солоноватоводные эоценоические моллюски — представители родов *Congeria*, *Dreissena*, *Theodoxus*, *Hydrobia*, *Caspihydrobia*, *Turricaspi*, *Pseudamnicola* и некоторых других.

У *Congeria amygdaloides navicula* крайне велика была изменчивость формы раковины. Наряду с удлиненно-овальными формами (табл. XX, фиг. 1–3, 7, 15, 17) встречались короткоовальные (табл. XX, фиг. 5, 6, 8, 14, 19), вместе с очень плоскими (табл. XX, фиг. 1–3, 5) — значительно выпуклые (табл. XX, фиг. 4, 6). Варьировали расположение и степень развития килевого перегиба (табл. XX, фиг. 17–19), отношение длины спинного и заднего краев и характер их соединения (табл. XX, фиг. 14–16, 17–19), форма брюшного края (табл. XX, фиг. 20, 21), величина септы и апофизы и степень отогнутости апофизы (табл. XX, фиг. 11–13, 20, 21). В западной части эоценоического бассейна (Болгария) изменчивость этого подвида была меньше и носила явственно групповой характер, что позволило Е. Коюмджиевой (1969а) выделить в этой области два подвида, отнесенные ею к виду *C. navicula*, который она считает самостоятельным по отношению к *C. amygdaloides*, т.е. *C. navicula navicula* и *C. navicula oblonga*. В Крымско-Кавказской области отличия этих подвигов и их самостоятельность не подтверждаются. Индивидуальная изменчивость *C. amygdaloides navicula* здесь в большинстве выборок очень широка, включая, как правило, оба подвида Коюмджиевой, и лишь несколько усиливается преобладанием тех или других вариантов изменчивости в отдельных выборках.

Также велика была изменчивость формы раковины у широко распространенного подвида *Congeria panticaeae panticaeae*. Крайне изменчивы удлиненность (табл. II, фиг. 22–26), выпуклость, отношение спинного и заднего краев и характер их сочленения (табл. XX, фиг. 36, 37, 30–32), степень изогнутости брюшного края (табл. XX, фиг. 30–32) и развития килевого перегиба (табл. XX, фиг. 27–29), относительная ширина брюшного поля по отношению к спинному (табл. XX, фиг. 24, 26), т.е. все признаки, наблюдаемые на раковине. Менялась и степень развития отогнутости апофизы (табл. XX, фиг. 30–32, 34, 35). Большинство признаков показывает значительную изменчивость в пределах единой выборки. Еще более значительная изменчивость выявляется при сравнении разных выборок, в одних из которых преобладают более удлиненные раковины, в других — более короткие, в одних явственно килеватые формы, в других — со слабо выраженным килевым перегибом и т.д.

Широкая изменчивость характерна и для появившихся в эоценое *Dreissena polymorpha*. Были изменчивы форма раковины, степень развития кила (табл. XX, фиг. 39, 40), характер соединения спинного и заднего краев и соотношение их длины, форма брюшного края (табл. XX, фиг. 41–43) и относительная ширина брюшного края по отношению к спинному, т.е. все признаки, которые можно наблюдать на раковине.

В табл. 78 приведены сравнительные данные по изменчивости различных признаков (выраженной через коэффициент вариации) для сарматских, эоценоических и позднечетвертичных видов *Congeria* и *Dreissena*.

Таблица 78

Коэффициент вариации (в %) различных признаков для видов одних и тех же солоноватоводных родов из сарматских (1), мезотических (2), новоэвксинских (3) и древнечерноморских (4) отложений

Вид	вс/д	вып/вс	сп.к./з.к.
<i>Congerina moldavica</i> (1)	9,4	13,6	-
<i>C.panticapaea</i> (2)	11,4	15,7	15,4
<i>C.amygdaloides navicula</i> (2)	8,2	16,5	-
<i>Dreissena polymorpha</i> (2)	8,5	15,0	15,0
<i>D.polymorpha</i> (3)	12,8	14,3	-
<i>D.polymorpha</i> (4)	7,3	10,6	-

Значительной была изменчивость раковин *Theodoxus stefanescui*. Непостоянными являлись абсолютные размеры (высота раковины от 5,5 до 7,3 мм, ширина от 7,5 до 9,3 мм), несколько изменчива форма раковины ($Ш/В=0,70-0,83$), очень изменчив рисунок наружной поверхности, обычно хорошо сохраняющийся на ископаемых раковинах. Очень непостоянным признаком являлось наличие или отсутствие бугорка позади основания столбикового края (табл. XXI, фиг. 10). Подсчет раковин, несущих бугорки, и раковин, лишенных его, показал отношение 1:3. Этот признак также был непостоянен и у другого мезотического вида - *Theodoxus politus* (подвид *andrussovi*).

В высшей степени изменчивы представители *Hydrobia ossovinarum*. Форма раковины менялась от более или менее высокобашенковидной (табл. XXI, фиг. 37, 38) до более или менее короткокonusовидной (табл. XXI, 39-41). Изменчивы высота и вышуклость последнего оборота (табл. XXI, фиг. 37, 39, 44). Далеко не всегда хорошо и отчетливо обозначен киль: встречались популяции, в которых большая часть форм была лишена или почти лишена килля (табл. XXI, фиг. 45). Однако эти бескилевые формы связаны рядом переходов с отчетливо килеватыми. Обычно у представителей *H.ossovinarum* пупка нет (табл. XXI, фиг. 37, 42), но встречались и формы с шелевидным пупком (табл. XXI, фиг. 44).

Изменчивы форма раковины и степень выраженности пупковой щели у *H.striatocarinata* (табл. XXI, фиг. 34, 35).

Представители рода *Turricaspia* также были изменчивы по ряду признаков. *T.brusinai* варьировала как по форме раковины, так и по высоте последнего оборота (табл. XXII, фиг. 9-12). У *T.sinzowi* очень непостоянными признаками являлись наличие и степень выраженности килей (табл. XXII, фиг. 13-16). Варьировала форма раковины - то более стройная (табл. XXII, фиг. 18), то более широкобашенковидная (табл. XXII, фиг. 17) - у *T.carinata*. Степень развитости пластинчатого килля у этого вида также различна (табл. XXII, фиг. 17, 20).

Очень непостоянны число оборотов и степень удлиненности раковины у *T.aberrans*. Наряду с семиоборотными башенковидными формами (табл. XXII, фиг. 27, 28) в одной и той же выборке немало раковин, состоящих из пяти-шести оборотов и имеющих более укороченную конусовидную форму (табл. XXII, фиг. 30-34). Н.И. Андрусов под названием *Micromelania aberrans* описал (1890) и изобразил (1906, табл. III, фиг. 40, 41) именно удлиненные семиоборотные формы, являющиеся крайними вариантами изменчивости вида в целом.

Наиболее значительна изменчивость у ряда представителей рода *Pseudamnicola*. У *P.(Barassia) margaritaeformis* очень непостоянным признаком являлись наличие и степень проявления килей. На последнем обороте одних раковин кили почти не развиты (табл. XXIII, фиг. 8, 13), у других наблюдаются два одинаково развитых килля (табл. XXIII, фиг. 10, 11), а у третьих более отчетливо развит только верхний киль (табл. XXIII, фиг. 12). Судя по описанию этого вида,

приводимого Андрусовым (1890) под названием *Pyrgula margarita*, встречаются еще и такие формы, у которых наиболее отчетлив нижний киль.

У *Pseudamnicola (B.) purpurina*, кроме верхнего очень резкого килля, на некоторых раковинах заметен еще один киль, проходящий выше периферии последнего оборота (табл. XXIII, фиг. 18, 19), а также не всегда отчетливо развита спиральная штриховка.

Особенно же изменчивы были представители подрода *Staja* — *Pseudamnicola (Staja) pseudovariabilis* и *P.(S.) striata*. У первого вида очень непостоянна форма раковины: то более, то менее конусовидно-овальная, иногда удлинненно-овальная (табл. XXII, фиг. 38, 39). Изменчивы высота завитка и коррелятивно связанная с этим признаком высота последнего оборота. Варьировали выпуклость оборотов, высота устья и некоторые другие признаки. Но особенно изменчива была ширина пупкового отверстия. Наряду с формами, у которых пупок шелевидный, встречаются раковины с отчетливым довольно широким пупком (табл. XXII, фиг. 38, 39). У таких форм внутренняя губа очень слабо касается брюшной части последнего оборота и столбика.

Крайне изменчив и другой генетически близкий с предыдущим вид *Pseudamnicola (Staja) striata*. Представители этого вида варьировали по размерам и форме раковины (табл. XXII, фиг. 42–46). Не на всех экземплярах одной выборки одинаково отчетливо развита спиральная штриховка. Некоторые крайние формы иногда совершенно лишены спиральной штриховки, на других спиральная скульптура заметна не на всех оборотах (табл. XXII, фиг. 45, 47). Обычно для представителей этого вида характерна заметная ступенчатость оборотов с образованием небольшого плеча под верхним швом (табл. XXII, фиг. 42, 43). Однако и этот признак также подвержен изменчивости (табл. XXII, фиг. 44, 46). Заметно варьировала и степень срастания внутренней губы со столбиком. Для типичных *P.(S.) striata* из верхов верхнемэотических отложений, найденных в районе г. Аршинцево, характерны отсутствие пупка и плотное срастание внутренней губы со столбиком (табл. XXII, фиг. 42). Многие же варианты изменчивости из выборок, взятых из тех же верхнемэотических отложений, но в районе с. Каменское, имеют отчетливо выраженный пупок (табл. XXII, фиг. 46). Как уже говорилось в главе II, формы этого вида, у которых был развит отчетливый пупок и отсутствовала или почти отсутствовала спиральная скульптура, очень близки к *P.(S.) pseudovariabilis*.

Изменчив был и вид *P.(S.) maeotica*, генетически наиболее близкий к *P.(S.) pseudovariabilis*. У него варьировали удлиненность раковины, выпуклость оборотов и высота завитка. Варианты изменчивости *P.(S.) maeotica*, у которых более отчетливо выражен пупок и более плоские обороты, очень близки к *P.(S.) pseudovariabilis*, отличаясь только меньшими размерами.

В позднемэотическом бассейне среди двусторчатых моллюсков не возникло новых видов. Однако среди гастропод оказалось немало эндемичных и специфичных видов, происхождение которых не совсем ясно, но, по-видимому, в ряде случаев связано с видообразованием в самом позднемэотическом бассейне. Здесь могли возникнуть многие виды родов *Pseudamnicola* и *Turricaspia*, не известные из более ранних отложений.

Оценивая характер и направление изменчивости мэотических моллюсков в связи с изменением условий среды обитания, можно отметить, что для видов морского происхождения они в общих чертах были сходны с характером и направлением изменчивости моллюсков из других морских бассейнов (например, позднечетвертичных — карангатского и черноморского). Так, раннемэотические гастроподы при изменении солености и температуры проявляли ту же закономерную реакцию, что и позднечетвертичные черноморские виды (Ильина, 1966), а именно: при понижении солености и температуры у них наблюдалось ослабление скульптуры на наружной поверхности раковины (*Pirenella disjuncta disjunctoides*, *Cerithium comperei* и др.) и некоторое уменьшение абсолютных размеров (*Cerithium comperei melanieforme* и др.).

Так же, как и у позднечетвертичных моллюсков, изменение условий обитания привело ряд видов в раннемэотическом бассейне к образованию эколо-

гических морф и подвидов. Образование этих внутривидовых группировок происходило в основном за счет усиления индивидуальной и популяционной изменчивости и обособления крайних вариант изменчивости.

В то же время размах изменчивости морских мезотических видов, выраженный через коэффициент вариации всех измерявшихся признаков, в большинстве случаев оказался таким же или более широким, чем таковой у позднечетвертичных черноморских видов тех же родов (*Cerastoderma*, *Dosinia*, *Paphia* и *Maetra*). По сравнению с изменчивыми сарматскими формами коэффициент вариации мезотических видов то несколько меньше (*Mytilaster*), то почти такой же (*Maetra*, *Cerastoderma*), то несколько больше (для *Paphia abichi* и *P. curta* — по некоторым признакам, для *Abra* — по большинству признаков).

В целом такой размах изменчивости является обычным для видов полужамкнутых бассейнов с пониженной соленостью. Большая изменчивость мезотических моллюсков по сравнению с черноморскими, вероятно, была вызвана тем же, чем и большая эндемичность мезотической фауны, а именно более длительным существованием в условиях сильно затрудненной связи с открытыми морскими бассейнами.

Необходимо рассмотреть отдельные данные по изменению размеров морских раннемезотических видов по сравнению с близкими видами из нормально морских бассейнов, тем более что некоторые исследователи особо подчеркивали "карликовость" мезотической фауны (Давиташвили, 1937, 1965; Бадзошвили, 1966, 1968), считая, что это явление связано с ухудшением условий существования, в частности с понижением солености, и является результатом эволюции.

При сравнении абсолютных размеров видов одних и тех же родов для получения результатов надо учитывать степень распространения вида, так как виды, представленные единичными экземплярами, как правило, — молодь, случайно занесенная в неблагоприятные условия и не дожившая до взрослого состояния (например, *Nucula* и *Anadara* в Черном море; см. Невеская, 1965). Таких видов, представленных единичными мелкими экземплярами, в раннемезотических отложениях встречено немного: *Parvicardium ingulzense*, *Skeneopsis planorbis*, *Omalogyra atomus*, *Tornus*, а также *Arca? miopliocena* и *Nuculana fragilis parvula*, хотя относительно двух последних видов нет уверенности в том, что они принадлежат к мезотическим формам.

Данные для остальных морских видов раннемезотического бассейна и видов тех же родов из других бассейнов показали (табл. 71, 79), что размеры первых в ряде случаев меньше (виды родов *Ostrea*, *Cerastoderma*, *Sphenia*, *Alvania*, *Pirenella*, *Nassarius*, *Polinices*, *Gibberula*, *Acteocina*), или же приблизительно такие же (*Loripes*, *Paphia*, *Maetra*, *Dosinia*, *Ervilia*, *Rissoa*, *Cerithium*, *Bittium*), либо даже больше их непосредственных среднемиоценовых предков (*Mytilaster*, *Abra*).

Это соотношение очень близко к таковому для черноморских двустворчатых моллюсков, среди которых 32% имеют меньшие размеры, 60% сохраняют те же размеры, а представители трех эвригалинных видов достигают больших размеров, чем в бассейнах с нормальной океанической соленостью (Невеская, 1965). Среди черноморских брюхоногих моллюсков 48% видов имеют меньшие размеры, 32% сохраняют те же размеры, а 8% превышают размеры средиземноморских и атлантических представителей (Ильина, 1966). Величина мезотических форм по отношению к среднемиоценовым морским представителям тех же и близких видов приблизительно такая же, как черноморских и средиземноморских представителей тех же видов (табл. 80, 81).

Сравнение размаха изменчивости у различных мезотических видов показывает, что наиболее изменчивыми были *Paphia abichi*, *P. curta*, *Sphaenia anatiana*, *Mytilaster incrassatus*, *Rissoa subinflata*, *Pirenella disjuncta disjunctoides* и некоторые другие виды. При этом следует обратить внимание на то, что в ряде случаев широкая изменчивость видов связана с процессом видообразования. Это можно показать на примере мезотических видов рода *Paphia*. Из табл. 70 видно, что их изменчивость была в некоторых случаях выше измен-

чивости сарматских представителей этого рода, отличающихся в свою очередь очень большим размахом изменчивости. Возможно, такая широкая изменчивость мэотических *Paphia* объясняется еще не закончившимся становлением этих видов, по-видимому, значительно отличавшихся от предковых. Неясность подродовой принадлежности этих видов, возможно, связана с тем, что резкое разделение подродов *Polittapes* и *Venerupis* произошло только в плиоцене, а в миоцене были развиты формы с промежуточного типа скульптурой (у сарматских *P.vitaliana*, *P.tricuspia*, *P.ponderosa* имелись и концентрические

Таблица 79

Максимальные размеры видов одних и тех же родов брюхоногих моллюсков из среднемиоценовых (1), сарматских (2) и мэотических (3) отложений

Вид		Максимальные размеры, мм
<i>Rissoa turricula</i>	(1)	8,0
<i>R.subinflata</i>	(3)	7,0
<i>Alvania montagui</i>	(1)	5,0
<i>A.montagui</i>	(3)	3,0
<i>Mohrensternia pseudosarmatica</i>	(2)	3,5
<i>M.nasyrica</i>	(3)	3,5
<i>Cerithium rubiginosum</i>	(1)	15,0
<i>C.rubiginosum</i>	(2)	25,0
<i>C.striatulum</i>	(3)	16,0
<i>C.comperei</i>	(2)	18,0
<i>C.comperei</i>	(3)	15,5-19,0
<i>Pirenella tuberculifera</i>	(1)	25,0
<i>P.disjuncta</i>	(2)	45,0
<i>P.disjuncta</i>	(3)	20,0
<i>Bittium reticulatum</i>	(1)	10,0
<i>B.reticulatum</i>	(3)	10,0
<i>B.acutum</i>	(3)	8,0
<i>Nassarius inornatus</i>	(1)	15,0
<i>N.dujardini</i>	(1)	10,0-15,0
<i>N.retowskii</i>	(3)	9,0
<i>Gibberula philippii</i>	(1)	4,0
<i>G.philippii</i>	(3)	2,5
<i>Polinices catena helicina</i>	(1)	30,0
<i>P.catena helicina</i>	(2)	16,0
<i>P.catena helicina</i>	(3)	8,0
<i>Acteocina lajonkaireana</i>	(1)	5,0
<i>A.lajonkaireana</i>	(2)	6,5
<i>A.lajonkaireana</i>	(3)	2,5

валиковидные ребрышки, и тонкая радиальная струйчатость; радиальная струйчатость наблюдалась и у *P.abichi*). Таким образом, широкая изменчивость сарматских и мэотических *Paphia* могла быть отражением процесса становления не только видов, но и подродов.

Еще более ярким примером является образование нового рода *Coelacanthia* от очень широкоизменчивого вида *Rissoa subinflata*.

Однако, несмотря на значительный размах изменчивости, подавляющее большинство морских раннемэотических видов, как уже говорилось ранее, оказалось консервативными эврибионтами и не дало начало новым видам. При начавшемся замыкании мэотического бассейна морские виды были вытеснены солоноватоводными формами.

Таблица 80

Сравнение максимальных размеров раковин у представителей одних и тех же видов из Черного моря, с одной стороны, Средиземноморского бассейна и Атлантического океана, с другой¹

Вид	Отношение максимальных размеров раковины черно-морских и средиземно-морско-атлантических представителей вида, %
<i>Modiolus phaseolinus</i>	65
<i>Divaricella divaricata</i>	80
<i>Tellina fabula</i>	80
<i>Gastrana fragilis</i>	90
<i>Spisula subtruncata</i>	85
<i>Chione gallina</i>	90
<i>Acanthocardia paucicostatum</i>	75
<i>Solen vagina</i>	75
<i>Gastrochaena dubia</i>	60
<i>Pholas dactylus</i>	60
<i>Ph.candidus</i>	85
<i>Thracia papyracea</i>	85
<i>Gibbula divaricata</i>	45
<i>Tricolia pulla</i>	95
<i>Rissoa membranacea</i>	95
<i>Alvania lactea</i>	70
<i>Hydrobia ventrosa</i>	100
<i>Cerithium vulgatum</i>	100
<i>Triphora perversa</i>	30
<i>Cerithiopsis tubercularis</i>	90
<i>Bittium reticulatum</i>	115
<i>Scala communis</i>	10
<i>Calyptrea chinensis</i>	45
<i>Nassarius reticulatus</i>	90
<i>Cyclope neritea</i>	70
<i>Bela nebula</i>	60
<i>Odostomia pallida</i>	65
<i>Chrysallida interstincta</i>	85

¹ Абсолютные размеры см.: Невеская, 1965, стр. 23, табл. 2; Ильина, 1966, стр. 55, табл. 11.

Морские формы, еще встречавшиеся в небольшом числе в позднеэотическом водоеме (*Abra*, *Ervilia*), относились к наиболее эвригалинным и вообще наиболее эврибионтным видам. Изменчивость их в неблагоприятных для них условиях позднеэотического бассейна по некоторым признакам была меньше, а по другим больше, чем у раннеэотических представителей этих же видов, так что направленной изменчивости, как, например, для позднесарматских *Mastra*, не отмечено. Никаких новых видов от этих позднеэотических форм морского происхождения не возникло, и они были полностью вытеснены солоноватоводными видами, по-видимому, вследствие понижения солености ниже уровня, благоприятного для жизни морских наиболее эвригалинных видов (ниже 5‰).

Таблица 81

Сравнение максимальных размеров раковин у представителей тех же или близких видов указанных родов из мэотического и среднемиоценовых бассейнов

Род	Отношение максимальных размеров раковины мэотических и среднемиоценовых средиземноморских видов, %
<i>Ostrea</i>	60-65
<i>Mytilaster</i>	130
<i>Loripes</i>	70-130
<i>Cerastoderma</i>	85
<i>Paphia</i>	65-120
<i>Dosinia</i>	70-95
<i>Abra</i>	110
<i>Ervilia</i>	80-100
<i>Maetra</i>	70-100
<i>Sphenia</i>	75
<i>Rissoa</i>	90
<i>Alvania</i>	60
<i>Cerithium</i>	90-105
<i>Pirenella</i>	80
<i>Bittium</i>	100
<i>Nassarius</i>	60
<i>Gibberula</i>	60
<i>Polinices</i>	25
<i>Acteocina</i>	50

Солоноватоводные мэотические моллюски в целом оказались не менее изменчивыми, чем виды морского происхождения, а иногда и более изменчивыми (ср. изменчивость эпибионтных *Mytilaster* в табл. 70, *Congerina* и *Dreissena* — в табл. 78).

Следует подчеркнуть, что для некоторых солоноватоводных гастропод разного систематического положения (виды *Hydrobia*, *Pseudamnicola* и *Turricaspira*), наряду с изменчивостью формы раковины, отмечалась определенная тенденция к появлению и развитию килей, а также спиральной струйчатости на наружной поверхности первоначально гладких или почти гладких раковин. Это явление характерно в основном для гастропод из позднеэотического бассейна. Причины его пока не ясны и вряд ли могут быть вскрыты полностью на палеонтологическом материале. Однако вполне вероятно, что появление дополнительных украшений на раковине является какой-то ответной реакцией вида на изменившиеся условия среды. Не исключено, что этому могла способствовать разница в солевом режиме в приустьевых участках раннемэотического морского бассейна, куда были оттеснены солоноватоводные формы (унаследованные еще из позднего сармата), и в самом солоноватоводном водоеме, который возник в позднеэотическое время на месте раннемэотического бассейна вследствие его замыкания. Эти различия в солености могли быть не только количественного, но и качественного характера (например, разный ионный состав воды или присутствие тех или иных микроэлементов). Кроме того, будучи изолированными в течение довольно длительного времени, которое падает на весь отрезок раннего мэотиса, эти локальные популяции должны были адаптироваться к своим местным условиям и, по-видимому, еще до входа в поздне-

мэотический бассейн могли достаточно обособиться друг от друга. Возможность же расселения солоноватоводных видов в свободном от конкурентов позднемэотическом водоеме, где оказалось достаточное количество свободных экологических ниш, должна была еще больше усилить формообразовательный процесс, который в ряде случаев мог выйти за пределы внутривидовой изменчивости. То, что формообразовательный процесс у позднемэотических видов гастропод различного систематического положения выразился главным образом в вариации формы раковины и приобретении дополнительных украшений на ней в виде килей и спиральной скульптуры, говорит, скорее всего, об ограниченных возможностях морфологической пластичности или о морфологической детерминированности, так как образование килей и спиральных струек у разных филогенетических линий в условиях замкнутого бассейна — явление довольно распространенное. Такая направленная изменчивость наблюдалась и в ряде других замкнутых бассейнов, особенно в плиоценовых — дакийском (Herbich, Neumaug, 1875; Jekelius, 1932), куяльницком и др. Большинство исследователей, наблюдавших этот процесс, связывало его с изменением физико-химической характеристики среды (Jekelius, 1932 и др.). Такая направленная изменчивость брюхоногих моллюсков в замкнутых бассейнах различного геологического возраста приводила к более или менее близкому внешнему сходству представителей довольно удаленных в филогенетическом отношении групп. Это вносило и может вносить в дальнейшем значительную путаницу в их систематику.

В свое время Н.И. Андрусов (1884б, 1890) и другие исследователи отождествляли ряд позднемэотических килеватых форм с дакийскими, называя их видовыми названиями, данными дакийским видам М.Неймайром (*Hydrobia pagoda*, *H. margarita*; см. Herbich, Neumaug, 1875). Уточняя систематическое положение позднемэотических форм, Андрусов и ряд других авторов стали относить некоторые килеватые позднемэотические формы к роду *Pyrgula*.

В главе II настоящей работы подробно разобраны наши соображения относительно систематики мэотических солоноватоводных килеватых форм. Нам представляется, что их сходство с пиргулями является чисто внешним, гомеоморфным. Результатом гомеоморфии является также и очень близкое сходство некоторых позднемэотических видов, отнесенных нами к роду *Pseudamnicola*, с группой дакийских видов этого же рода. Однако морфологическое сходство раковины позднемэотических и дакийских представителей *Pseudamnicola* настолько значительно, что, предполагая происхождение и тех и других от близкородственных форм, мы считаем возможным отнесение их не только к одному роду, но и к одному подроду — *Varassia*.

Интересным примером гомеоморфного развития может служить вид *Paphia abichi*, раковины которого сходны с раковинами представителей рода *Irus*. Сходство заключается в одинаковой форме створок, в связи с чем удлиненность, выпуклость и неравносторонность у представителей типового вида рода *Irus* (*I. irus*) и *P. abichi* очень близки. Степень выступления макушки, длина синуса, длина нимфы и величина апикального угла также существенно не различаются (табл. XVIII, фиг. 17, 18, 20, 25, 29, 30). У некоторых представителей *P. abichi* развивается зияние, которое является характерным признаком для *Irus*. Однако зияние имелось не у всех особей, и в одной популяции могли встречаться и зияющие, и незияющие формы (табл. XVIII, фиг. 27, 28). Приподнятые линии нарастания у некоторых представителей *P. abichi* (табл. XVIII, фиг. 16, 19, 20, 26) напоминают концентрически пластинчатые ребра *Irus* (табл. XVIII, фиг. 29). Однако существенные отличия в строении замка [у *I. irus* три кардинальных зуба в каждой створке и обычно два из них расщеплены (см. табл. XVIII, фиг. 30), у *P. abichi* в левой створке часто только два зуба и расщепление зубов исключение, а не правило] и скульптуре раковины (отсутствие у *P. abichi* сетчатой скульптуры) не дают оснований для отнесения *P. abichi* к роду *Irus*. Скорее всего, сходство в форме раковины, наличие зияния и т.д. объясняется гомеоморфией в связи с одинаковым образом жизни *Irus* и *Paphia abichi* — в углублениях и трещинах твердых пород и скал.

Определенная редукция замка у *P.abichi* (частое отсутствие заднего кардинального зуба левой створки) создает сходство с представителями рода *Petricola*, тоже живущими в углублениях твердых пород, которые *Petricola* могут расширять механическим путем. Это сходство скорее конвергентного свойства, так как *Petricola* – представитель другого семейства надсемейства *Veneracea*. Все эти примеры лишний раз свидетельствуют о том, что нельзя правильно оценить систематическое положение той или иной группы форм, развившихся в замкнутом или полузамкнутом бассейне, без очень тщательного изучения их филогенетических связей.

Таким образом, изучение изменчивости и формообразования у сарматских и мэотических моллюсков позволяет выявить не только закономерности развития фаун в замкнутых и полузамкнутых бассейнах, но нередко в связи с более быстрыми у них темпами видообразования дает возможность устанавливать закономерности и более общего характера.

ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ЧЕРТЫ РАЗВИТИЯ МОЛЛЮСКОВ В УСЛОВИЯХ ЗАМКНУТЫХ И ПОЛУЗАМКНУТЫХ БАССЕЙНОВ ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА—РАННЕГО ПЛИОЦЕНА

Как уже указывалось в предыдущих главах, для неогена Паратетиса была характерна периодичность геологического развития этой области, обусловившая неоднократную смену физико-географической обстановки и чередование бассейнов различного типа, носившее циклический характер. Н.И. Андрусов (1918) для миоцена восточной, или Понто-Каспийской, части Паратетиса выделил три цикла: тархан-караганский, конкско-сарматский и мэотический. Каждый из этих циклов характеризовался обеднением фауны к конечному его этапу, так что в начале цикла существовала относительно разнообразная фауна морского типа, со временем же происходило, с одной стороны, постепенное исчезновение полигалинных форм, а с другой — переживание эвригалинных, сопровождавшееся проявлением широкой изменчивости и формо- и видообразования. С дальнейшим опреснением происходило вымирание и этих эвригалинных форм. В то же время могло идти постепенное переселение в опреснявшиеся бассейны из дельтовых участков и устьев рек солоноватоводных и пресноводных форм, также приводившее к вспышке формообразования.

Исследованный нами материал, охватывающий большую часть второго, третьего и начало следующего, уже плиоценового (ранний понт), циклов, дает возможность уточнить и расширить наши представления об особенностях фауны в условиях периодически возникавших полузамкнутых бассейнов. Биомический характер этих бассейнов во многом зависел от наличия или отсутствия их связи с Мировым океаном, так как это обстоятельство в первую очередь определяло специфику физико-химических условий и главным образом солевого режима.

Ограниченное сообщение водоема с открытыми водами, как правило, приводит к отклонению солености его вод от нормы, вызывая чаще всего значительное ее понижение (хотя известны случаи и значительного повышения солености). В таких полузамкнутых водоемах до некоторой степени меняется и солевой состав, однако сдвиг в соотношениях различных ионов по сравнению с океанической водой довольно умеренный, за исключением тех случаев, когда отдельные участки полузамкнутого водоема очень сильно распресняются речной водой. Напротив, в полностью изолированных от Мирового океана бассейнах, кроме отклонения от нормы общей концентрации солей, наблюдаются обычно заметные изменения ионного состава: происходит увеличение содержания сульфатов и катионов Ca^{++} и уменьшение одновалентных ионов (главным образом Cl') (Книпович, 1938 и др.), что вызывает резкое изменение физико-химических свойств растворов NaCl (Хлебович, 1974). Подобные изменения в солевом составе воды особенно влияют на органический мир, населяющий внутренние водоемы. Обычно при полной изоляции водоема от Мирового океана (Каспийское и Аральское моря) происходит вымирание родов и видов морского происхождения и процветание настоящих солоноватоводных фаун (типа каспийской). В истории Восточного Паратетиса в позднемиоценовое — раннеплиоценовое время такие замкнутые солоноватоводные водоемы возникали неоднократно.

В изученный отрезок времени (сармат — понт) к такого типа бассейнам относятся позднемиоценовое и раннепонтическое моря. Оба они характеризуются господством солоноватоводной фауны, хотя и различаются по ее составу.

Классификация замкнутых и полузамкнутых древних водоемов

Тип бассейнов	Преобладающий тип фауны	Соленость, ‰
Миксогалинный	Морская эвригалинная и со- лоноватоводная	От ~0,5 до ~30
А. Полуморской полузамкнутый	Морская эвригалинная Морская эвригалинная (эвксинского типа)	Более ~5-8 до ~30 Более ~5-8 до ~30
замкнутый	Морская эвригалинная с большим числом специфич- ных форм	Более ~5 до ~?17 -18
Б. Солонатоводный (всегда замкнутый)	Собственно солонатовод- ная (каспийского типа)	От ~0,5 до ~5-8 (при морском ионном со- ставе солей) и выше (при составе солей каспийского типа)

По классификации древних замкнутых и полузамкнутых водоемов, предложенной Л.А. Невеской (1971), эти бассейны следует считать миксогалинными солонатоводными. Такие бассейны всегда являются замкнутыми в том смысле, что не имеют никакой связи с Мировым океаном (односторонний сброс вод из замкнутого бассейна, иногда имеющий место при сильном повышении уровня, не может считаться сообщением с морским бассейном).

По многим признакам к полностью замкнутым водоемам принадлежал и сарматский бассейн на всех стадиях его развития. В то же время причислить его к солонатоводным водоемам по типу господствовавшей в нем фауны никак нельзя, так как преобладающей фауной в этом бассейне была морская эвригалинная. Поэтому, согласно той же классификации, сарматский замкнутый бассейн относится к миксогалинным полуморским водоемам. Безусловно замкнутый полуморской бассейн — явление более редкое, чем замкнутый солонатоводный водоем, так как для того, чтобы в таком бассейне сохранилась господствующая морская фауна, опреснение и изменение солевого состава его вод должны были быть более или менее постепенными, так как при резком скачке солености не смогла бы произойти адаптация фауны морского происхождения к новым измененным условиям (как это было, например, при переходе от морского карангатского бассейна к солонатоводному новоэвксинскому). В сарматском бассейне, занимавшем огромную площадь, не меньшую, чем современное Средиземное море, опреснение происходило, по-видимому, в достаточной степени замедленно (с отдельными периодами его ускорения в начале века, на границе раннего и среднего и на границе среднего и позднего сармата).

К полуморским водоемам относится также и раннемэотический бассейн, в котором преобладали виды морских эвригалинных семейств, но по развитию населявшей его фауны раннемэотический бассейн несколько отличался от полуморского сарматского бассейна. По-видимому, среди полуморских бассейнов (Невеская, 1971) следует выделять полузамкнутые и замкнутые (табл. 82), так как развитие фауны в каждом из этих типов водоемов имеет некоторую специфику, что будет показано ниже.

На основании детального анализа моллюсков, существовавших в сарматском, мэотическом и раннепонтическом бассейнах, можно сделать некоторые общие выводы относительно закономерностей смены и развития фауны в полузамкнутых и замкнутых водоемах. Для того, чтобы яснее представить сходство и различия в развитии фауны в водоемах, имеющих затрудненную связь с Мировым океаном, и в водоемах, полностью от него изолированных, рас-

смотрим последовательно, как изменялась и развивалась фауна в сарматском (полуморском замкнутом), раннемэотическом (полуморском полузамкнутом), позднемэотическом и раннепонтическом (солонатоводном замкнутом) водоемах.

В предшествовавшем сарматскому нормально морском среднемиоценовому (баденском, или "тортонском") бассейне, располагавшемся в западной части Паратетиса, фауна двустворчатых моллюсков состояла более чем из 80 родов, 65% которых составляли полигалинные роды. В сартаганском бассейне, занимавшем в первой половине конкского века восточную часть Паратетиса и сообщавшемся с баденским ("тортонским") морем, господствующее положение занимали представители полигалинных родов. В самом конце миоцена связь восточной части Паратетиса с открытыми водами стала более затрудненной, в связи с чем началось некоторое опреснение вод, и в образовавшихся бугловском (на западе) и веселянском (на востоке) водоемах фауна моллюсков претерпела значительные изменения. Многие морские виды либо вымерли, либо стали редкими, либо заметно изменились. Обеднился фаунистический состав: уменьшилось число семейств, родов и видов. Число эвригалинных родов двустворчатых моллюсков осталось приблизительно тем же, как и в сартаганское время, однако процент полигалинных родов резко сократился (до 28%). Основную роль в фауне этих бассейнов начали играть специфичные формы, либо виды, близкие к баденским ("тортонским"), либо эндемичные подвиды последних. Фауна бугловского и веселянского бассейнов как бы завершает этап развития фауны открытого нормального морского водоема. В то же время в этих бассейнах создались условия для благоприятного развития многих эвригалинных форм. Здесь появились или получили довольно широкое распространение виды, ставшие родоначальниками очень своеобразной сарматской фауны. Последняя представляет собой иной, качественно новый этап в развитии миоценовых фаун.

Изоляция сарматского бассейна от вод Мирового океана повлекла за собой дальнейшие изменения условий и главным образом дальнейшее опреснение бассейна. Эти изменения определенным образом отразились на развитии органического мира сарматского водоема. В первую очередь они сказались в заметном обеднении родового состава при полном отсутствии вселенцев извне. В сарматском море (в целом) обитали представители всего 18 морских родов двустворчатых моллюсков. В раннем сармате число родов было 16, что составляло 19,5% по отношению к числу среднемиоценовых родов Западной Европы. В среднем сармате это отношение составляло 15,8%, а в позднем — всего 3,7% (табл. 65). Хотя число морских родов в бугловском и веселянском полузамкнутых бассейнах было приблизительно таким же, как в раннесарматском море (18 — в бугловском и 16 — в веселянском), однако соотношение полигалинных и эвригалинных родов в этих бассейнах было иным, чем в сарматском. Если в бассейне конца среднего миоцена полигалинные роды составляли еще 28% и были достаточно распространены, то уже в раннесарматском море распространение и число полигалинных родов резко сократилось. Процент их от общего числа родов упал до 5,9, а в средне- и позднесарматское время представители полигалинных родов отсутствовали вовсе. Столь же незначительной в сарматском бассейне была роль солонатоводных родов и видов. Известные из сарматских отложений солонатоводные *Congerina* обитали только в ограниченных сильно опресненных участках. Процент солонатоводных родов от общего числа родов сарматского бассейна был невелик: 5,9% в раннем и 7,1% в среднем сармате. В позднем сармате *Congerina* имели очень незначительный удельный вес в общем составе моллюсков, так как обитали в узкоограниченном районе (на юге Северо-Западного Причерноморья; см. Рошка, 1973). Таким образом, сарматская фауна двустворчатых моллюсков была представлена исключительно эвригалинными морскими формами.

Число семейств, так же как и число родов, было значительно меньшим, чем в нормально морских бассейнах. Обеднение родового состава двустворчатых моллюсков привело к ослаблению их конкурентных взаимоотношений, уве-

личению размеров популяций тех или иных видов, увеличению их изменчивости и в ряде случаев к заметному усилению видообразовательных процессов. Явления эти в раннесарматском бассейне были наиболее характерны для представителей рода *Cerastoderma* (подроды *Plicatiforma*, *Inaequicostata*, отчасти *Obsoletiforma*), меньше — для *Donax*, *Paphia*, *Maetra* и *Ervilia*. В раннесарматское время возникают 26 новых видов, два эндемичных подрода — *Sarmatimaetra* (род *Maetra*) и *Planacardium* (род *Cerastoderma*) и один новый род — *Cryptomaetra*. Отношение числа видов к числу родов в раннесарматском бассейне увеличивается (до 2,8) по сравнению с бугловским (1,3) и веселянским (1,6) бассейнами. Возникновение новых форм в начале сарматского века было в основном, по-видимому, вызвано изменением абиотических факторов среды обитания. В дальнейшем, при расселении фауны по всему бассейну, большую роль стали играть также и биотические факторы и прежде всего конкурентные взаимоотношения между близкими видами. Вследствие этого одни формы стали вымирать (представители *Loripes*, *Gastrana*, *Crassostrea*), другие — расселяться преимущественно в относительно глубоководных участках бассейна [*Cerastoderma* (*Inaequicostata*), *Cryptomaetra*], третьи — усиленно изменяться во времени [*Cerastoderma* (*Plicatiforma*)].

В начале среднего сармата в составе фауны двустворчатых моллюсков произошли новые значительные изменения, что, по-видимому, было вызвано дальнейшим опреснением бассейна. Число морских родов несколько сократилось (до 13), но число видов возросло почти в два раза (до 81). В среднесарматском бассейне в результате усиленного видообразования появилось 53 новых вида. Возникает новый род *Formosulus* (?). Отношение числа видов к числу родов соответственно увеличилось до 6,2. Эта цифра также подтверждает, что произошла новая вспышка видообразования, причем значительно более интенсивная, чем в начале раннего сармата. В основном испытывали ее уже другие группы форм: представители *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*), *Maetra* и меньше *Musculus*. При этом видообразование происходило преимущественно путем дивергенции. Представители некоторых родов, которые были широко распространены в раннем сармате (*Ervilia*, *Abra*), сохранились лишь в отдельных участках среднесарматского бассейна.

В конце среднего сармата в результате дальнейшего более значительного и ускоренного понижения солености вод почти вся богатая фауна двустворчатых моллюсков вымирает. В позднесарматском бассейне широко расселяются и дивергируют только представители рода *Maetra*, представленные пятью новыми видами. В это же время появляется новый монотипический род *Pseudomaetra*. Очень редко встречается *Solen subfragilis*. В конце позднего сармата в связи с резко изменившимися условиями исчезает вся эндемичная эвригалинная морская фауна двустворчатых моллюсков. В условиях замкнутого сарматского бассейна с прогрессирующим опреснением многие морские эвригалинные виды отличались особенно большим размахом изменчивости (см. главу V). Это обстоятельство, как уже подчеркивалось, было связано, скорее всего, с заметным обеднением родового разнообразия фауны в замкнутых бассейнах по сравнению с открытыми морскими водами, что, естественно, значительно расширяло границы популяций отдельных видов. А это означало уменьшение числа конкурентов и приводило к ослаблению давления естественного отбора. Размах изменчивости отдельных видов при этом значительно возрастал. Это особенно отчетливо видно при сравнении коэффициентов вариации ряда признаков для видов одних и тех же морских родов двустворчатых моллюсков из различных полужамкнутых полуморских водоемов и из ранне-, средне- и позднесарматского бассейна (см. табл. 70). Особенно большим размахом изменчивости некоторых признаков отличался ряд среднесарматских видов рода *Cerastoderma*. Изменчивости были подвержены очень многие признаки, в том числе и абсолютные размеры раковины моллюсков, что объясняется, скорее всего, изменениями в скорости метаболизма (Карпевич, 1964). При этом менее эвригалинные морские виды обычно несколько уменьшались в размерах по сравнению с теми же или близкими видами тех же родов из бассейнов, имевших связь с Мировым океаном. Исклю-

чением являлась *Crassostrea gryphoides sarmatica*, размеры которой достигали 250 мм. Напротив более эвригалинные виды часто увеличивались в размерах (табл. 71). Наиболее крупных размеров по сравнению со среднемиоценовыми видами Западной Европы достигали некоторые среднесарматские виды родов *Cerastoderma* и *Maetra*, т.е. представители наиболее жизнеспособных в данном бассейне моллюсков (прогрессивных эврибионтов).

Характеристика особенностей развития фауны замкнутого сарматского бассейна была бы не полна, если не коснуться вопроса об ее эндемичности и специфичности. Как уже было сказано, в раннем сармате появилось 26, в среднем – 53, а в позднем – шесть новых видов-автохтонов. Процент их от общего числа существовавших в этих бассейнах видов (степень обновления) со временем увеличивался от 60 в раннем до 75 в позднем сармате (табл. 83). При этом новые автохтоны все в большей степени становились специфичными (видами, существование которых было ограничено данным отрезком времени; см. Парамонова, 1972). Если степень специфичности фауны в раннем сармате составляла 15,9%, то в среднем сармате она резко возросла до 64,2%, а в позднем – увеличилась до 75%. Со временем также происходило усиление степени эндемичности фауны (от 72,7% в раннем сармате практически до 100% в среднем и позднем, если не принимать во внимание очень редко встречающегося в это время средиземноморского *Solen subfragilis*). Одновременно уменьшалась степень стабильности, т.е. процент проходящих видов. Если в раннем сармате проходящие виды морского происхождения составляли 20,5%, то в среднем они резко сократились до 1,2%, а в позднем сармате таковых вообще не было. Наиболее разнообразной была фауна среднесарматского бассейна (степень разнообразия 79%), а наиболее обедненной – позднесарматская (степень разнообразия 7,8%). В целом фауна двустворчатых моллюсков сарматского бассейна была в высшей степени специфична (степень специфичности 82,6% и эндемична (степень эндемичности 89,3%).

Как известно, для полностью замкнутых бассейнов характерно наличие эндемичных биоценозов и в том числе формирование эндемичной глубоководной фауны. Замыкание водоема и полная его изоляция от нормально морского влекут за собой вымирание глубоководных обитателей, менее приспособленных к колебаниям условий среды. Дальнейшее заселение глубин замкнутых водоемов может произойти только за счет приспособительной изменчивости более мелководных видов (Андрусов, 1891). В сарматском бассейне таким эндемичным глубоководным сообществом являлось сообщество со специфичным видом *Cryptomactra pesanseris*, в котором характерными были виды рода *Cerastoderma* (*C. ripium*, *C. subfittoni nigrum* и др.), *Maetra urupica* и *Paphia naviculata*. Все мелководные сообщества в сарматском бассейне были также полностью эндемичными, что было связано с эндемичностью слагавших их родов и видов. Распространение отдельных сообществ в пространстве определялось в основном характером грунта и глубиной моря. Распределение трофических зон по двустворчатым моллюскам в сарматском бассейне (кроме позднесарматского времени) было близким к таковому внутриконтинентальных морских бассейнов (Кузнецов, 1965, 1970а,б): в прибрежной части преимущественно жили фильтраторы (*Ervilia*, *Cerastoderma*, *Maetra*, *Paphia* и др.), а в более глубоких частях бассейна – собирающие детритофаги (*Abra*). В среднесарматское время наблюдалось более ограниченное распространение зоны детритофагов, а в позднесарматское – полное ее отсутствие.

Фауна двустворчатых моллюсков полуморского замкнутого сарматского водоема в целом характеризовалась: 1) господством форм морского происхождения, 2) обедненным родовым составом по сравнению с предшествовавшим открытым среднемиоценовым бассейном, 3) отсутствием видов настоящих полигалинных родов и преобладанием видов типично эвригалинных морских родов, 4) большим размахом внутривидовой изменчивости представителей большинства родов, 5) увеличением абсолютных размеров раковины у представителей наиболее эвригалинных видов, 6) усилением и ускорением процессов видообразования и увеличением в связи с этим процентного отношения числа видов

Таблица 83

Изменение видового состава морских двустворчатых моллюсков в сарматск

Бассейн	Число видов	% от общего числа сарматских видов (степень разнообразия)	Виды, существовавшие ранее		% древних видов	
			Вымершие в данном бассейне	Перешедшие в следующий бассейн	% вымерших видов (степень обеднения)	% проходящих видов (степень стабильности)
Позднесарматский	8	7,8	2	-	25,0	-
Среднесарматский	81	79,0	27	1	33,3	1,2
Раннесарматский	44	43,0	9	9	20,5	20,5
Сарматский	103	100,0	18	-	17,5	-

к числу родов, 7) высокой степенью специфичности и эндемичности, 8) наличием полностью эндемичных сообществ и формированием эндемичной глубоководной фауны, 9) в начале обычным для эпиконтинентальных морей распределением трофических зон по двустворчатым моллюскам, а в конце полным исчезновением трофической зоны детритофагов, 10) наибольшим процветанием и видовым разнообразием прогрессивных эврибионтов: кардиид в раннем и среднем сармате и мактрид – в позднем.

Огромные размеры сарматского бассейна, обусловившие разнообразие условий жизни, и длительность существования его во времени способствовали выявлению в нем всех характерных черт фаун миксогалинных полуморских замкнутых бассейнов и в первую очередь усиления изменчивости и видообразования. Развитие сарматской фауны двустворчатых моллюсков прошло через ряд стадий: 1) вымирание полигалинных форм и изменение переживших эвригалинных видов в раннем сармате, 2) усиление процессов формо- и видообразования в среднесарматское время – время оптимального развития фауны моллюсков сарматского типа и 3) вымирание разнообразной среднесарматской фауны при господстве представителей одного рода *Maetra*, также вымерших к концу века. Все отмеченные стадии тесно связаны друг с другом и отвечают единому (второму, по Андрусову) циклу, начавшемуся в сартаганское время (конкский век).

Начало мэотиса знаменуется возобновлением связи с открытыми водами и вторжением в восточную часть Паратетиса морской фауны. Всего в раннемэотическом бассейне насчитывалось 13 родов морских двустворчатых и 21 род (из них один специфичный) морских брюхоногих моллюсков. На долю солоноватоводных родов падал незначительный процент от общего числа раннемэотических родов (13% для двустворчатых и 19% для брюхоногих моллюсков). При этом представители солоноватоводных видов встречались только в наиболее опресненных участках бассейна. Правда, в конце раннего мэотиса они постепенно начали распространяться и в другие части бассейна, но все же, характеризуя состав фауны моллюсков раннемэотического моря, можно утверждать, что в нем явственно преобладали формы морского происхождения. В этом отношении раннемэотический бассейн был сходен с сарматским. Однако если в

ом веке

Новые виды	% новых видов (степень обновления)		Средиземноморские виды	% средиземноморских видов	Эндемичные виды	% эндемичных видов (степень эндемичности)
	Специфичные	Перешедшие в следующий бассейн				
6	-	75,0	1	12,5	7	87,5
52	1	64,2	3	3,8	76	96,2
7	19	15,9	12	27,3	32	72,7
85	-	82,6	12	11,7	91	89,3

сарматском бассейне полностью отсутствовали представители настоящих полигалинных родов, то в раннемэотическом бассейне таковые все же имелись, хотя и были очень ограничены пространственным распространением и временным промежутком (*Gibberula* и *Polinices*). Кроме того, здесь встречались отдельные более или менее полигалинные виды в целом эвригалинных родов (*Alvania montagui*, *Rissoa ventricosa*, *Paphia decussata* и т.д.). Наличие полигалинных видов в раннемэотическом море, да еще не в самом начале его существования, еще раз доказывает, что раннемэотический бассейн был связан с открытыми водами, хотя, как уже говорилось неоднократно, связь эта была весьма затрудненной и, скорее всего, непостоянной. Особенно наглядно это видно при сравнении родового состава раннемэотического бассейна с родовым составом среднемиоценового моря Западной Европы (табл. 67, 68). Отношение числа морских родов раннемэотического водоема к числу родов среднемиоценового бассейна для двустворчатых моллюсков составляло 16%, а для брюхоногих – 11,3%, что показывает сильную обедненность мэотической фауны моллюсков. В этом отношении раннемэотический бассейн также мало отличался от сарматского и очень сходен с современным Азовским морем, которое, как мы знаем, сообщается с открытыми водами через ряд полуморских полузамкнутых водоемов. В то же время при значительном обеднении родового состава раннемэотическая фауна не отличалась большим разнообразием видов, которое мы наблюдали в замкнутом сарматском бассейне. Отношение числа видов к числу родов для двустворчатых моллюсков составляло 1,2, а для брюхоногих – 1,5, что очень сходно с данными, полученными для таких полуморских полузамкнутых бассейнов, как Черное и Азовское моря (для двустворчатых – 1,1 и 1,4 соответственно, а для гастропод Черного моря – 1,6). В раннемэотическом бассейне, несмотря на его очень затрудненную связь с Мировым океаном и длительность существования, не наблюдалось усиления и ускорения процессов видообразования. В самом раннемэотическом море среди двустворчатых моллюсков не возникло ни одного нового вида, среди брюхоногих – лишь единицы (*Coelacanthia quadrispinosa*, *Rissoa subangulata* и *Mohrensternia acuta*), причем прогрессивными эврибионтами оказались представители риссоид. Видообразование происходило путем дивергенции в результате

адаптивной радиации. В основном формообразовательный процесс выразился в очень большом размахе индивидуальной и групповой изменчивости, а в ряде случаев в появлении новых экологических морф и подвидов (см. главу V). Это обстоятельство, с одной стороны, говорит о значительной эврибионтности раннемэотических видов, сумевших адаптироваться к условиям данного бассейна без нарушения целостности вида, а с другой – о непрекращении генных потоков из других популяций вида, т.е. о некоторой связи раннемэотического водоема с соседними морскими бассейнами, что также сохраняло целостность вида, и, наконец, возможно, о ряде начавшихся, но незаконченных процессов видообразования (новые подвиды). Размах же изменчивости отдельных видов в раннемэотическом бассейне был очень широким. Сопоставление коэффициентов вариации всех измерявшихся признаков для ряда морских мэотических видов показало либо почти полное их тождество (*Maetra*, *Cerastoderma*), либо некоторое увеличение их значений (*Paphia* – по некоторым признакам, *Abra* – по большинству) по сравнению с сарматскими формами. Абсолютные размеры раннемэотических видов в ряде случаев меньше, чем у среднемиоценовых форм, в других – такие же, а у представителей родов *Abra* и *Mytilaster*, т.е. наиболее эврибионтных, размеры раковины превышают таковые среднемиоценовых видов этих родов (табл. 71, 79 и 81). Несмотря на отсутствие вспышки видообразования в самом раннемэотическом бассейне, его фауна характеризуется довольно высокой степенью эндемичности. Процент эндемиков для двустворчатых моллюсков раннего мэотиса равен 50, для гастропод – около 45. Однако следует подчеркнуть, что в отличие от сарматских эндемизм раннемэотических моллюсков возник не в результате развития фауны в мэотическом бассейне, а раньше – еще до входа в него, в предмэотическое время (см. главу III). Степень специфичности раннемэотических моллюсков очень незначительна (специфичными являются только три вида гастропод), что также отличает развитие фауны в полузамкнутом водоеме от замкнутого. Даже длительность существования полузамкнутого раннемэотического водоема не увеличила заметно степень специфичности его фауны. Это еще раз доказывает, что формообразовательный процесс в полузамкнутом бассейне обычно не выходит за рамки внутривидовой изменчивости. Обедненность и эндемизм систематического состава сказались и на составе сообществ раннемэотического водоема, которые были в большей степени эндемичными. В то же время распределение трофических зон по двустворчатым моллюскам было обычным, как для многих платформенных морей: в прибрежной области – зона фильтраторов (*Mytilaster*, *Paphia*, *Dosinia*, *Cerastoderma*, *Loripes*), в более глубоких частях – зона собирающих детритофагов (*Abra*, *Hydrobia*). Таким образом, в полуморском полузамкнутом раннемэотическом водоеме развитие фауны моллюсков при многих общих чертах с таковым в полуморском замкнутом сарматском водоеме отличалось главным образом отсутствием вспышки видообразования и очень малым числом специфичных видов.

В течение существования мэотического бассейна условия в нем подверглись большим изменениям. Постепенно замыкаясь, он опреснялся и превратился в позднемэотическое время в типичный солоноватоводный водоем, полностью изолированный от Мирового океана. В течение второй половины раннего мэотиса началось постепенное вымирание менее эвригалинных морских видов одновременно с появлением новых уже солоноватоводных видов, которые в позднемэотическом бассейне становятся господствующими. Из 30 видов позднемэотических гастропод 24 (80%) – солоноватоводные формы и только шесть видов (20%) морского происхождения (табл. 66). Но эти последние встречены либо в виде единичных экземпляров, либо в очень редких местонахождениях. Среди двустворчатых моллюсков 50% списочного состава падает на виды морского происхождения, но они также не играли заметной роли в позднемэотическом бассейне и чаще всего встречались в виде единичных, редких находок. В сравнении же с нормально морским бассейном число морских родов позднемэотических моллюсков настолько незначительно, что по двустворкам они составляют 5%, а по гастроподам – 2,2% от общего числа родов среднемиоцено-

вого бассейна Западной Европы (табл. 67, 68). В целом родовой состав позднеэотических моллюсков был очень сильно обедненным. Если в раннеэотическом море насчитывался 41 род моллюсков (15 – двустворчатых и 26 – гастропод), то в позднеэотическом бассейне известно всего 20 родов (7 – двустворчатых и 13 – гастропод). Это обстоятельство еще раз подтверждает положение о сильном сокращении родового разнообразия в замкнутых бассейнах. Изоляция позднеэотического водоема сказалась также и на значительном размахе внутривидовой изменчивости его фауны. Однако усиление процессов видообразования, что было характерно для многих замкнутых бассейнов, в позднеэотическое время наблюдалось только для брюхоногих моллюсков. Отношение числа видов к числу родов для солоноватоводных позднеэотических гастропод составляет 3,4, что несколько выше, чем у раннесарматских двустворчатых моллюсков (2,8), и значительно выше, чем у раннеэотических гастропод (1,5). Это отношение для позднеэотических двустворчатых моллюсков очень мало – 1,3. По-видимому, солоноватоводные *Congeria*, господствовавшие в солоноватых водах позднеэотического бассейна, нашли здесь для себя очень благоприятные условия, на что в какой-то степени указывает очень большой размах изменчивости, обусловленный, по-видимому, ослаблением давления естественного отбора. В то же время широкое расселение по всему бассейну, существование в пределах благоприятной части экологического спектра и отсутствие каких-либо факторов, вызывающих изоляцию отдельных популяций, не способствовали развитию процесса видообразования. Что же касается гастропод, то многие из них, особенно представители рода *Pseudamnicola*, являющегося в целом пресноводным родом, при распространении в позднеэотическом бассейне из опресненных приустьевых участков, по-видимому, смогли освоить ряд непривычных ниш, что значительно увеличило размах их изменчивости и позволило некоторым крайним вариантам отделиться от основного ствола и образовывать самостоятельные таксоны. В позднеэотическом бассейне, кроме ряда новых видов гастропод, появился специфичный монотипический род *Maetidia*. Донные сообщества позднеэотического бассейна не отличались разнообразием и были полностью эндемичны. В этом водоеме отсутствовала зона детритофагов (по двустворчатым моллюскам), что вообще свойственно солоноватоводным замкнутым водоемам (Невеская, 1971).

Таким образом, отличаясь от сарматского и раннеэотического бассейнов типом господствующей фауны, позднеэотический солоноватоводный замкнутый водоем по развитию солоноватоводных гастропод (заметное преобладание числа видов над числом родов) имеет сходство с раннесарматским замкнутым бассейном, а по отсутствию трофической зоны детритофагов – с позднеэотическим тоже замкнутым водоемом. Это сходство, скорее всего, объясняется специфической процессом развития фауны в замкнутых водоемах.

Единый эотический цикл развития фауны моллюсков, начавшись с прихода фауны морского типа, включает стадию постепенного вытеснения морских форм солоноватоводными и заканчивается этапом господства солоноватоводной фауны.

На границе миоцена и плиоцена в области Восточного Паратетиса произошли резкие изменения палеогеографической обстановки, вызвавшие вторжение богатой солоноватоводной фауны моллюсков из смежных бассейнов Паратетиса. Из автохтонов в раннепонтическом бассейне остались только *Congeria amygdaloides* и редкие *Abra tellinoides*. Раннепонтический водоем был практически изолирован от открытых морских вод, хотя присутствие в значительных количествах *Chione widhalmi* говорит о некотором, по-видимому, очень ограниченном и кратковременном сообщении его с бассейном, в котором обитали морские виды. Несмотря на присутствие в раннем понте представителей морских родов (*Chione* и редких *Abra*), отношение их к числу родов среднемиоценового бассейна Западной Европы составляло всего 2%. Основной господствующей фауной в раннепонтическом замкнутом водоеме были солоноватоводные виды и роды кардиид, дрейссенид и ряда гастропод (табл. 69). Вселившись в раннепонтический бассейн, где большинство экологических ниш оказалось свободным, многие аллохтонные солоноватоводные виды моллюсков (особенно кардииды)

начали широко расселяться, что в дальнейшем привело их к пышному расцвету и большому видовому разнообразию (Эберзин, 1967). Однако в самом раннепонтическом водоеме, существовавшем недостаточно долго, появления новых видов почти не наблюдалось, хотя и имеется значительная эндемичность раннепонтической фауны, возникшая, по-видимому, при вселении ее в данный бассейн. Отношение числа видов к числу родов раннепонтических двустворчатых моллюсков — 1,4.

В ряде случаев отмечается большая внутривидовая изменчивость массовых раннепонтических видов. Так, для *Pseudocatillus pseudocatillus* указываются широкая изменчивость в характере ребристости створок и начинающаяся дифференциация по этому признаку, что в дальнейшем могло привести к "возникновению различной ребристости у видов, являющихся потомками" данного вида (Эберзин, 1967, стр. 34). Немногочисленные эндемичные сообщества раннепонтического бассейна были сложены исключительно эпибионтными фильтраторами (за исключением очень редких *Abra*). Так же как и в позднеэотическом солоноватоводном водоеме, здесь отсутствовала трофическая зона детритофагов.

* * *

Как следует из изложенного, становление и развитие фауны в замыкающихся бассейнах подчиняются некоторым закономерностям. Совершенно очевидно, что при изоляции бассейна (полной или неполной) происходит заметное обеднение родового и семейственного составов его фауны, возрастает размах внутривидовой изменчивости, создаются эндемичные донные сообщества вплоть до образования эндемичной глубоководной фауны (сарматский, мэотический, древнечерноморский бассейны, современные Азовское и Черное моря). При полном замыкании водоема, определенной длительности его существования и прогрессирующем изменении условий в нем (если эти изменения не слишком резки и есть возможность к некоторой адаптации фауны, его населявшей) происходит значительное увеличение и ускорение процессов видообразования, и фауна приобретает все больше специфических черт (например, сарматский и до некоторой степени позднеэотический бассейны, плиоценовые водоемы Понто-Каспийской области, четвертичные каспийские водоемы и т.д.). Для подавляющего большинства замкнутых водоемов характерно также полное исчезновение трофической зоны детритофагов: позднесарматский, позднеэотический и плиоценовые водоемы Понто-Каспия, древне- и новоэвксинский бассейны (Невесская, 1971), четвертичное Каспийское море и др. Это явление может быть обусловлено рядом причин, ведущими из которых являются неблагоприятный газовый режим в придонных слоях воды (постоянный, как, например, в современном Черном море, или периодический, как в Азовском) и уклоняющаяся от нормы соленость (как, например, в современных Каспийском и Аральском морях). И в том, и в другом случаях обильные пищевые ресурсы донных осадков оказываются в значительной мере недоиспользованными, что в крайних вариантах становится причиной, также препятствующей развитию донной фауны. Это явление А.П. Кузнецов (1974, 1975) определяет как эвтрофический парадокс. При полном замыкании водоема в силу названных причин наиболее чувствительные к изменению условий моллюски погибают. Наиболее эвригалинный детритофаг *Abra* в этих условиях может существовать, но в настолько ограниченном числе, что практически его можно не учитывать. Наиболее приспособленными к условиям замкнутого водоема оказываются из двустворчатых моллюсков только фильтраторы (Мерклин, 1966).

Обычно при полном замыкании бассейна в нем становится господствующей фауна солоноватоводного типа, переживавшая до этого условия морского режима в ограниченных, наиболее опресненных участках (позднеэотический, древне- и новоэвксинский бассейны и ряд других) или мигрировавшая в него из соседних солоноватоводных водоемов (ранний понт). Однако геологическая история неогена Восточного Паратетиса знает несколько случаев господства фауны морского происхождения также в полностью замкнутых водоемах (караганский, сарматский, акчагыльский и некоторые другие). Примеров пережива-

ния и расцвета морской фауны в полностью изолированных бассейнах не так много, во всяком случае значительно меньше, чем примеров освоения и полного господства в таких водоемах солоноватоводной фауны. По всей вероятности, такое оккупирование замкнутого водоема наиболее жизнеспособными морскими элементами может произойти только при стечении благоприятных для этого обстоятельств. Основным условием для адаптации и расцвета некоторых групп морской фауны в замкнутом водоеме, по-видимому, является достаточная постепенность и длительность изменения его солености до достижения определенного порога (в основном 5‰-ной границы солености), после чего никакая морская фауна не только не может процветать, но и не может выжить (Хлебович, 1974). Как уже отмечал Р.Л. Мерклин (1966), выживание в условиях замыкающегося бассейна определенных конкретных групп наиболее жизнеспособных моллюсков, по-видимому, обязано частному стечению обстоятельств, так как в одних замкнутых бассейнах процветали корбулиды (соленовский и аральский бассейны олигоценового и раннемиоценового времени; см. Мерклин, 1966), в других — *Spaniodontella* (караганский бассейн), в третьих — кардииды и мактриды (средний и поздний сармат соответственно) и т.д. Все это говорит о том, что, несмотря на ряд подмеченных закономерностей в становлении и развитии фауны в замыкающихся бассейнах, при оценке характера их фауны необходимы очень тщательный скрупулезный анализ ее качественного систематического состава, сравнение этого состава с таковым других бассейнов (ранее существовавших, одновременных соседних, современных и т.д.), изучение распределения и распространения отдельных видов, учет длительности существования бассейна данного типа, характера формообразовательных процессов и т.д. Кстати, как мы видели на примере позднеэоценового бассейна, для характеристики развития фауны замыкающегося водоема недостаточно изучения только одной группы животных. Необходимо комплексное исследование ряда групп, представленных в массовых или значительных количествах в осадках данного времени, для того чтобы правильно и полно оценить происходившие в древнем бассейне процессы.

Что касается цикличности развития фауны и выделения циклов, то и здесь надо иметь в виду, что характер этих циклов может быть весьма различным. На рассмотренном материале видно, что при сходной начальной стадии господства морской фауны ("тортонско"-конкская стадия второго цикла и раннеэоценовая стадия третьего цикла, по Андрусову) последующие и конечная стадии могут быть весьма несходными. Кроме того, не всегда цикл начинается с прихода морской фауны, как это следует из рассмотрения плиоценовой истории Паратетиса. В этом случае начинать цикл с господства морской фауны формально следовало с раннего эоценовского, что было бы совершенно неверно, так как именно на ранней поит падает начало нового своеобразного цикла развития разнообразной солоноватоводной фауны каспийского типа, которое продолжалось в Каспийской области до среднего плиоцена, а в области Черного моря — вплоть до среднего плейстоцена.

Как уже отмечалось, изучение закономерностей развития фауны в замкнутых и полузамкнутых водоемах в ряде случаев может помочь в понимании формообразовательных процессов, происходивших и в океанических бассейнах и ведущих к эволюционным изменениям. Представляется, что сам ход формо- и видообразования как в нормально морских, так и в полуморских и солоноватоводных бассейнах может быть как постепенным, так и скачкообразным (образование родов *Pseudomactra*, *Dreissena*), происходить как аллопатрически (за счет географической изоляции), так и симпатрически (образование рода *Coelacanthia*), причем разные виды характеризуются различной способностью к образованию новых таксонов.

В то же время, принимая классификацию Р.Л. Мерклина (стенобионтные виды, консервативные и прогрессивные эврибионты), мы должны подчеркнуть, что развитие прогрессивных эврибионтов в условиях полузамкнутых и особенно замкнутых водоемов не может считаться прогрессивной эволюцией, на что обращает внимание в своей работе Л.Ш. Давиташвили (1972, стр. 41). Все

многочисленные виды, возникшие в этих водоемах от немногих прогрессивных эврибионтов, неизбежно вымирали, так как оказывались приспособленными лишь к специфическим условиям этих водоемов, существование которых хотя и могло быть весьма длительным, но неизбежно оканчивалось. Особенно явствен "тупиковый" тип развития для солоноватоводных форм, весьма стенобионтных по своему характеру и вследствие этого не способных переносить значительные изменения как абиотических, так и биотических условий их существования. Так, в современном Каспийском море, в котором с конца плиоцена (апшеронского времени) господствовала солоноватоводная фауна, представители ее (*Dreissena*, *Didacna*, *Monodacna* и др.) сейчас быстро вытесняются эврибионтными морскими видами: *Mytilaster lineatus* и *Cerastoderma glaucum* (= *C. edule lamarcki*). Лишь для фауны полузамкнутых бассейнов возможно возникновение "ароморфных" филогенетических ветвей, от которых берут начало новые группы таксонов, отличающиеся более высокой организацией и способные занять новые экологические ниши, что может привести к прогрессивному развитию, или ароморфозу. Однако развитие неогеновых фаун Понто-Каспийской области таких примеров не дает.

Водоемы, находившиеся в ограниченной связи с Мировым океаном, существовали на протяжении всей геологической истории. В качестве примера можно привести опубликованную недавно работу Б. Раннегара и Н. Ньюэлла (Rannegar, Newell, 1971) о пермских бассейнах каспийского типа. Поэтому так важно выявить признаки, характерные для фаун замкнутых и полузамкнутых бассейнов, которые могут служить индикаторами при выявлении древних водоемов миксогалинного типа.

Таковыми признаками можно считать следующие: 1) небольшое число семейств и родов по отношению к числу семейств и родов близких по времени существования открытых морских бассейнов; 2) большая индивидуальная и групповая изменчивость видов; 3) образование эндемичных донных сообществ; 4) преобладание среди морских видов эвригаллиных морских семейств (полуморские бассейны); 5) наличие солоноватоводных форм (преобладающих в солоноватоводных бассейнах); 6) большое число специфичных и эндемичных видов или даже родов (замкнутые солоноватоводные и полуморские бассейны); 7) большое число видов по отношению к числу родов вследствие интенсивного видообразования в пределах немногих родов (замкнутые солоноватоводные и полуморские бассейны); 8) специфическое распределение трофических зон (по двустворчатым моллюскам), в частности исчезновение зоны детритофагов (замкнутые солоноватоводные и полуморские бассейны); 9) уменьшение абсолютных размеров представителей видов морских более или менее полигаллиных родов и иногда некоторое увеличение размеров наиболее эвригаллиных форм (полузамкнутые полуморские бассейны); увеличение размеров представителей специфичных видов по сравнению с видами тех же родов или семейств в морских бассейнах (замкнутые солоноватоводные и полуморские бассейны).

ОПИСАНИЕ НОВЫХ ВИДОВ

КЛАСС BIVALVIA

СЕМЕЙСТВО MYTILIDAE

Род *Modiolus* Lamarck, 1799

Modiolus maeoticus Neveeskaja, sp. nov.

Табл. XVI, фиг. 18–21

Голотип – ПИН, № 2220/40, правая створка; нижнемэотический подъярус (багеровский горизонт); Краснодарский край, г. Крымск; табл. XVI, фиг. 19.

Диагноз. Раковина до 14 мм высотой, неправильно овальной формы, с крыловидно оттянутым спинным полем ($вс/д=1,6-1,9$), выпуклая ($вып/вс = 0,25-0,27$), довольно тонкостенная. Макушки сильно сдвинуты вперед, но не конечные: передний край короткий, сильновыпуклый, выдающийся вперед от макушек. Килевой перегиб округлый, отделяющий широкое спинное поле от довольно узкого (раза в два уже спинного) брюшного поля. Спинной и задний края соединяются, образуя ясно выраженный угол; отношение длины спинного и заднего краев от 0,7 до 1,2. Брюшной край слабо волнисто изогнут. Наружная поверхность гладкая, покрытая лишь линиями нарастания. Спинной край без зубовидных выступов и зазубренности. Связка наружная на тонкой немного погруженной нимфе, занимающей большую часть спинного края. Мускульные отпечатки слабо заметны.

Сравнение. От наиболее близких морфологически видов *M. adriaticus* (Lmk), *M. modiolus* (L.) и *M. hoernesii* Reuss мэотический вид отличается резкой угловатостью в месте соединения спинного и заднего краев, что обуславливает крыловидность спинного поля. От первого вида отличается также более узким спинным полем.

Геологический возраст. Поздний миоцен, ранний мэотис.

Географическое распространение. Украина, Краснодарский край, Азербайджан, Западный Казахстан.

Местонахождения и материал. Украина, левый берег р. Ингулец у сел Никольское и Калининское (немногочисленные отпечатки и ядра); Краснодарский край, левый берег р. Неберджай у г. Крымск (4 крупных и более 20 мелких створок); Азербайджан, восточнее сел. Мараза (10 створок и ядер); Западный Казахстан, п-ов Мангышлак, южнее г. Форт-Шевченко, мыс Сагындык, южнее пос. Ералиево (редкие отпечатки и ядра).

СЕМЕЙСТВО CARDIIDAE

Род *Cerastoderma* Poli, 1795

Подрод *Cerastoderma* Poli, 1795

Cerastoderma (Cerastoderma) galidzgense Neveeskaja, sp. nov.

Табл. XVI, фиг. 35, 36

Название вида от р. Галидзги.

Голотип – ПИН, № 2220/76, правая створка на породе; верхнемэотический подъярус (акманайский горизонт); Западная Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи; табл. XVI, фиг. 35.

Диагноз. Раковина до 5 мм длиной, треугольно-овальная (вс/д=0,80-0,90), скошенная, заметно выпуклая и неравносторонняя (дпч/д около 0,4). Заднее поле несколько крыловидно оттянутое. Апикальный угол от 115 до 125°. Килевой перегиб нерезкий. Лунка и щиток не развиты. Наружная поверхность несет 22-26 ребер, из них 16-19 на переднем поле и шесть-семь на заднем. Передние ребра покрыты тонкими шиповидными чешуйками; остальные ребра гладкие, невысокие, слабовыпуклые или почти плоские. Межреберные промежутки несколько уже ребер, плоские. Замок правой створки состоит из двух кардинальных зубов и одиночных боковых зубов спереди и сзади. Строение замка левой створки неизвестно.

Сравнение. От *C.(C.)arcella* (Duj.) отличается скошенной формой раковины и значительно более узкими межреберными промежутками, а от *C.(C.)edule* (L.) - сильно уплощенными гладкими ребрами средней части раковины. От обоих видов отличается более ослабленным замком: одиночными, а не парными боковыми зубами в правой створке.

Геологический возраст. Поздний миоцен, поздний мэотис.

Географическое распространение. Западная Грузия.

Местонахождения и материал. Сел. Гуши на правом берегу р. Галидзги (2 правые створки).

Подрод *Obsoletiforma* Kolesnikov, 1948
(emend. Paramonova, 1971, pro *Obsoletiformes*)

Cerastoderma (Obsoletiforma) lepidosum Paramonova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1-6

Название вида от *lepis* (греч.) - чешуя.

Голотип - ПИН, № 2782/3, левая створка; среднесарматский подъярус; Краснодарский край, ст. Бескорбная; табл. V, фиг. 1.

Диагноз. Раковина до 13 мм длиной, удлиненно-овальная (вс/д=0,69-0,93, средн. 0,79), выпуклая (вып/вс=0,27-0,41, средн. 0,34; вып./д=0,23-0,32, средн. 0,27), неравносторонняя (дпч/д=0,25-0,42, средн. 0,33). Лунка и щиток слабо выраженные. Килевой перегиб округлый. Наружная поверхность несет от 21 до 29 ребер, из них 15-23 на переднем поле и шесть (редко пять или семь) - на заднем. Передние ребра округло-выпуклые, более или менее неравномерно развитые. Кроме килевого ребра, могут выделяться еще до пяти главных ребер, покрытых редкими зубчиковидными шипами, между которыми расположены нежные нитевидные чешуйки. Вставочные ребра покрыты часто сидящими валико-, гребне- или черепицевидными чешуйками, реже гладкие. Впереди килевого ребра чаще расположено от трех до пяти-шести вставочных; между последующими главными находятся два-три вставочных ребра, реже - одно или четыре. Межреберные промежутки по ширине равны ребрам или несколько уже. Задние ребра уплощенные, чаще чешуйчатые. Замок правой створки состоит из двух передних и одного заднего боковых зубов и двух кардинальных. Верхний передний боковой и передний кардинальный зубы иногда отсутствуют. На левой створке находятся один передний боковой и один кардинальный зубы.

Сравнение. От других видов подрода *Obsoletiforma* отличается неравномерным развитием передних ребер, чем напоминает представителей подрода *Inaequicostata*. В отличие от последних главные ребра *C.(O.) lepidosum* покрыты неравномерно развитыми чешуйками. Принадлежность его к подроду *Obsoletiforma* подтверждается наличием переходных форм к *C.(O.) obsoletum*.

Геологический возраст. Поздний миоцен, средний сармат.

Географическое распространение. Южная Украина, Краснодарский край.

Местонахождения и материал. Южная Украина, с. Баратовка, карьер Ингулецкого горнообогатительного комбината (15 створок; материал Л.С. Белокрыса); Краснодарский край, ст. Бесскорбная (30 створок) и г. Майкоп (1 створка).

Подрод *Inaequicostata* Kojumdgieva, 1969

(emend. Paramonova, 1971, pro *Inaequicostates*)

Cerastoderma (*Inaequicostata*) *pium* (Zhizhchenko)

Cerastoderma (*Inaequicostata*) *pium convexum* Paramonova, subsp. nov.

Табл. V, фиг. 7-12

Название подвида от *convexus* (лат.) - выпуклый.

Голотип - ПИН, № 2782/6, правая створка на породе; нижнесарматский подъярус; Кабардинская АССР, с. Ахсарисар; табл. V, фиг. 7.

Диагноз. Раковина до 12 мм длиной, от треугольно-овальной до треугольно-округлой (вс/д = 0,64-0,91, средн. 0,76), выпуклая, неравносторонняя (дпч/д = 0,22-0,38, средн. 0,30). Лунка и шиток более или менее ясно выраженные. Наружная поверхность несет 13-18 ребер, из них 9-11 на переднем поле и четыре-семь - на заднем. Передние ребра неравномерно развитые; главных ребер от четырех до пяти (реже до семи). На расстоянии 3-5 мм от макушки они тонкие, высокие, затем расширяются и сглаживаются, между ними появляется по одному вставочному ребру. Главные ребра покрыты редкими тонкими игловидными шипами¹. Задние ребра плоские гладкие; только крайнее с игловидными шипиками. Замок правой створки состоит обычно из одного кардинального и двух (переднего и заднего) боковых зубов. В замке левой створки один кардинальный и один передний боковой зубы.

Сравнение. От *C.(I.) pium pium* и *C.(I.) pium pestis* отличается наличием обычно одного вставочного ребра впереди килевого вместо двух. По сравнению с *C. pium pestis* новый подвид, кроме того, имеет хорошо развитые вставочные ребра.

Геологический возраст. Поздний миоцен, первая половина раннего сармата.

Географическое распространение. Восточное Предкавказье.

Местонахождения и материал. Кабардинская АССР, с. Ахсарисар (более 40 створок на породе).

Подрод *Planacardium* Paramonova, 1971

Cerastoderma (*Planacardium*) *doengingki* (Sinzov)

Cerastoderma (*Planacardium*) *doengingki costatum* Paramonova, subsp. nov.

Табл. V, фиг. 22, 23

Название подвида от *costatus* (лат.) - ребристый.

Cardium döngingki: Мерклин, Невесская, 1955, стр. 43 (pars), табл. VII, фиг. 11-13.

Голотип - ПИН, № 576/20, правая створка; среднесарматский подъярус; Украинская ССР, г. Вознесенск; табл. V, фиг. 22.

Диагноз. Раковина до 25 мм длиной, удлинненно-овальная (вс/д=0,53-0,67, средн. 0,58), уплощенная (вып/д=0,11-0,19, средн. 0,17), неравносторонняя (дпч/д=0,25-0,45, средн. 0,37). На наружной поверхности от 24 до 33 округло-уплощенных, обычно гладких ребер; межреберные промежутки

¹ Шипы обычно не сохраняются, остаются лишь зубчиковидные основания.

уже ребер. Передние 5–14 ребер обычно узкие; прикилевые ребра переднего поля в направлении к нижнему краю заметно расширяются. На заднем поле от трех до девяти нитевидных, слабо выраженных, а иногда совсем неразличимых ребер. Замок правой створки обычно состоит из двух боковых (переднего и заднего) и одного кардинального зубов; иногда заметен передний кардинальный зуб, иногда боковых зубов нет. На левой створке обычно один кардинальный зуб, иногда можно заметить передний боковой зуб; в редких случаях зубы отсутствуют.

Сравнение. От других подвидов отличается большим числом ребер (24–33 вместе 15–24).

Геологический возраст. Поздний миоцен, средний сармат.

Географическое распространение. Молдавия, Украина.

Местонахождения и материал. Украина, с. Бочаница (3 створки) и г. Вознесенск (76 створок; материал Л.А. Невесской); Молдавия, г. Рыбница (1 створка; материал Л.А. Невесской).

Cerastoderma (Planacardium) nevesskajae Paramonova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 24,25

Название вида в честь Лидии Александровны Невесской.

Голотип – ПИН, № 576/21, правая створка; среднесарматский подъярус; Украинская ССР, г. Вознесенск; табл. V, фиг. 24.

Диагноз. Раковина до 22 мм длиной, удлинённая (вс/д=0,59–0,75, средн. 0,65), уплощённая (вып/д=0,10–0,18, средн. 0,16), неравносторонняя (дпч/д=0,27–0,36, средн. 0,31). Наружная поверхность несет 11–18 гладких ребер, из них передние пять–семь узкие, округло–выпуклые, иногда неравномерно развитые, разделенные равными или несколько более широкими межреберными промежутками. Последующие три–четыре уплощенных прикилевых ребра (как и межреберные промежутки) с ростом резко расширяются (в 5–8 раз) и образуют у нижнего края округлые выступы. Килевое ребро может быть как узким, так и широким. На заднем поле тесно расположены четыре–семь нитевидных, часто плохо различимых ребер. Замок правой створки обычно состоит из двух боковых (переднего и заднего) и одного кардинального зубов. Замок левой створки из одного кардинального зуба; очень редко на ней наблюдается второй передний кардинальный зуб.

Сравнение. Среди других видов подрода выделяется своими резко расширяющимися книзу плоскими ребрами прикилевой части переднего поля.

Геологический возраст. Поздний миоцен, средний сармат.

Географическое распространение. Украина.

Местонахождения и материал. Украина, с. Грицев (3 створки) и г. Вознесенск (более 80 створок; материал Л.А. Невесской).

Cerastoderma (Planacardium) rarum Paramonova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 26,27

Название вида от *rarus* (лат.) – редкий.

Голотип – ПИН, № 2392/85, правая створка; среднесарматский подъярус; Украинская ССР, с. Бочаница; табл. V, фиг. 27.

Диагноз. Раковина до 27 мм длиной, удлинённая (вс/д=0,56–0,63, средн. 0,60), уплощённая (вып/д=0,11–0,16, средн. 0,13), неравносторонняя (дпч/д=0,25–0,38, средн. 0,31). Наружная поверхность несет 13–18 гладких ребер. Передние шесть–восемь ребер узкие, реуголоватые, разделенные плоскими, часто несколько более широкими межреберными промежутками. Последующие ребра переднего поля на втором году роста обычно заметно расширя-

ются (в 3–5 раз), нередко сохраняя свою угловатость. Перед килем часто заметно слабо развитое вставочное ребро. Ребра разделяются равными по ширине промежутками. На заднем поле находятся три–семь нитевидных, густо расположенных, иногда неравномерно развитых ребер. Замок правой створки состоит обычно из двух боковых (переднего и заднего) и одного кардинального зубов. Замок левой створки состоит из одного кардинального зуба. На правой створке иногда отмечается, кроме того, слабо выраженный передний кардинальный зуб, а на левой – передний боковой.

Сравнение. Описываемый вид отличается от других видов подрода своими равномерно развитыми остроуголатыми передними ребрами.

Геологический возраст. Поздний миоцен, средний сармат.

Географическое распространение. Северо–Западная Украина.

Местонахождения и материал. Северо–Западная Украина, с. Бочаница (35 створок).

Cerastoderma (Planacardium) parvum Paramonova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 28, 29

Название вида от *parvus* (лат.) – малый.

Голотип – ПИН, № 2782/1, правая створка; нижнесарматский подъярус; Кабардинская АССР, с. Ахсарисар; табл. V, фиг. 28.

Диагноз. Раковина до 7, редко до 11 мм длиной, удлиненная ($вс/д=0,49-0,66$), уплощенная ($вып/д=0,20$), неравносторонняя ($дпч/д=0,18-0,37$). Наружная поверхность несет от 11 до 14 ребер. На переднем поле они развиты резко неравномерно. Килевое и еще три–четыре главных ребра угловатой формы, значительно выдаются, морщинистые или покрыты редкими грубыми чешуйками. Вставочные ребра начинаются на некотором расстоянии от макушки, сильно уплощенные, гладкие. Межреберные промежутки по ширине равны ребрам. Три–четыре узких ребра заднего поля слабо развитые, иногда неразличимы. Замок наблюдался лишь на одной правой створке. Он состоит из переднего и заднего боковых зубов и двух кардинальных, из которых передний слабо выражен.

Сравнение. От других видов отличается резко неравномерным развитием ребер переднего поля, их формой и наличием чешуек на главных ребрах.

Геологический возраст. Поздний миоцен, ранний и средний сармат.

Географическое распространение. Восточное Предкавказье и Восточное Закавказье.

Местонахождения и материал. Кабардинская АССР, с. Ахсарисар (8 створок в породе); Восточная Грузия, с. Уджарма (1 створка), балка Надарбазевы (1 створка).

Род *Parvicardium* Monterosato, 1884

Parvicardium ingulzense Nevesskaja, sp. nov.

Табл. XVI, фиг. 32–34

Название вида от р. Ингулец.

Голотип – ПИН, 2220/74, левая створка; нижнемэотический подъярус (багеровский горизонт); Украинская ССР, левый берег р. Висунь у с. Березнеговатое; табл. XVI, фиг. 32.

Диагноз. Раковина до 5 мм длиной, трапециевидная ($вс/д=0,83-0,92$, средн. 0,88), выпуклая ($вып/вс=0,38-0,43$, средн. 0,41), неравносторонняя ($дпч/д=0,32-0,51$, средн. 0,39), умеренно тонкостенная. Лунка и шиток не развиты. Килевой перегиб явственный, отделяющий узкое несколько вогнутое заднее поле от широкого выпуклого переднего поля. Общее число ребер 20–

23, средн. 22. Переднее поле несет 13–16 ребер, из них на передних трех-шести шиповидные толстые чешуйки; на средних ребрах они исчезают, иногда оставаясь только на середине ребер в виде бугорков. На заднем поле шесть-семь ребер, несущих резко выдающиеся шиповидные чешуйки, которые иногда выступают только на отдельных ребрах, на остальных сглаживаясь. В межреберных промежутках, которые значительно уже ребер, заметна поперечная штриховка. В замке правой створки два бугорковидных кардинальных зуба, два передних боковых, из которых верхний слабо развит, и один задний боковой зуб. В левой створке один хорошо развитый передний боковой зуб, два маленьких кардинальных зуба и один слабо заметный боковой зуб. Нимфа меньше 1/3 длины задней ветви замочного края. Борозды, соответствующие наружным ребрам, хорошо развиты лишь у нижнего края створок.

Сравнение. От среднемиоценового вида *P. subhispidum* (Hilb.) и современного вида *P. exiguum* (Gm.), с которыми имеет наибольшее сходство, отличается вогнутостью заднего поля в районе макушки, тогда как заднее поле первых двух видов плоское и слабовыпуклое. От чокракского вида *P. hispidiforme* (David.) отличается большей удлинненностью (у *P. hispidiforme* $вс/д > 0,95$, средн. около 1,0) и меньшим числом ребер (у *P. hispidiforme* 25–26 ребер).

Геологический возраст. Поздний миоцен, ранний эоцис.

Географическое распространение. Украина.

Местонахождения и материал. Украина, с. Березнеговатое (3 створки) и с. Семеновка (3 створки в прослоях раковинного детрита).

СЕМЕЙСТВО DONACIDAE

Род *Donax* Linne, 1758

Подрод *Paradonax* Cossmann, 1910

Donax (Paradonax) nevesskajae Paramonova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 30–33

Название вида в честь Лидии Александровны Невесской.

Голотип – ПИН, № 576/27, правая створка; среднесарматский подъярус; Украинская ССР, г. Вознесенск; табл. V, фиг. 33.

Диагноз. Раковина до 19 мм длиной, удлинненно-овальная ($вс/д=0,55–0,66$, средн. 0,60), слабовыпуклая ($вып/вс=0,18–0,28$, средн. 0,23; $вып/д=0,11–0,17$, средн. 0,14), слабо неравносторонняя ($дпч/д=0,42–0,52$, средн. 0,46). Апикальный угол $134–152^\circ$, средн. 143° . Лунка узкая, удлиненная слабо заметная; шиток не выражен. Раковина гладкая. Килевой перегиб округлый; на узком закилевом поле иногда заметны две узкие радиальные ложбинки. В задней трети переднего поля нередко заметна радиальная складка, идущая от макушки к перегибу нижнего края створки. На внутренней поверхности створки в этом месте может быть более или менее ясно выраженный желобок. Замок правой створки состоит из двух кардинальных зубов и одного заднего бокового, иногда очень слабо выраженного. В левой створке имеются два кардинальных зуба и один передний боковой. Мантийный синус наблюдать не удалось. Нижний край створок изнутри гладкий или слабо зазубренный.

Сравнение. От всех видов подрода отличается угловатым перегибом в задней трети нижнего края и нередко имеющейся радиальной складкой на переднем поле створок.

Геологический возраст. Поздний миоцен, средний сармат.

Географическое распространение. Южная Украина.

Местонахождения и материал. Южная Украина, г. Вознесенск (23 створки; материал Л.А. Невесской).

Donax (Paradonax) planus Paramonova, sp. nov.

Табл. V, фиг. 34-36

Название вида от *planus* (лат.) – плоский.

Голотип – ПИН, № 2557/45, левая створка; среднесарматский подъярус; Молдавия, с. Лопушна; табл. V, фиг. 34.

Диагноз. Раковина до 21 мм длиной, яйцевидная, с округлой передней и заостренной задней частями (вс/д=0,53-0,62, средн. 0,58), уплощенная (вып/вс=0,11-0,20, средн. 0,16; вып/д=0,07-0,11, средн. 0,10), слабо неравносторонняя (длч/д=0,42-0,53, средн. 0,49). Аликальный угол 140-154°, средн. 145°. Лунка узкая, удлинненная, слабовыраженная; щиток не развит. Килевой перегиб округлый, заднее поле очень узкое. Раковина гладкая, с тонкими линиями нарастания; только в прикилевой части заднего поля, иногда ограниченной нитевидной бороздкой, обычно заметны тонкие радиальные ребрышки. Замок правой створки состоит из двух кардинальных зубов (из них задний более мощный и разделен на две части слабо заметной ложбинкой) и двух слабо заметных (переднего и заднего) боковых. В замке левой створки два кардинальных зуба; боковые обычно отсутствуют. Синус мантийной линии достигает почти середины раковины. Нижний край створок изнутри тонко зазубрен.

Сравнение. От большинства видов подрода отличается уплощенностью створок и своей яйцевидно-овальной формой.

Геологический возраст. Поздний миоцен, средний сармат.

Географическое распространение. Молдавия.

Местонахождения и материал. Молдавия, с. Унгены (1 створка), с. Карпинены (1 створка) и с. Лопушна (6 створок).

СЕМЕЙСТВО DREISSENIDAE

Род *Congeria* Partsch, 1836

Congeria panticapaea Andrusov

Congeria panticapaea ingulzensis Neveeskaja, subsp. nov.

Табл. XX, фиг. 45-50

Название подвида от р. Ингулец.

Голотип – ПИН, № 2220/281, правая створка; нижнемэотический подъярус; Украинская ССР, левый берег р. Висунь у с. Березнеговатое; табл. XX, фиг. 48.

Диагноз. Раковина до 11,5 мм высотой, клиновидная (вс/д=1,7-2,2, средн. 1,9), выпуклая (вып/вс=0,25-0,34, средн. 0,29), умеренно толстенная, с конечными острыми и загнутыми вперед макушками. Килевой перегиб явственный и расположен почти посредине створки, так что брюшное поле, как правило, равно по ширине спинному, реже – менее широкое, чем последнее. Брюшной край обычно слабо S-образно изогнутый. Спинной край заметно длиннее заднего. Наружная поверхность гладкая, лишь с линиями нарастания. Септа под макушкой несет отпечаток переднего аддуктора; отношение высоты раковины к высоте септы от 8,4 до 11,2, средн. 9,6. Апофиза имеет различные размеры и в разной степени отогнута от плоскости септы. Связка наружная, на длинной валиковидной нимфе, выше которой идет глубокая связочная бороздка.

Сравнение. От других подвидов этого вида отличается сильной выпуклостью и срединным положением килевой линии.

Геологический возраст. Поздний миоцен, ранний мэотис.

Географическое распространение. Украина.

Местонахождения и материал. Левый берег р. Висунь к югу от с. Березнеговатое (14 створок в раковинно-детритовом прослое).

СЕМЕЙСТВО NERITIDAE

Род *Theodoxus* Montfort, 1810

Theodoxus politus Jekelius

Theodoxus politus andrussovi L.Iljina, subsp. nov.

Табл. XXI, фиг. 11, 12

Neritina sp.: Андрусов, 1890, стр. 257.

Голотип – ПИН, № 2220/319, раковина; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта); Керченский п-ов, с. Заветное; табл. XXI, фиг. 12.

Диагноз. Раковина маленькая (около 4,0–5,0 мм), овально-яйцевидная, вытянутая в ширину ($Ш/В=1,3-1,4$), состоящая из трех оборотов, гладкая. Шов отчетливый, очень тонкий, неглубокий. Последний оборот очень большой, выпуклый со спинной стороны и несколько уплощенный со стороны устья и сверху. Устье полуовальное. Наружная губа довольно тонкая, дуговидная, профиль ее слабоскошенный. Внутренняя губа широкая, несколько утолщенная, очень плотно прилегающая к столбику, совершенно гладкая. В исключительно редких случаях впереди нижнего мускульного отпечатка, позади столбика, наблюдается маленький бугорок. Чаше всего на наружной поверхности раковины сохраняется темная однородная окраска.

Сравнение. От типового подвида, известного из сармата Румынии (Jekelius, 1944) и юго-запада СССР, а также из мэотиса Румынии и юго-запада СССР (Рошка, 1973), новый подвида отличается несколько меньшими размерами раковины и главным образом полным отсутствием каких-либо следов зазубренности края или складчатости внутренней губы. Возможно, необходимость выделения самостоятельного подвида на основании только этих признаков может показаться сомнительной, так как на юго-западе СССР встречаются формы, у которых эти признаки широко варьируют (Рошка, 1973). Однако постоянное отсутствие зазубренности и складчатости на всех керченских и западно-грузинских раковинах все же позволяет считать эти группировки самостоятельным внутривидовым таксоном.

Геологический возраст. Поздний миоцен, поздний мэотис.

Географическое распространение. Крым и Западная Грузия.

Местонахождения и материал. Крым, Керченский п-ов: с. Каменское (более 35 раковин), с. Семеновка (более 100 раковин), мыс Красный Кут (13 раковин), с. Заветное (35 раковин), пос. Аршинцево (Ст. Карантин – 12 раковин); Западная Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи (5 раковин).

СЕМЕЙСТВО HYDROBIIDAE

Род *Caspihydrobia* Starobogatov, 1970

Caspihydrobia starobogatovi L.Iljina, sp. nov.

Табл. XXII, фиг. 1–4

Название вида в честь Ярослава Игоревича Старобогатова.

Голотип – ПИН, № 2220/353, раковина; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта); Керченский п-ов, с. Заветное; табл. XXII, фиг. 4.

Диагноз. Раковина маленькая (до 4,5 мм в высоту), яйцевидно-конической формы ($Ш/В=0,43-0,52$, средн. 0,47), состоящая из 5,5–6 гладких, достаточной выпуклых, равномерно нарастающих оборотов, разделенных отчетливым, глубоким, слабо скошенным швом. Последний оборот большой ($Впо/В=0,57-0,65$, средн. 0,60), на периферии округлый, с выпуклым основанием и узкой

пупковой щелью. Устье овальное, составляет около трети высоты раковины ($Vy/V=0,30-0,38$, средн. $0,34$). Край наружной губы либо прямой, либо со слабым мелким синусом в верхней части. Внутренняя губа узкая, слабо отвернутая.

Сравнение. Новый вид легко отличим от встречающихся с ним *C.tamanensis* по ряду признаков. Сравнение дано при описании последнего вида.

Геологический возраст. Поздний миоцен, мэотис.

Географическое распространение. Южная Украина, Крым, Краснодарский край.

Местонахождения и материал. Нижнемэотические отложения (багеровский горизонт) Южной Украины: с. Нов. Богдановка (2 раковины), хут. Новороссийский (30 раковин); верхнемэотические отложения (акманайский горизонт) Керченского п-ова: с. Каменское (3 раковины), мыс Красный Кут (40 раковин), с. Заветное (около 30 раковин), южный берег Чурубашского озера (9 раковин), западнее порта Крым (6 раковин); Краснодарского края: Таманский п-ов, к северу от мыса Панагия (1 раковина), р. Пшиш (1 раковина).

Caspihydrobia tamanensis L.Iljina, sp. nov.

Табл. XXII, фиг. 5-8

Голотип - ПИН, № 2220/354, раковина; нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта); Таманский п-ов к северу от мыса Панагия; табл. XXII, фиг. 5.

Диагноз. Раковина маленькая (высотой 3,5-4,5 мм), вытянуто-башенковидная ($Ш/V=0,39-0,44$, средн. $0,42$), шести-семиоборотная, гладкая. Обороты слабовыпуклые, разделены неглубоким, слабо скошенным швом. Последний оборот несколько больше половины высоты раковины ($Vпо/V=0,51-0,59$, средн. $0,56$). Его периферия округло-угловатая; основание слабовыпуклое, без пупка или пупковой щели. Устье овальное (Vy/V около $0,34$). Наружная губа прямая, в профиле слабоскошенная. Внутренняя губа узкая, плотно прилегающая к брюшной части последнего оборота и части столбика.

Сравнение. От *C.starobogatovi* новый вид отличается более стройной раковиной, более уплощенными оборотами и менее глубоким швом, менее высоким последним оборотом, более угловатой его периферией и полным отсутствием пупка или пупковой щели.

Геологический возраст. Поздний миоцен, мэотис.

Географическое распространение. Южная Украина, Крым, Краснодарский край.

Местонахождения и материал. Нижнемэотические отложения (багеровский горизонт) юга Украины, с. Нов.Богдановка (40 раковин); Керченского п-ова: ?с. Семеновка (5 раковин), с. Заветное (8 раковин); верхнемэотические отложения (акманайский горизонт) Керченского п-ова: мыс Красный Кут (1 раковина), пос. Аршинцево (Ст. Карантин - 1 раковина); Краснодарского края: Таманский п-ов, севернее мыса Панагия (7 раковин), южнее Попова Камня (более 20 раковин), западнее ст. Тамань (более 40 раковин), р. Цице (7 раковин), р. Шебш (30 раковин); Дагестана, р. Сулак (более 50 раковин).

СЕМЕЙСТВО LITHOGLYPHIDAE

Род *Pseudamnicola* Paulucci, 1878

Подрод *Staja* Brusina, 1897

Pseudamnicola (Staja) maeotica L.Iljina, sp. nov.

Табл. XXIII, фиг. 1-4

Голотип - ПИН, № 2220/399, раковина; верхи верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта); Керченский п-ов, с. Семеновка; табл. XXIII, фиг. 1.

Диагноз. Раковина маленькая (около 3,5 мм), удлинненно-яйцевидная ($Ш/В=0,53-0,64$, средн. 0,57), с притупленной вершиной, состоящая из пяти-шести гладких, выпуклых, равномерно нарастающих оборотов, разделенных отчетливым швом. Последний оборот большой ($Впо/В=0,66-0,73$, средн. 0,69), выпуклый, на периферии округлый. Основание выпуклое. Устье ($Ву/В=0,43-0,47$, средн. 0,45) овальное, в верхнем углу заостренное. Наружная губа тонкая, дуговидная, в профиле с очень слабо углубленным широким синусом, либо почти прямая. Внутренняя губа в виде узкого отворота, плотно прирастающего только к брюшной части оборота и слабо прилегающего к столбику с образованием небольшого щелевидного пупка.

Сравнение. От близкого вида *P. (S.) pseudovariabilis* (Sinz.) новый вид отличается меньшими размерами (высота раковины у нового вида до 3,7 мм, у *P. pseudovariabilis* - около 5,5 мм), более выпуклыми оборотами и более слабым развитием пупка, от *P. (S.) striata* (Andrus.) - отсутствием спиральной струйчатости на наружной поверхности раковины и выпуклыми, не ступенчатыми оборотами.

Геологический возраст. Поздний миоцен, поздний мэотис.

Географическое распространение. Крым.

Местонахождения и материал. Керченский п-ов; с. Каменское (2 раковины), у мыса Красный Кут (16 раковин), с. Семеновка (30 раковин).

Подрод *Barassia* Jekelius, 1933

Pseudamnicola (Barassia) kerchensis L.Iljina, sp. nov.

Табл. XXIII, фиг. 22-24

Голотип - ПИН, № 2220/420, раковина; верхнемэотический подъярус (акманайский горизонт); Керченский п-ов, пос. Аршинцево (Ст. Карантин); табл. XXIII, фиг. 22.

Диагноз. Раковина маленькая (около 3,5 мм в высоту), округло-овальной формы ($Ш/В=0,73-0,78$), пятиоборотная, с очень низким завитком и большим округлым последним оборотом ($Впо/В=0,73-0,76$). Обороты, кроме начального, слабоступенчатые, покрытые отчетливой тонкой спиральной струйчатостью. Килей как таковых нет, но на верхней части оборотов намечается слабая угловатость. На последнем обороте заметны два угловатых перегиба - в верхней части и по периферии. Основание раковины слабо выпуклое, с хорошо развитым пупком. Устье широкоовальное, почти равно половине высоты раковины ($Ву/В=0,48-0,51$). Наружная губа дуговидная, внутренняя - в виде узкого отворота, не прикрывающего пупок.

Сравнение. Новый вид наиболее близок к *P. (B.) margaritaeformis*, от которой отличается более широкоовальной формой раковины (у *P. margaritaeformis* $Ш/В=0,65-0,70$, а у *P. kerchensis* - $0,73-0,78$), отсутствием настоящих килей, наличием отчетливой спиральной струйчатости и хорошо развитым пупком.

Геологический возраст. Поздний миоцен, поздний мэотис.

Географическое распространение. Крым и Краснодарский край.

Местонахождения и материал. Крым, Керченский п-ов; с. Каменское (3 раковины), пос. Аршинцево (Ст. Карантин - более 40 раковин), южный берег Чурубашского озера (4 раковины), западнее порта Крым (2 раковины); Краснодарский край: Таманский п-ов, севернее мыса Панагия (1 раковина), р. Цице (2 раковины), р. Шебш (1 раковина).

СЕМЕЙСТВО EMMERICIDAE

Род *Emmericia* Brusina, 1870

Emmericia? maeotica L.Iljina, sp. nov.

Табл. XXII, фиг. 35-37

Голотип - ПИН, № 2220/385, раковина; верхи верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта); Керченский п-ов, пос. Аршинцево (Ст. Карантин); табл. XXII, фиг. 36.

Диагноз. Раковина маленькая (около 3,3 мм), овальная ($Ш/В=0,63-0,67$), с притупленной вершиной, пятиоборотная, гладкая. Последний оборот большой ($Впо/В=0,71-0,73$), округлый на периферии, с выпуклым основанием. Устье ($Ву/В=0,42-0,50$) широкоовальное, наверху несколько суженное. Наружная губа изогнутая, слабо отвернутая, с едва намечающимся утолщением по краю. Внутренняя губа в виде узкого отворота, не совсем плотно прирастающего к раковине. Пупок в виде узкой неглубокой щели.

Сравнение. От других видов рода *Emmericia* новый вид отличается меньшими размерами раковины, отсутствием заострения парietальной части устья, очень слабым отворотом наружной губы и почти полным отсутствием утолщения ее края.

К роду *Emmericia* новый вид отнесен в достаточной степени условно именно из-за недостаточно развитого отворота наружной губы и утолщения устьевого края.

Геологический возраст. Поздний миоцен, поздний мэотис.

Географическое распространение. Крым.

Местонахождения и материал. Керченский п-ов; с. Каменское (2 раковины), пос. Аршинцево (Ст. Карантин - 8 раковин).

СЕМЕЙСТВО RISSOIDAE

Род *Alvania* Risso, 1826

Alvania pseudalvania (Andrusov)

Alvania pseudalvania raricostata L.Iljina, subsp. nov.

Табл. XXIV, фиг. 7-10

Название подвида от *raricostatus* (лат.) - редкорребристый.

Голотип - ПИН, № 2220/458, раковина; нижнемэотический подъярус, Западная Грузия, сел. Вакэ; табл. XXIV, фиг. 8.

Диагноз. Раковина маленькая (до 4,2 мм), более или менее ширококонусовидной формы ($Ш/В=0,60-0,66$, средн. 0,64), состоящая из шести выпуклых равномерно нарастающих оборотов, разделенных тонким швом. Протокоих полутораоборотный, гладкий. Остальные обороты раковины украшены тонкими отчетливыми спиральными и более грубыми осевыми ребрами, которые в местах пересечения образуют маленькие округлые, иногда заостренные, бугорки. Спиральные ребра украшают только нижние 2/3 оборота; верхняя часть оборота лишена спиральной скульптуры. Осевые ребра пересекают всю поверхность оборота. На предпоследнем обороте развито три основных спиральных ребра и одно очень тонкое ребрышко непосредственно над швом. На большом ($Впо/В=0,63-0,68$, средн. 0,65) и округлом последнем обороте насчитывается до восьми спиральных ребер (причем четыре-пять из них развиты на основании оборота) и 9-11 осевых, ослабевающих ниже периферии, но обычно доходящих до края внутренней губы. Устье ($Ву/В=0,36-0,41$, средн. 0,38) округло-овальное, очень слабо округло-угловатое наверху. Наружная губа обычно не утолщенная, в профиле с широким синусом в верхней части. Внутренняя губа в виде отчетливого отворота. Пупка нет.

Сравнение. От типового подвида, известного в основном из нижнемэотических отложений Керченского п-ова, новый подвид отличается более ширококонусовидной формой, несколько меньшими размерами, а главное, меньшим числом осевых ребер (на последнем обороте типового подвида 12–14 осевых ребер, тогда как у нового подвида не более 11) и обычно тремя, а не двумя (как у многих форм типового подвида) спиральными ребрами на предпоследнем обороте.

Геологический возраст. Поздний миоцен, ранний мэотис.

Географическое распространение. Западная Грузия.

Местонахождения и материал. Западная Грузия, сел. Вакэ (85 раковин).

Род *Mohrensternia* Stoliczka, 1868

Mohrensternia nasyrica L.Iljina, sp. nov.

Табл. XXIV, фиг. 14–19

Название вида от уроч. Насыр.

Голотип – ПИН, № 2220/460, раковина; нижнемэотический подъярус (багеровский горизонт); Керченский п-ов, к западу от уроч. Насыр; табл. XXIV, фиг. 14.

Диагноз. Раковина маленькая (до 3,7 мм в высоту), вытянуто-конусовидной формы ($Ш/В=0,48-0,57$, средн. 0,53), состоящая из шести-семи оборотов, из которых первые два гладкие, а остальные украшены хорошо выраженными, особенно на периферии оборотов, слегка изогнутыми осевыми ребрами и очень тонкими, заметными только при увеличении частыми спиральными струйками. Обороты округлые, более или менее выпуклые, изредка слабо угловатые (табл. XXIV, фиг. 18), равномерно увеличивающиеся по мере роста и разделенные довольно глубоким швом. Последний оборот большой ($В_{по}/В=0,58-0,66$, средн. 0,62), округлый или слегка угловатый на периферии, украшен так же, как и предыдущие. Осевые ребра на нем ниже периферии и на некотором расстоянии от края наружной губы исчезают. Иногда они почти полностью редуцированы (табл. XXIV, фиг. 19). Основание умеренно выпуклое, с едва заметной спиральной струйчатостью, либо гладкое. Пупка нет. Устье небольшое ($В_{у}/В=0,35-0,41$, средн. 0,38), овальное, наверху слегка угловатое. Наружная губа неутолщенная, в профиле со слабой выемкой наверху. Внутренняя губа дуговидная, в виде узкого отворота на столбик и брюшную часть последнего оборота.

Сравнение. От близкородственного сарматского вида *M.pseudosarmatica* Friedb. мэотический вид отличается главным образом более округлой формой оборотов, соответственно менее глубоким швом, более вытянутой формой раковины и менее выраженной спиральной струйчатостью. *M.nasyrica* также близка с *M.gupii* (сравнение см. при описании *M.gupii*). От морфологически сходного вида *M.parva* (Costa), представители которого известны с плиоцена донные в Атлантической и Средиземноморской областях, а также в позднечетвертичных отложениях Черноморского бассейна, новый вид отличается меньшими размерами, меньшей округлостью последнего оборота, обычно меньшим числом осевых ребер на последних оборотах раковины (12–13 у *M.nasyrica*, 11–17 у *M.parva*) и несколько иными пропорциями отдельных частей раковины (табл. 57).

Геологический возраст. Поздний миоцен, ранний мэотис.

Географическое распространение. Крым, Западная Грузия, Западный Казахстан.

Местонахождения и материал. Керченский п-ов: у с. Каменское (5 раковин), уроч. Насыр (около 400 раковин), мыс Красный Кут (50 раковин), с. Семеновка (11 раковин), с. Золотое (350 раковин), пос. Аршинцево (Ст. Карантин – 3 раковины); Западная Грузия, у с. Вакэ (40 раковин); Западный Казахстан: п-ов Мангышлак, мыс Урдюк (10 раковин).

Mohrensternia multicostata (Seneš)

Mohrensternia multicostata kerchensis L.Iljina, subsp. nov.

Табл. XXIV, фиг. 21-24

Голотип - ПИН, № 2220/467, раковина; нижнемэотический подъярус (багеровский горизонт); Керченский п-ов, пос. Аршинцево (Ст. Карантин); табл. XXIV, фиг. 21.

Диагноз. Раковина маленькая (до 3,0 мм), от вытянуто- до ширококонусовидной формы ($Ш/В=0,65-0,80$, средн. 0,71), состоящая из пяти умеренно выпуклых оборотов, разделенных довольно глубоким швом. Протоконх, состоящий из полутора-двух оборотов, гладкий. Остальные обороты раковины украшены частыми, обычно слабо выраженными, иногда несколько изогнутыми осевыми ребрами и тонкими тесно расположенными спиральными струйками, наиболее отчетливыми в межреберных промежутках средней части оборотов. При пересечении осевых и спиральных элементов скульптуры никаких узелков или бугорков не образуется. Последний оборот большой ($Впо/В=0,65-0,74$, средн. 0,70), с умеренно выпуклым основанием, округлый или угловато-округлый на периферии, со спиральными более или менее отчетливыми струйками и в различной степени развитыми осевыми ребрами. Ниже периферии оборотов осевые ребра и спиральная скульптура обычно быстро ослабевают, так что на последнем обороте в области пупка основание раковины гладкое. Пупок либо отсутствует, либо в виде узкой, неглубокой щели. Устье довольно высокое ($Ву/В=0,40-0,48$, средн. 0,44), широкоовальное, слабо угловатое наверху. Внутренняя губа дуговидная в виде очень узкого отворота на столбик и брюшную часть последнего оборота. Наружная губа неутолщенная, в профиле с характерной широкой и неглубокой выемкой в верхней части.

Сравнение. От типового подвида мэотический подвид отличается меньшими размерами (высота типового подвида около 5,0 мм, мэотического - около 3,0 мм), более частыми, менее изогнутыми и заметно слабее развитыми осевыми ребрами, от *M. multicostata minor* (Seneš) из нижнего сармата Чехословакии - более частыми, слабее развитыми осевыми ребрами.

Геологический возраст. Поздний миоцен, ранний и поздний мэотис.

Географическое распространение. Крым, Краснодарский край и Западный Казахстан.

Местонахождения и материал. Нижнемэотические отложения (багеровский горизонт) Керченского п-ва: уроч. Насыр (около 50 раковин), мыс Красный Кут (1 раковина), пос. Аршинцево (Ст. Карантин - 17 раковин), с. Заветное (5 раковин), западнее порта Крым (3 раковины); Зап. Казахстана: п-ов Мангышлак, мыс Урдюк (4 раковины); верхнемэотические отложения Краснодарского края, р. Шебш (1 раковина).

Mohrensternia acuta L.Iljina, sp. nov.

Табл. XXIV, фиг. 25-28

Название вида от *acutus* (лат.) - острый.

Голотип - ПИН, № 2220/471, раковина; нижнемэотический подъярус (багеровский горизонт); Керченский п-ов, пос. Аршинцево (Ст. Карантин); табл. XXIV, фиг. 25.

Диагноз. Раковина маленькая (до 3,7 мм), вытянуто-овальной формы ($Ш/В=0,56-0,67$, средн. 0,61), с заостренной вершиной, состоящая из пяти-шести хорошо выпуклых оборотов, разделенных отчетливым глубоким швом. Начальные обороты гладкие, на остальных обычно заметны отчетливая тонкая частая спиральная струйчатость и едва уловимые осевые ребрышки. Последний оборот большой ($Впо/В=0,63-0,70$, средн. 0,67), на периферии округлый, с выпуклым основанием. На некоторых экземплярах на последнем обороте наблюдаются варишеподобные утолщения. Устье сравнительно большое ($Ву/В=0,35-0,46$, средн. 0,42), округлой или округло-овальной формы, слабо угловатое

наверху. Наружная губа тонкая, с характерной выемкой наверху. Внутренняя губа узкая, несколько утолщенная, обычно тесно прижатая к брюшной части последнего оборота и столбику. Пупка обычно нет; иногда заметна пупковая щель.

Сравнение. Наибольшую близость новый вид обнаруживает с *M.nasyrica*, от которой отличается почти полным исчезновением осевой скульптуры и наличием тонкой спиральной струйчатости. Кроме того, у *M.acuta* отмечается некоторое утолщение внутренней губы и появление на ряде экземпляров слабых варицеподобных утолщений — признаков, не отмеченных у *M.nasyrica*.

Геологический возраст. Поздний миоцен, ранний эоцено.

Географическое распространение. Крым, Краснодарский край, Западная Грузия, Западный Казахстан.

Местонахождения и материал. Крым, Керченский п-ов: между уроч. Насыр и мысом Красный Кут (10 раковин), пос. Аршинцево (Ст. Карантин — 55 раковин), с. Заветное (23 раковины), западнее порта Крым (4 раковины); Краснодарский край: у г. Крымск (30 раковин), станица Гостогоаевская (10 раковин); Западная Грузия: правый берег р. Галидзги у сел. Геджири (4 раковины); Западный Казахстан: п-ов Мангышлак, мыс Урджок (6 раковин).

Mohrensternia gupii L.Iljina, sp. nov.

Табл. XXVIII, фиг. 29–31

Название вида от сел. Гупи.

Голотип — ПИН, № 2220/576, раковина; верхнемэотический подъярус; Западная Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи; табл. XXVIII, фиг. 29.

Диагноз. Раковина маленькая (около 2,3 мм), вытянуто-конусовидная ($Ш/В=0,55-0,58$, средн. 0,56), с притупленной вершиной, шестиоборотная. Обороты слабовыпуклые, равномерно нарастающие, из них первые два-три гладкие, остальные украшены частыми, иногда очень слабо изогнутыми осевыми и очень тонкими, менее заметными и развитыми в основном на нижней половине оборотов спиральными ребрышками. Последний оборот занимает более половины высоты раковины ($Впо/В$ около 0,66); его периферия округлая, основание слабовыпуклое, покрытое только спиральными ребрышками, так как осевые ребрышки ниже периферии затухают. Устье ($Ву/В=0,42-0,45$, средн. 0,43), овальное, со слабым заострением наверху. Наружная губа тонкая, судя по линиям нарастания, со слабой широкой выемкой наверху. Внутренняя губа в виде узкого, не совсем плотно прилегающего к столбику отворота.

Сравнение. Новый вид более всего напоминает раннемэотических *M.nasyrica*, но раковина *M.gupii* меньше по размерам, менее стройная, с более частой и более слабой осевой ребристостью и более заметными спиральными ребрышками.

Геологический возраст. Поздний миоцен, поздний эоцено.

Географическое распространение. Крым и Западная Грузия.

Местонахождения и материал. Керченский п-ов, к востоку от мыса Красный Кут (11 раковин и обломков); Западная Грузия, первый приток р. Галидзги, ниже впадения р. Геджири у сел. Гупи (11 раковин и обломков).

СЕМЕЙСТВО ROTAMIDIDAE

Род *Pirenella* Gray, 1847

Pirenella galidzgensis L.Iljina, sp. nov.

Табл. XXVII, фиг. 18–22

Название вида от р. Галидзги.

Pirenella sp.: Ильина, 1972а; табл. I, фиг. 9–11.

Голотип — ПИН, № 2220/293, раковина; нижнемэотический подъярус (багеровский горизонт); Западная Грузия, правый берег р. Галидзги у сел. Гупи; табл. XXVII, фиг. 18.

Диагноз. Раковина небольшая (около 16,0 мм в высоту), конусовидно-башенковидная (Ш/В около 0,41), с выпуклыми боковыми сторонами, состоящая из 9–10 уплощенных оборотов, разделенных тонким неглубоким швом. Скульптура зрелых оборотов раковины состоит из трех спиральных рядов тесно расположенных более или менее одинаковых по размеру округлых бугорков, организованных в аксиальные ряды. Начальные обороты обычно обломаны. Последний оборот занимает менее половины высоты раковины (Впо/В до 0,47). Его периферия угловато-округлая, основание слабовыпуклое, переходящее в короткую шейку сифонального канала. Последний оборот украшен так же, как и остальные обороты, тремя рядами бугорков, но на основании раковины наблюдаются еще три-четыре спиральных ряда очень мелких, слабо обособленных бугорков, а на шейке сифонального канала – до трех-четырех спиральных ребрышек. Устье невысокое (Ву/В около 0,27), угловато-овальное, с небольшим паритетальным заострением и коротким, слабо скошенным, неглубоким сифональным каналом. Наружная губа сравнительно тонкая, в профиле с широкой мелкой выемкой наверху. Внутренняя губа в виде узкого плотно прилегающего отворота на столбик и брюшную часть последнего оборота.

Сравнение. От широко распространенного в сармате и нижнем мэотисе вида *P. disjuncta* (Sow.) новый вид отличается выпуклостью боковых сторон раковины, меньшими размерами (у сарматских *P. disjuncta* высота раковины до 45 мм, у мэотических – до 20 мм, у нового вида – около 16), более отчетливым сифональным каналом и более равномерным развитием бугорков, при котором у нового вида бугорки всех трех рядов каждого зрелого оборота почти одинаковые. Форма раковины и скульптура *P. galidzgensis* напоминают представителей родов *Cerithiopsis* и *Terebralia*. Однако от первых новый вид легко различим по значительно большему размеру и форме сечения оборотов, а от вторых – по отсутствию складки на столбике, меньшим размерам раковины и меньшему числу рядов бугорков.

Геологический возраст. Поздний миоцен, ранний мэотис.

Географическое распространение. Краснодарский край и Западная Грузия.

Местонахождения и материал. Краснодарский край, р. Цице (около 50 раковин); Западная Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи (около 40 поврежденных раковин).

- Азизбеков Ш.А., Зейналов М. 1959. Сопоставление миоценовых отложений Нахичевана, Армении, Ирана и Турции. – Изв. АН АзССР, серия геол. и геогр., № 3, стр. 3–10.
- Азизбекова А.И. 1970. Нижнесарматские отложения Нахичеванского прогиба. – Изв. АН АзССР, серия наук о Земле, № 5, стр. 33 – 35.
- Азизбекова А.И. 1972. Биостратиграфия миоценовых отложений Нахичеванского прогиба (южная часть Малого Кавказа). Автореф. канд. дисс. Баку.
- Али-Заде А.А. 1961. Акчагыл Туркменистана. Т. 1. М., Госгеолтехиздат.
- Али-Заде А.А. 1967. Акчагыл Туркменистана. Т. 2. М., "Недра".
- Али-Заде А.А. 1969. Первые находки *Replidacna* в сарматских отложениях Азербайджана. – Докл. АН СССР, т. 187, № 5, стр. 1160–1161.
- Али-Заде А.А. 1974. Сармат Азербайджана. М., "Недра".
- Али-Заде К.А. 1954. Акчагильский ярус Азербайджана. Баку, стр. 1–344.
- Андрусов Н.И. 1884а. Заметка о геологических исследованиях в окрестностях г. Керчи. – Зап. Новоросс. о-ва естествоиспыт., т. 9, вып. 1, стр. 1–15.
- Андрусов Н.И. 1884б. Геологические исследования на Керченском п-ове, произведенные в 1882 и 1883 гг. – Зап. Новоросс. о-ва естествоиспыт., т. 9, вып. 2, стр. 1–198.
- Андрусов Н.И. 1887. Геологические исследования в западной половине Керченского п-ова, произведенные летом 1881 г. – Зап. Новоросс. о-ва естествоиспыт., т. 11, вып. 2, стр. 69 – 147.
- Андрусов Н.И. 1890. Керченский известняк и его фауна. – Зап. СПб. минерал. о-ва, ч. 26, стр. 193 – 344.
- Андрусов Н.И. 1891. О характере и происхождении сарматской фауны. – Горн. ж., т. 1, № 2, стр. 241 – 280.
- Андрусов Н.И. 1893. Геотектоника Керченского п-ова. – Матер. для геол. России, т. 16, стр. 1–271.
- Андрусов Н.И. 1894. Предварительный отчет о геологической поездке в Румынию летом 1893 г. – Зап. АН, серия 8, физ.-мат. отд., т. 1, № 4, стр. 1–18.
- Андрусов Н.И. 1897. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии. – Труды СПб. о-ва естествоиспыт., т. 25, отд. геол. и минерал.
- Андрусов Н.И. 1899а. Замечания о миоцене прикаспийских стран. – Изв. Геол.ком., т. 18, № 7.
- Андрусов Н.И. 1899б. Die südrussische Neogenablagerungen. Theil 2. Sarmatische Stufe. – Зап. СПб. минерал. о-ва, т. 36, вып. 1, стр. 101–170.
- Андрусов Н.И. 1902а. Геологические исследования в Шемахинском уезде Бакинской губернии летом 1901. – Изв. Геол. ком., т. 21, стр. 151–160.
- Андрусов Н.И. 1902б. Материалы к познанию прикаспийского неогена. Акчагильские пласты. – Труды Геол. ком., т. 15, № 4.
- Андрусов Н.И. 1902в. Die südrussische Neogenablagerungen. Theil 3. Sarmatische Stufe (Fortsetzung und Schluss). – Зап. СПб. минерал. о-ва, т. 39, стр. 337–495.
- Андрусов Н.И. 1903а. Геологические исследования на Таманском п-ове. – Матер. для геол. России, т. 21, № 2, стр. 257–383.
- Андрусов Н.И. 1903б. Studien über die Brackwassercardiden. Lief. 1. – Зап. АН, серия 8, физ.-мат. отд., т. 13, № 3, стр. 1–82.
- Андрусов Н.И. 1904. Третичные отложения Шемахинского уезда. – Изв. Геол.ком., т. 23, № 3, стр. 201–243.
- Андрусов Н.И. 1906. Die südrussische Neogenablagerungen. Theil 4. Meotische Stufe. – Зап. СПб. минерал. о-ва, сер. 2, ч. 43, стр. 289–449.
- Андрусов Н.И. 1909. Материалы к познанию Прикаспийского неогена. Понтические пласты Шемахинского уезда. – Труды Геол. ком., вып. 40.

- Андрусов Н.И. 1912. О возрасте и стратиграфическом положении акчагыльских пластов. – Зап. СПб. минерал. о-ва, ч. 48, вып. 1, стр. 271–291.
- Андрусов Н.И. 1917. Понтический ярус. – В кн.: Геология России. Изд. Геол. ком., т. IV₂, ч. 2, вып. 2, стр. 1–41.
- Андрусов Н.И. 1918. Взаимоотношение эвксинского и каспийского бассейнов в неогеновую эпоху. – Изв. АН, серия 6, т. 12, № 8, стр. 749–760.
- Андрусов Н.И. 1923. Апшеронский ярус. – Труды Геол. ком., новая серия, вып. 110, стр. 1–294.
- Андрусов Н.И. 1961а. Южнорусские неогеновые отложения. Избр. труды, т. 1. М., Изд-во АН СССР, стр. 149–361.
- Андрусов Н.И. 1961б. Ископаемые мшанковые рифы Керченского и Таманского полуостровов. – Избр. труды, т. 1. М., Изд-во АН СССР, стр. 395–540.
- Андрусов Н.И. 1963. Понтический ярус. – Избр. труды, т. 2. М., Изд-во АН СССР, стр. 299–332.
- Андрусов Н.И. 1964. Солоноватоводные кардииды. – Избр. труды, т. 3. М., "Наука", стр. 441–502.
- Арнольди Л.В. 1949. Материалы по количественному изучению бентоса Черного моря. II. Каркинитский залив. – Труды Севастопольск. биол. станции, т. 7, стр. 127–192.
- Багдасарян К.Г. 1970а. Некоторые новые и малоизвестные миоценовые кардииды и их стратиграфическое значение. – Сообщ. АН ГрузССР, т. 60, № 2, стр. 505–508.
- Багдасарян К.Г. 1970б. К вопросу о систематике миоценовых кардиид. – Тезисы докл. XVI научн. сессии Ин-та палеобиол. АН ГрузССР. Тбилиси, стр. 9–11.
- Багдасарян К.Г. 1973. Некоторые вопросы систематики миоценовых кардиид в свете проблемы полифилии и монофилии. – Тезисы докл. XIX научн. сессии Ин-та палеобиологии АН ГрузССР. Тбилиси, стр. 24–27.
- Багдасарян К.Г. 1974. Параллельная изменчивость и гомеоморфия у некоторых миоценовых кардиид. – Сообщ. АН ГрузССР, т. 76, № 3, стр. 741–744.
- Бадзошвили Ц.И. 1964. Некоторые данные о характере морской моллюсковой фауны мџотиса. – Сообщ. АН ГрузССР, т. 35, № 3, стр. 613–618.
- Бадзошвили Ц.И. 1966. К вопросу о карликовости некоторых групп моллюсков. – Сообщ. АН ГрузССР, т. 41, № 3, стр. 631–638.
- Бадзошвили Ц.И. 1967. К изучению Cerithiidae мџотического яруса. – Сообщ. АН ГрузССР, т. 45, № 2 стр. 439–446.
- Бадзошвили Ц.И. 1968. Морские моллюски мџотиса Западной Грузии и их значение для стратиграфии. Автореф. канд. дисс. Тбилиси.
- Бадзошвили Ц.И. 1973. О роли естественного отбора в развитии морской фауны мџотиса. В сб. "Общие вопросы эволюционной палеобиологии", № 6. Тбилиси, стр. 49–53.
- Барбот де Марни Н.П. 1866. Отчет о поездке в Галицию, Вольнь и Подолию в 1865 году. Юбилейн. сб. минерал. о-ва. Петербург, стр. 1–149.
- Барбот де Марни Н.П. 1867. Сарматский ярус миоценовой формации. – Горн. ж., ч. 3, № 7, стр. 100–125.
- Барбот де Марни Н.П. 1869. Геологический очерк Херсонской губернии. Петербург, стр. 1–165.
- Барг И.М. 1966. Мџотические моллюски поселка Свободный порт. – Палеонтол. сб., № 3, вып. 1, стр. 63–72.
- Белокрыс Л.С. 1962а. До історіі Борисфенської затоки в сарматському віці. – Допов. АН УРСР, № 9, стр. 1231–1234.
- Белокрыс Л.С. 1962б. Про присутність на півдні України морських відкладів ростовського горизонту верхнього сармату. – Геол. ж., т. 22, вып. 2, стр. 68–71.
- Белокрыс Л.С. 1963а. К биостратиграфии нижнесарматских отложений Борисфенского залива. – Изв. высш. уч. завед., геол. и разв., № 2, стр. 21–32.
- Белокрыс Л.С. 1963б. Об эволюции сарматских мактрид в Борисфенском заливе. – Палеонт. ж., № 1, стр. 13–34.
- Белокрыс Л.С. 1963в. До умов існування і розвитку фауни моллюсків у Борисфенській затоці в сарматському віці. Матер. по вивчення фауни України. – Зб. праць Зоол. музею, № 32, стр. 73–91.
- Белокрыс Л.С. 1963 г. Изменчивость замка у сарматских мактрид Борисфенского залива. – Палеонт. ж., № 3, стр. 39–48.
- Белокрыс Л.С. 1966. К биостратиграфии среднесарматских отложений Борисфенского залива и области Степного Крыма. – Изв. высш. уч. завед., геол. и разв., № 11, стр. 21–32.
- Белокрыс Л.С. 1967. Отпреснялось ли южноукраинское сарматское море? – Сов. геология, № 7, стр. 97–110.
- Благоволин Н.С. 1962. Об условиях образования миоценовых рифов Керченского полуострова. – Булл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 37, вып. 3, стр. 139–140.

- Богачев В.В. 1932. Руководящие окаменелости разреза Апшеронского п-ова и прилегающих районов. – Труды Азерб. нефт. ин-та, вып. 4, стр. 1–92.
- Богданович А.К. 1947. О результатах изучения фораминифер Крымско-Кавказской области. – В сб. "Микрофауна нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии". Ленгостопиздат, стр. 5–34.
- Богданович А.К. 1965. Стратиграфическое и фашиальное распределение фораминифер в миоцене Западного Предкавказья и вопросы их генезиса. – Труды Краснодарск. фил. Всес. нефтегаз. н.-и. ин-та, вып. 16, стр. 300–350.
- Богданович А.К. 1969. Маэтические Miliolida Западного Предкавказья. – Труды Краснодарск. фил. Всес. нефтегаз. н.-и. ин-та, вып. 19, стр. 64–113.
- Богданович А.К. 1974. Новые миллиолиты из маэтиса Западной Грузии. – Труды Всес. н.-и. геолого-разв. нефт. ин-та (груз. отд.), вып. 180, стр. 115–125.
- Венглинский И.В. (Венглинский I.B.) 1958. Фораминиферы миоцену Закарпаття. Київ, Вид-во АН УРСР, стр. 3–168.
- Венглинский И.В. 1969. Фораминиферы и биостратиграфия миоценовых отложений Закарпатского внутреннего прогиба. Автореф. докт. дисс. Киев.
- Волкова Н.С. 1953. Фауна нижней части верхнего сармата окрестностей г. Армавира. – В сб. "Палеонтол. и стратигр." Л., стр. 52–76.
- Волкова Н.С. 1974. Полевой атлас фауны моллюсков неогеновых отложений юга СССР. Л., "Недра".
- Воробьев В.П. 1949. Бентос Азовского моря. – Труды Азовско-Черноморск. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., вып. 13. Крымиздат.
- Вялов О.С., Гришкевич Г.Н. 1965. О возрасте и объеме бугловских слоев миоцена. – Докл. АН СССР, серия геол., т. 160, № 6, стр. 1361–1364.
- Вялов О.С., Пишванова Л.С. 1970. Коллоквиум по неогену Паратетиса в Венгрии. – Палеонт. сб., № 7, вып. 1, стр. 91–94.
- Габриелян А.А. 1964. Палеоген и неоген Армянской ССР. Стратиграфия, тектоника, история геологического развития. Ереван.
- Гаевская Н.С. 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. 1. Питание брюхоногого моллюска *Rissoa splendida* Eichw. – Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 8, стр. 269–290.
- Гаевская Н.С. 1958. Питание и пищевые взаимосвязи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. 3. Питание брюхоногого моллюска *Cibbula divaricata* (L.) – Труды Моск. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, вып. 9, стр. 48–62.
- Гатуев С.А. 1916. Русские неогеновые виды рода *Modiolus* Lam. – Труды Геол. и минерал. музея АН, т. 2, вып. 5, стр. 141–163.
- Гатуев С.А. 1932. Акчагыльские отложения Черноморского бассейна. – Труды Геол. ин-та АН СССР, т. 2, стр. 35–45.
- Гречишкин Л.А. 1932. Геологические исследования в Черных Горах (листы Бумутский и Датхский). – Труды Нефт. геолого-развед. ин-та, серия А, вып. 16, стр. 1–28.
- Гримм О.А. 1876. Каспийское море и его фауна. – Труды Арало-Каспийск. экспед. Приложение к трудам СПб. о-ва естествоиспыт., вып. 2, тетр. 1.
- Гришкевич Г.Н. 1961. Некоторые кардииды из сармата Закарпатья. – Палеонтол. сб. Львовск. геол. о-ва, № 1, стр. 29–39.
- Гришкевич Г.Н. 1965. Бугловские слои и их стратиграфические аналоги в Карпатском регионе. – Карп.-Балканск. геол. ассоц., VII Конгр., докл., т. 1, ч. 2, стр. 179–182.
- Гришкевич Г.Н. 1970. Бугловские слои и их стратиграфическое положение. – В сб. "Бугловские слои миоцена". Киев, стр. 19–68.
- Гришкевич Г.Н., Невеская Л.А. 1958. О фауне глинистых фаций нижнего сармата Закарпатья и Прикарабугазья. – Изв. АН СССР, серия геол., № 4, стр. 89–93.
- Гроссгейм В.А. 1959а. Миоценовые отложения центральной части Западно-Кубанского прогиба. – Труды Краснодарск. фил. Всес. нефтегаз. н.-и. ин-та, вып. 1, стр. 45–65.
- Грузинская К.Ф. 1967. Сарматская моллюсковая фауна Восточной Грузии. Автореф. канд. дисс. Тбилиси.
- Грузинская К.Ф. 1974. К стратиграфии верхнего миоцена Грузии. – Матер. по геол. и нефтегазоносности Грузии. Тбилиси, стр. 96–114.
- Губкин И.М. 1931. Проблема акчагыла в свете новейших данных. М., Изд-во АН СССР.
- Давиташвили Л.Ш. 1930. Маэтический ярус. Руководящие ископаемые нефтеносных районов Крымско-Кавказской области, вып. 6. – Труды Гос. н.-и. нефт. ин-та, вып. 9, стр. 1–37.

- Давиташвили Л.Ш. 1931. К истории мџотического бассейна. – Азерб. нефт. хоз-во, № 1, стр. 82–84.
- Давиташвили Л.Ш. 1932. Сарматский ярус. Руководящие ископаемые нефтеносных районов Крымско-Кавказской области. – Труды Гос. н.-и. нефт. ин-та, вып. 5, стр. 1–77.
- Давиташвили Л.Ш. 1933. Заметки о параллелизации плиоценовых отложений юго-восточной Европы. – Информ. сб. Геолого-развед. ин-та, стр. 105–117.
- Давиташвили Л.Ш. 1937. К истории и экологии моллюсковой фауны морских бассейнов нижнего плиоцена (мџотис – нижний понт). – Пробл. палеонт., т. 2–3, стр. 565–581.
- Давиташвили Л.Ш. 1965. Некоторые вопросы изменчивости и видообразования в свете палеобиологической истории населения Паратетиса. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 40, вып. 1, стр. 28–44.
- Давиташвили Л.Ш. 1970. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Тбилиси, "Мецниереба".
- Давиташвили Л.Ш. 1972. Учение об эволюционном прогрессе. Тбилиси, "Мецниереба".
- Дидковский В.Я. 1964. Биостратиграфия неогеновых отложений юга Русской платформы по фауне фораминифер. Автореф. канд. дисс. Киев.
- Дидковский В.Я. 1966. Этапы развития фораминифер в Понто-Каспийской области и Галицийско-Подольском заливе с миоцена по настоящее время. – Труды VIII сессии Всес. палеонт. о-ва, стр. 183–189.
- Дидковский В.Я., Зернецкий Б.Ф., Зосимович В.Ю., Краева Е.Я., Макаренко Д.Е., Семенов В.Н. 1971. Некоторые вопросы палеогеографии и палеобиономии палеогеновых и неогеновых бассейнов территории Украины. В сб. "Экология беспозвоночных третичных морей Украины". Киев, "Наукова думка", стр. 5–45.
- Дидковский В.Я., Куличенко В.Г., Молявко Г.И., Семенов В.Н. 1970. Стратиграфическая схема неогена Украинского щита. – Геол. ж., т. 30, № 6, стр. 21–29.
- Долгопольская М.А., Киселева М.И., Киселева Г.А. 1971. Изучение личиночных стадий беспозвоночных. В сб. "Пробл. морск. биол.". Киев, "Наукова думка", стр. 83–95.
- Жижченко Б.П. 1934. Миоценовые моллюски Восточного Предкавказья. – Труды Нефт. геолого-развед. ин-та, серия А, вып. 38, стр. 1–92.
- Жижченко Б.П. 1948. История развития бассейнов в Эвксинско-Каспийской области в плиоценовое время. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 23, вып. 1, стр. 27–31.
- Жижченко Б.П. 1958. Принципы стратиграфии и унифицированная схема кайнозойских отложений Северного Кавказа и смежных областей. М., Госгеолтехиздат.
- Жижченко Б.П. 1959. Моллюски. В кн. "Атлас среднемиоценовой фауны Северного Кавказа и Крыма". М., Госгостехиздат, стр. 143–288.
- Жижченко Б.П. 1963. О границе между плиоценом и антропогеном по фауне морских моллюсков. – Бюлл. комис. по изуч. четвертичн. периода, № 28, стр. 3–23.
- Жижченко Б.П. 1965. Принципы стратиграфии кайнозойских отложений. – Междун. геол. конгр., XXII сессия, докл. советских геологов, М., стр. 20–29.
- Жижченко Б.П., Колыхалова Л.А. 1971. Проект унифицированной схемы деления миоценовых отложений в южных областях Советского Союза. – В сб. "Стратиграфия и палеогеография кайнозоя газонефтеносных областей юга Советского Союза". М., "Недра", стр. 233–237.
- Жижченко Б.П., Серезенко В.А., Чурилова Э.В. 1968. Неогеновая система (средний и верхний миоцен). В кн. "Геол. СССР", т. 9. М., "Недра", стр. 388–441.
- Журавлев В.С. 1960. Основные черты глубинной тектоники Прикаспийской синеклизы. – Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 42, стр. 1–270.
- Завадский К.М. 1968. Вид и видообразование. Л., "Наука".
- Зелинская В.А., Куличенко В.Г., Макаренко Д.Е., Сорочан Е.А. 1968. Палеонтологический справочник, т. 1. Двустворчатые моллюски палеогена и миоцена Украины. Киев, "Наукова думка".
- Ильина Л.Б. 1966. История гастропод Черного моря. – Труды Палеонт. ин-та АН СССР, т. 110.
- Ильина Л.Б. 1972а. Систематический состав и происхождение раннемџотических гастропод. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 47, вып. 3, стр. 47–52.
- Ильина Л.Б. 1972б. К вопросу о систематическом положении мџотического рода *Coe-lacanthia* Andrussov. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 47, вып. 3, стр. 137.
- Ильина Л.Б., Невеская Л.А., Эберзин А.Г. 1967. О положении мџотического яруса и о границе миоцена и плиоцена в области Понто-Каспийского бассейна на ос-

- нове изучения моллюсков. – Тезисы докл. Всес. совещ. "Палеобиологические принципы относительной геохронологии". Тбилиси, стр. 23–27.
- Ильницька Н.М. 1970. Про межву міоценових та пліоценових відкладів на території півдня УРСР. В сб. "Геол. узбережжя і дна Чорн. та Азов. морів у межах УРСР". Міжвід. респ. наук. зб., вип. 4, стр. 49–52.
- Ильницкая Н.М. (Ильницка). 1972. Палеоэкологические данные о фауне поздне-неогеновых остракод западной части Северного Причерноморья. В сб. "Геол. узбережжя і дна Чорн. та Азов. морів у межах УРСР". Міжвід. респ. наук. зб., вип. 6, стр. 17–18, 182.
- Карлов Н.Н. 1932. Нові види *Cerithium* Кримо–Кавказького неогена. – Наук. зап. Дніпропетр. філ. Геол. ін-ту, стр. 71–84.
- Карлов Н.Н. 1937. О возрасте и условиях образования мембранипоровых рифов Керченского п-ова. – Изв. АН СССР, № 6, стр. 1003–1035.
- Карпевич А.Ф. 1960. Теоретические предпосылки к акклиматизации водных организмов. – Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыби. хоз-ва и океаногр., т. 43, стр. 9–29.
- Карпевич А.Ф. 1964. Особенности размножения и роста двустворчатых моллюсков солоноватоводных морей СССР. В кн.: "Экология беспозвоночн. южных морей СССР". М., "Наука", стр. 3–60.
- Книпович Н.М. 1938. Гидрология морей и солоноватых вод (в применении к промышленному делу). М.–Л., стр. 1–513.
- Ковалевский С.А. 1933. Лик Каспия. – Труды Геолого–развед. конторы Азнефти, вып. 2, стр. 1–130.
- Ковалевский С.А. 1944. Великая акчагыльская трансгрессия и ее участие в формировании продуктивной толщи. – Изв. Аз. фил. АН СССР, № 5, стр. 11–26.
- Ковалевский С.А. 1951. Место и значение акчагыла в стратиграфии четвертичных отложений Русской равнины. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 26, вып. 1, стр. 84–94.
- Колесников В.П. 1925. *Mastridae* русского миоцена. – Изв. Геол. ком., т. 44, № 9, стр. 885–899.
- Колесников В.П. 1929. О сарматских представителях семейства *Cardiidae*. – Труды Геол. музея АН СССР, т. 5, стр. 1–54.
- Колесников В.П. 1934. Фашии сармата Танаисского залива. – Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств. наук, № 2–3, стр. 217–234.
- Колесников В.П. 1935. Сарматские моллюски. – Палеонтология СССР, т. 10, ч. 2, стр. 1–507.
- Колесников В.П. 1939. К вопросу о происхождении каспийских моллюсков. – Докл. АН СССР, т. 25, № 5, стр. 454–456.
- Колесников В.П. 1940а. Неоген СССР. – Стратиграфия СССР, т. 12, М., Изд-во АН СССР, стр. 1–687.
- Колесников В.П. 1940б. О филогенетических схемах. – Докл. АН СССР, т. 27, № 8, стр. 815–818.
- Колесников В.П. 1941. О цикличности развития третичных фаун. – Докл. АН СССР, т. 31, № 1, стр. 36–38.
- Колесников В.П. 1948. Сингенетические схемы. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 23, № 1, стр. 15–25.
- Колесников В.П. 1949а. О некоторых проблемах палеонтологии. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 24, № 1, стр. 1–45.
- Колесников В.П. 1949б. Сарматские слои Зоцени (Банат). – Сов. геология, сб. № 40, стр. 23–26.
- Колесников В.П. 1950. Акчагыльские и апшеронские моллюски. – Палеонтология СССР, т. 10, ч. 3, вып. 12, стр. 1–259.
- Коробков И.А. 1950. Введение в изучение ископаемых моллюсков. Изд-во ЛГУ.
- Коробков И.А. 1954. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Пластинчатожаберные. Л.
- Коюмджиева Е. 1961. Палеонтоложко и биостратиграфско проучване на долния мест от северозападна България. – Годишн. Упр. геол. проучв., т. 11, стр. 139–159.
- Коюмджиева Е. 1968. Представителите на род *Congerina* в неогена на северозападна България и тяхната филогения и палеоекология. – Изв. Геол. ин-т, серия палеонт., кн. 17, стр. 173–227.
- Коюмджиева Е. 1969а. Фосилите на България. VIII. Сармат. София, Изд-во Бълг. АН.
- Коюмджиева Е. 1969б. Хемистенохалини морски форми от долния сармат в северозападна България. – Изв. Геол. ин-т, серия палеонт., кн. 18, стр. 5–12.
- Коюмджиева Е. 1970а. Развитие на сарматските моллюски. – Изв. Геол. ин-т, кн. 19, стр. 25–64.

- Кожумджиева Е. 1970б. О наименовании нижнего горизонта нижнего сармата. – В сб.: "Бугловские слои миоцена". Киев, "Наукова думка", стр. 223–228.
- Кравчук В.Н., Волчегурский Л.Ф. 1975. Новые находки средне- и верхнемиоценовых отложений в Восточном Прикаспии. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, т. 50, вып. 1, стр. 40–44.
- Кузнецов А.П. 1964. Распределение донной фауны западной части Берингова моря по трофическим зонам и некоторые общие вопросы трофической зональности. – Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 69, стр. 98–177.
- Кузнецов А.П. 1965. О трофической зональности в распределении морской донной фауны. – Вопр. гидробиол. 1 съезд Всес. гидробиол. общ. (тезисы докл.), стр. 236–237.
- Кузнецов А.П. 1970а. О трофической структуре и зональности распределения донной фауны Азовского и Балтийского морей. – Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 88, стр. 81–97.
- Кузнецов А.П. 1970б. Закономерности распределения пищевых группировок донных беспозвоночных в Баренцевом море. – Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 88, стр. 5–80.
- Кузнецов А.П. 1974. Трофическая структура морской донной фауны как индикатор физико-химического режима в море. – В сб. "Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана". Л., "Наука", стр. 33–34.
- Кузнецов А.П. 1975. Трофическая структура морской донной фауны на примере краевых и внутренних морей Советского Союза. Автореф. докт. дисс. Москва.
- Куличенко В.Г. 1971а. Условия образования мшанковых рифов в позднемиоценовом бассейне Крыма. – В сб.: "Экология беспозвоночных третичных морей Украины". Киев, "Наукова думка", стр. 107–115.
- Куличенко В.Г. (Куличенко). 1971б. Нові дані про вік моховаткових вапняків Керченського півострова. – Допов. АН УРСР, т. 5, № 3, стр. 214–215.
- Куличенко В.Г. 1972. К вопросу о возрасте мшанковых рифов Керченского п-ова. – Геол. ж., т. 32, № 1, стр. 121–126.
- Ласкарев В.Д. 1897. Геологические исследования Кременешского уезда в области 17-го листа общей карты Европейской России. – Изв. Геол. ком., т. 16, № 6–7, стр. 221–265.
- Ласкарев В.Д. 1903. Фауна бугловских слоев Вольни. – Труды Геол. ком., нов. сер., вып. 5, стр. 1–148.
- Ласкарев В.Д. 1914. Общая геологическая карта Европейской России. Лист 17. – Труды Геол. ком., нов. сер., вып. 77, стр. 1–730.
- Людльев Ю.Б. 1967. Остракоды и стратиграфия миоценовых отложений южной Украины. Автореф. дисс. Киев.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., стр. 1–597.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М., ИЛ, стр. 1–352.
- Майсурадзе Л.С. 1971. Фораминиферы сармата Западной Грузии. Тбилиси, стр. 1–120.
- Меннер В.В., Мерклин Р.Л. 1968. К вопросу о корреляции неогеновых отложений юга СССР и Италии. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, т. 73, отд. геол., т. 43, вып. 4, с. 153–154.
- Мерклин Р.Л. 1950. Пластинчатожаберные спириалисовых глин, их среда и жизнь. – Труды Палеонт. ин-та АН СССР, т. 28.
- Мерклин Р.Л. 1966. О некоторых особенностях изменения состава родов и видообразования у двустворчатых моллюсков в связи с колебанием солености в третичных морях юга СССР. В сб.: "Организм и среда". М., "Наука", стр. 181–189.
- Мерклин Р.Л., Невеская Л.А. 1955. Определитель двустворчатых моллюсков миоцена Туркмении и Западного Казахстана. – Труды Палеонт. ин-та АН СССР, т. 59.
- Мерклин Р.Л., Парамонова Н.П. 1967. Бугловские слои – окраинная фашия позднеортонского бассейна Западной Украины. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 42, вып. 3, стр. 150–151.
- Мовлазаде Э.З. 1972. Новые находки представителей сарматских мактрид Западного Азербайджана (междуречье Куры и Иори). – Изв. АН АзССР, серия наук о Земле, № 1, стр. 13–19.
- Мордухай – Болтовской Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Ин-т биол. водохранилищ АН СССР, стр. 1–287.
- Муратов М.В. 1951. История Черноморского бассейна в связи с развитием окружающих его областей. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 26, вып. 1, стр. 7–34.
- Мусхелишвили Л.В. 1965. К вопросу о систематическом положении и экологических особенностях некоторых сарматских каридид. – Сообщ. АН ГрузССР, т. 38, № 1, стр. 133–138.

- Мусхелишвили Л.В. 1966. К экогенезу некоторых сарматских моллюсков. – Тезисы докл. XII научн. сессии Ин-та палеобиологии АН ГрузССР, стр. 29–30.
- Мусхелишвили Л.В. 1970. Историческое развитие сарматской моллюсковой фауны Зап. Грузии. Автореф. канд. дисс. Тбилиси.
- Невесская Л.А. 1950. Новый подрод сарматских кардиид – *Plicatocardium* n. subg., его систематическое положение, палеоэкология и стратиграфическое значение. Автореф. канд. дисс. М.
- Невесская Л.А. 1965. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. – Труды Палеонт. ин-та АН СССР, т. 105, стр. 1–390.
- Невесская Л.А. 1967а. Некоторые новые данные об условиях образования конгериевых слоев среднего сармата Молдавии. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 42, вып. 6, стр. 72–75.
- Невесская Л.А. 1967б. Вопросы видообразования в свете палеонтологических данных. – Палеонт. ж., № 4, стр. 17–41.
- Невесская Л.А. 1969. Об объеме и стратиграфическом подразделении мезотического яруса. – В сб. "Стратиграфия неогена Молдавии и юга Украины". Кишинев, стр. 13–25.
- Невесская Л.А. 1971. К классификации древних замкнутых и полужамкнутых волоемов на основании характера их фаун. – Труды Палеонт. ин-та АН СССР, т. 130, стр. 258–278.
- Невесская Л.А., Богданович А.К., Вялов О.С., Жижченко Б.П., Ильина Л.Б., Носовский М.Ф., Парамонова Н.П. 1975. Ярусная шкала неогеновых отложений юга СССР. – Изв. АН СССР, серия геол., № 2, стр. 104–120.
- Нейман А.А. 1962. Некоторые закономерности распределения бентоса на шельфе Берингова моря. В сб. "Вопр. экологии", т. 5. М., изд-во "Высшая школа", стр. 145–147.
- Нейман А.А. 1963. Количественное распределение бентоса на шельфе и верхних горизонтальных склонах восточной части Берингова моря. – Труды Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., т. 48, стр. 145–205.
- Никитин В.Н., Турпаева Е.П. 1953. К вопросу о возможности вселения в Азовское море животных черноморского бентоса. – Докл. АН СССР, нов. серия, т. 90, № 5, стр. 893–896.
- Никитин В.Н., Турпаева Е.П. 1957. К вопросу об эвригалинности некоторых видов черноморского бентоса и возможности вселения их в Азовское море. – Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 20, стр. 60–87.
- Осауленко-Шульга П.Л. 1936а. О стратиграфии и палеонтологии мезотических отложений Южной Украины. Геол. ж., т. 3, вып. 4, стр. 123–139.
- Осауленко-Шульга П.Л. 1936б. Мезотичні відклади пониззя р. Інгульця та р. Дніпра. – В сб.: "Матеріали до палеонт. і стратигр. УРСР", т. 1, стр. 37–120.
- Парамонова Н.П. 1967. К вопросу о возрасте и фауне бугловских слоев Волыни. – Палеонт. сб., вып. 1, № 4, стр. 105–112.
- Парамонова Н.П. 1970. К вопросу о возрасте бугловских слоев Волыни и слоев с *Venus konkensis* на р. Конке. – В сб. "Бугловские слои миоцена". Киев, стр. 72–75.
- Парамонова Н.П. 1971а. О внутривидовой изменчивости некоторых раннесарматских кардиумов. – Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 130, стр. 246–257.
- Парамонова Н.П. 1971б. К вопросу о систематическом положении сарматских кардиид. – В сб. "Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения". Автореф. докл., сб. 4, Л., стр. 146–149.
- Парамонова Н.П. 1972. Развитие фауны двустворчатых моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. Тезисы докл. и метод. матер. совещ. "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя". М., стр. 45–50.
- Парамонова Н.П., Белокрыс Л.С. 1972. Об объеме сарматского яруса. – Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 47, вып. 3, стр. 35–47.
- Паули В.Л. 1954. К биоценологии солоноватых вод. – Труды Севастоп. биол. стан., т. 8, стр. 147–156.
- Паффенгольд К.Н. 1938. К стратиграфии и тектонике олигоцена и соленосной толши Армении и южной части Грузии. Зап. Всес. минерал. о-ва, т. 67, № 2, стр. 385–419.
- Паффенгольд К.Н. 1940. Геологический очерк Нахичеванской АССР. Изд. Азерб. фил. АН СССР.
- Пламадяла Г.С. 1973. Систематический состав сарматских Cerithiidae Молдавии. В сб. "Палеонтология и стратиграфия мезокайнозоя южных окраин Русской платформы". Кишинев, "Штиинца", стр. 19–32.
- Попов Г.И., Юртаева Е.П. 1973. Проблема верхнего сармата Туркмении. В сб. "Вопросы биостратиграфии и геологии полезн. ископ. Туркменистана". Ашхабад, стр. 59–71.

- Попов С.В. 1974. Микроструктура раковины и систематика семейства *Cardiidae*. Автореф. дисс. М.
- Порошин Н.Н. 1952. О нахождении *Spirialis* в мезотических отложениях. – Докл. АН СССР, т. 83, № 4, стр. 607–608.
- Православлев П.А. 1917. Гидрогеологические исследования в Ананьевском уезде Херсонской губернии в 1914 г. – Ежегодн. геол. и минерал. России, т. 17, вып. 6–7, стр. 135–200.
- Радопуло Л.М. 1949. Новые данные по сармату Армении. – Докл. АН АрмССР, т. 10, № 2, стр. 93–96.
- Радопуло Л.М. 1957. Сарматские пластинчатожаберные Армении. – Научн. труды Ереванск. ун-та, т. 59, стр. 3–29.
- Романова Н.Н. 1963. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных Сев. Каспия. – Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. 13, стр. 146–177.
- Рошка В.Х. 1964а. О среднемиоценовых реликтовых формах моллюсков в сармате Молдавской ССР. – Изв. АН МССР, № 7, стр. 61–67.
- Рошка В.Х. 1964б. Неоген. В кн. "Стратиграфия осадочных образований Молдавии". Кишинев, "Карта молдовенскэ", стр. 87–112.
- Рошка В.Х. 1965. О находках раковин *Melanopsis impressa* Krauss (Mollusca, Gastropoda) в сарматских отложениях южной части Галицийского залива. – Изв. АН МССР, № 8, стр. 28–33.
- Рошка В.Х. 1966. О стратиграфическом положении слоев с *Cryptomactra pseudotellina* в сармате Молдавской ССР. – Изв. АН МССР, № 10, стр. 55–57.
- Рошка В.Х. 1967. Схема стратиграфии сарматских отложений Молдавии. – Изв. АН МССР, палеонт. и стратигр., № 4, стр. 72–80.
- Рошка В.Х. 1973. Моллюски мезотиса Северо-Западного Причерноморья. Кишинев, "Штиинца", стр. 1–284.
- Савронь Э.Б. 1972. Морской неоген окраин Донецкого бассейна. Автореф. дисс. Киев.
- Салин Ю.С. 1972. Количественные методы в палеоэкологии и биостратиграфии (на примере неогеновой усть-камчатской серии). – Труды Ин-та геол. и геоф. СО АН СССР, вып. 161, стр. 5–123.
- Саянов В.С., Макареску В.С. 1965. Среднесарматское время. В кн. "Палеогеография Молдавии". Кишинев, стр. 110–115.
- Сенеш Я., Циха И. 1973. Путеводитель экскурсии. Неоген Западных Карпат. X конгр. Карпато-Балк. ассоц. Братислава, стр. 1–48.
- Сидорова Н.П. 1959. Новые сарматские мактриды Мангышлака и Устюрта. – Материалы к "Основам палеонтологии", вып. 3, стр. 61–70.
- Сидорова Н.П. 1960а. К вопросу об эволюции замка сарматских мактрид. – Палеонт. ж., № 3, стр. 7–14.
- Сидорова Н.П. 1960б. К систематике сарматских мактрид. – Палеонт. ж., № 2, стр. 85–96.
- Сидорова Н.П. 1961. Некоторые новые сарматские кардииды Мангышлака. – Палеонт. ж., № 2, стр. 43–49.
- Сидорова-Парамонова Н.П. 1960. Сарматские мактры Мангышлака и Устюрта, их систематическое положение, филогения и стратиграфическое значение. Автореф. канд. дисс. М., стр. 1–21.
- Симпсон Д.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М., ИЛ, стр. 1–358.
- Синцов И.Ф. 1884. Описание новых и малоисследованных форм раковин из третичных образований Новороссии. Ст. 5. – Зап. Новоросс. о-ва естествоиспыт., т. 9, вып. 1, стр. 1–13.
- Синцов И.Ф. 1892. Заметки о некоторых видах неогеновых окаменелостей, найденных в Бессарабии. – Зап. Новоросс. о-ва естествоиспыт., т. 17, вып. 2, стр. 51–72.
- Синцов И.Ф. 1897а. Описание некоторых видов неогеновых окаменелостей, найденных в Бессарабии и Херсонской губернии. – Зап. Новоросс. о-ва естествоиспыт., т. 21, вып. 2, стр. 39–88.
- Синцов И.Ф. 1897б. О палеонтологическом отношении новороссийских неогеновых осадков к пластам Австро-Венгрии и Румынии. – Зап. Новоросс. о-ва естествоиспыт., т. 21, вып. 2, стр. 1–20.
- Соколов Н.А. 1899. Слои с *Venus konkensis*. Средиземноморские отложения на р.Конке. – Труды Геол. ком., т. 9, вып. 5, стр. 1–96.
- Станчева М. 1965. Остракодна фауна от неогена в северозападна България. IV. Понтски остракоди. – Труды върху Геол. Бълг., сер. палеонтол., кн. 7, стр. 15–69.
- Стеклов А.А. 1955. Неоген опорной скважины Выселки по фауне моллюсков. – Труды Всес. н.-и. геологоразвед. нефт. ин-та, вып. 6, стр. 109–143.
- Стратиграфическая классификация, терминология и номенклатура, 1965. Л., стр. 1–70.

- Сузин А.В. 1956. Остракоды третичных отложений Северного Предкавказья. М., Гос-
топтехиздат, стр. 1-188.
- Султанов К.М. 1953. Стратиграфия и фауна верхнего миоцена Восточного Азербайд-
жана. Баку.
- Ткаченко-Тульчинська Г.Г. 1972. Геолого-мінералогічна характеристики відкла-
дів меотичного ярусу межриччя Дністр-Ігулець. В сб. "Геол. узбережжя і дна
Чорн. та Азов. морів у межах УРСР". Межвід. респ. наук. зб., вип. 5, стр. 27-36.
- Успенская Н.Ю. 1931. Cardiidae акчагыла. - Труды Гл. геологоразвед. управл., вып.
121, стр. 1-28.
- Феофанова Ю.М. 1953. К изучению верхнетретичных мшанок Молдавии и Крыма. -
Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 28, вып. 3, стр. 42-63.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая соленость биологических процессов. Л., "Наука".
- Чельцов Ю.Г. 1964. Явления конвергенции у акчагыльских мактрин и кардинид. - Па-
леонт. ж., № 4, стр. 72-77.
- Чельцов Ю.Г. 1965. Биостратиграфия акчагыльских отложений Туркменской ССР.
Автореф. дисс. М.
- Шмальгаузен И.И. 1946. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора).
Л., стр. 1-396.
- Шмальгаузен И.И. 1961. Интеграция биологических систем и их саморегуляция. -
Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. 66, вып. 2, стр. 104-134.
- Шнейдер Г.Ф. 1949. Миоценовая фауна остракод Кавказа и Крыма. - Труды Всес.
нефт. н.-и. геологоразвед. ин-та, нов. серия, вып. 34, стр. 89-182.
- Шнейдер Г.Ф. 1971. К истории развития и филогении остракод неогенового и чет-
вертичного периодов Понто-Каспийского бассейна. В сб. "Стратиграфия неогена вос-
тока Европейской части СССР". М., "Недра", стр. 110-117.
- Шнейдер Г.Ф. 1973. Этапы развития остракод Понто-Каспийского бассейна в неоге-
новую эпоху. - Изв. АН СССР, серия геол., № 7, стр. 151-154.
- Эберзин А.Г. 1931. Элементы акчагыльской фауны в Восточном Крыму и западной
части Керченского п-ова. - Изв. АН СССР, № 3, стр. 387-392.
- Эберзин А.Г. 1947а. О неогеновых конгломератах правобережья р.Езызь (Абхазия)
и их фауне. - Докл. АН СССР, т. 61, № 4, стр. 411-413.
- Эберзин А.Г. 1947б. Род *Limnocardium* Stoliczka в плиоцене Понто-Каспийского бас-
сейна. - Труды Палеонт. ин-та АН СССР, т. 13, вып. 4, стр. 1-156.
- Эберзин А.Г. 1949. О происхождении плиоценовых родов кардинид в Эвксинском бас-
сейне. - Труды Палеонт. ин-та АН СССР, т. 20, стр. 209-232.
- Эберзин А.Г. 1951а. О конгериевых фациях сармата Бессарабии. - Докл. АН СССР,
т. 77, № 5, стр. 893-896.
- Эберзин А.Г. 1951б. Солоноватоводные кардиниды плиоцена СССР. Ч. II. - Труды
Палеонт. ин-та АН СССР, т. 31, стр. 1-161.
- Эберзин А.Г. 1959а. Схема стратиграфии неогеновых отложений юга СССР. Труды
совещ. по разработке унифици. стратигр. шкалы третичн. отложений Крымско-Кав-
казской обл. Баку, стр. 41-47.
- Эберзин А.Г. 1959б. Солоноватоводные кардиниды плиоцена СССР. Ч. III. *Prosodacna*,
Prionopleura и *Pachydacna*. - Труды Палеонт. ин-та АН СССР, т. 74, стр. 1-196.
- Эберзин А.Г. 1962. Солоноватоводные кардиниды плиоцена СССР. Ч. IV. Род *Didacna*
Eichwald. - Труды Палеонт. ин-та АН СССР, т. 91, стр. 1-179.
- Эберзин А.Г. 1965. Система и филогения солоноватоводных кардинид. В сб. "Моллюс-
ки. Вopr. теорет. и прикл. малакологии". М., "Наука", стр. 11-25.
- Эберзин А.Г. 1967. Солоноватоводные кардиниды плиоцена СССР. Ч. V. Труды Пале-
онт. ин-та АН СССР, т. 112, стр. 1-168.
- Эйхвальд Э. 1850. Палеонтология России. СПб.
- Эрлих П., Холм Р. 1966. Процесс эволюции. М., "Мир".
- Abich H. 1859. Vergleichende geologische Grundzüge der Kaukasischen, Armenischen und
Nordpersischen Gebirge. - Mém. Acad. sci. St. Petersburg., t. 7, N 9, S. 359-534.
- Andreescu I. 1971. Faciostratotipul Malvensianului din zona de curbura a Carpatilor orientali.
- Dări de seamă ale Țedinițelor, vol. 58, N 4, stratigr., p. 157-176.
- Andreescu I. 1973a. Critical observations on the Meotian. - Rev. roum. géol. géophys. et
géogr., sér. géol., vol. 17, N 2, p. 197-216.
- Andreescu I. 1973b. Precizări asupra limitelor etajului meotian. - Studii și Țercetării géol.,
géophys. et géogr., sér. géol., vol. 18, N 2, p. 541-558.
- Andrusov N. 1909-1912. Die fossilen Bryozoenriffe der Halbinseln Kertsch und Taman. Lief.
1, Lief. 1, 1909; Lief. 2, 1911; Lief. 3, 1912.
- Baily W. 1857. Description of fossils Invertebrata from the Crimea. - Quart. J. Geol. Soc. Lon-
don, v. 14, N 54, p. 133-163.

- Barbot de Marny N. 1866. Über die jüngeren Ablagerungen des Südlichen Russland. – Sitzungsber. Wien. Akad. Wiss., Abt. 1, H. 4, S. 339–342.
- Bittner A. 1883. Über den Charakter der sarmatischen Fauna des Wiener Beckens. – Jahrb. geol. Reichsanst. Wien, Bd. 33, H. 1, S. 14.
- Boda J. 1959. Das Sarmat in Ungarn und seine Invertebraten-Fauna. – Jahrb. ungar. geol. Anstalt, Bd. 47, Lief. 3, S. 1–776.
- Bombita G., Ghenea C., Marinescu Fl. 1968. Progrès dans l'étude des formations néozoïque de Roumanie. – Ann. Comité d'état pour géol., v. 36, p. 117–136.
- Bucquoy E., Dautzenberg Ph., Dollfus G. 1887–1898. Les mollusques marins du Russillon. II. Pélécyposes. Paris, p. 1–884.
- Cerulli-Irelli S. 1907, 1909, 1912. Fauna malacologica mariana. Palaeontogr. ital., v. 13–15, 18. Chronostratigraphie und Neostratotypen, Miozän der Zentralen Paratethys., 1974, Bd. 4. Sarmatien. Bratislava, S. 1–687.
- Cicha I., Seneš J., Tejkal J. J. 1969. Proposition pour la création de néostratotypes et l'établissement d'une échelle chronostratigraphique dite ouverte. – Giorn. geol., ser. 2, v. 35, fasc. 4, p. 297–311.
- Cossmann M., Peyrot A. 1909–1914. Conchyliologie néogénique de l'Aquitaine Pelecypodes. – Actes Soc. Linn. Bordeaux, vol. 63–68.
- Davies A. M. 1935. Tertiary faunas, vol. 1. The composition of Tertiary faunas. London, p. 1–406.
- Davidaschvili L. 1930. Über die Zusammensetzung und Herkunft der Fauna der mäotischen Stufe. – Zbl. Miner. al., Geol. und Paläontol., Abt. B, N 3, S. 118–123.
- Dollfus G. F., Dautzenberg Ph. 1902. Conchyliologie du miocene moyen du bassin de la Loire. – Mém. Soc. Geol. France, paléontol., N 27, p. 297–398.
- Ebersin A. G., Moțaș I. C., Macarovic N., Marinescu Fl. 1966. Affinități panonice și euxinice ale neogenului superior din bazinul Dacic. – Stud. și cerc. geol. géophys. et géogr., sér. géol., vol. 11, N 2, p. 463–481.
- Eichwald E. 1829. Zoologia specialis potissimum Rossiae et Poloniae. Vilna, p. 277–311.
- Eichwald E. 1830. Naturhistorische Skizze von Lithauen, Volhynien und Podolien in geognostischer, mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht. Wilna, S. 1–256.
- Friedberg W. 1911–1928, 1934. Mieczaki miocénskie ziem polskich. T. 1. Gastropoda; T. 2. Lamellibranchiata. Krakow.
- Fuchs T. 1875. Die Gliederung der Tertiärbildungen am Nordabhange der Apenninen von Ancona bis Bologna. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Bd. 71, Abt. 1.
- Fuchs T. 1877. Über die Natur der sarmatischen Stufe und deren Analogien in der Jetztzeit und in früheren geologischen Epochen. – Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 74, Abt. 2.
- Gillet S. 1938. Les Limnocardides quelques gisements du sarmatien Roumain. – Annuaire. Inst. geol. Roumanie, vol. 19, p. 323–360.
- Gillet S. 1959. A propos du genre *Replidacna* Jekelius, cas teratologique des Limnocardides néogènes. – Bull. Soc. géol. France, t. 1, N 9, p. 929–931.
- Gillet S. 1961. Essai de paléogéographie du néogène et du quaternaire inférieur d'Europe orientale. – Rev. géogr. phys. et géol. dynam., sér. 2, v. 4, fasc. 4, p. 218–250.
- Gräf I., Pană I., Fesci V. 1971. Die Sarmat-Mäot-Grenze in Gebiet des oberen Archita – Tals östlich von Sighisoara (SR Rumänien). – Geologie, N 1, s. 62–73.
- Hanganu E. 1966. Studiul stratigrafic al pliocenului dintre văile Teleajen și Prahova (regiune Ploiești). Comit. Stat. Geol., Inst. geol., stud. techn. și econom., ser. J. Stratigr., N 2, Bucuresti, p. 1–107.
- Herbich F., Neumayr M. 1875. Beiträge zur Kenntniss fossiler Binnenfaunen. VII. Die Süßwasserablagerungen im südöstlichen Siebenbürgen. – Jahrb. geol. Reichsanst. Wien, Bd. 25, S. 401–431.
- Hilber V. 1891. Sarmatisch-Miozän Conchylien Oststeiermarks. – Mitt. naturwiss. Vereins Steierm. Jahrb. Graz, Bd. 28, S. 235–248.
- Hörnnes M. 1870. Die fossilen Mollusken des tertiären Beckens von Wien. Bivalven. – Abhandl. geol. Reichsanst. Wien, Bd. 4, S. 1–477.
- Hörnnes R. 1874. Tertiärstudien. 1. – Jahrb. geol. Reichsanst. Wien, Bd. 24, S. 33–80.
- Hörnnes R. 1875. Ein Beitrag zur Gliederung der österreichischen Neogenablagerungen. – Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 27, S. 631–645.
- Hörnnes R. 1878. Sarmatische Ablagerungen in der Umgebung von Graz. – Mitt. naturwiss. Vereins Steierm., S. 9–33.
- Jeanrenaud P. 1963. Contributions à l'étude des couches à faune d'eau douce du Sarmatien de la Plate-forme Moldave. – An. științ. Univ. Iași, sec. 2b, v. 9, p. 39–58.
- Jekelius E. 1932. Fauna neogenă a României. Die Molluskenfauna der dazischen Stufe des Beckens von Brașov. – Mem. Inst. geol. Român., v. 2, p. 1–118.
- Jekelius E. 1944. Sarmat und Pont von Soceni (Banat). – Mem. Inst. geol. Român., v. 5, p. 1–167.

- Kautsky F. 1929. Ein neues Veneridengenus *Gomphomarcia* aus dem europäischen Miozän nebst Bemerkungen über die systematische Stellung von *Tapes gregarius* Partsch. – Ann. Nat. Mus. Wien, Bd. 43, S. 1–380.
- Kojumdgieva E. 1971. Gliederung und Korrelation des Sarmatbildungen den Becken der Paratethys. – Földt. közl., v. 101, N 2–3, p. 209–216.
- Korringa P. 1952. Recent advances in oyster biology. – Quart. Rev. Biol., v. 27, N 4, p. 239–365.
- Korringa P. 1957. On the supposed compulsory relation between oviparous oyster and waters of reduced salinity. – Ann. biol., v. 33, N 1–2, p. 1–17.
- Krejčí–Graf K., Wenz W. 1931. Stratigraphie und Palaeontologie des Obermiozäns und Pliozäns der Muntenia (Rumänien). – Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 83, H. 2–3, S. 65–163.
- Lecoqntre G. 1952. Recherches sur lanéogène et le quaternaire marins de la côte atlantique du Maroc. T. 2. Paleontologie. Protect. Républ. franç. Maroc, direct. production industr. et mines, divis. mines et géol., serv. géol. Notes et mémoires. Paris, p. 1–170.
- Macarovic N. 1935. Les Mactres sarmatiques de l'est et du sud-est de la Roumaine. – Ann. sci. Univ. Jassy, vol. 21, fasc. 1–4, p. 497–513.
- Macarovic N. 1969. Considerations critiques sur les espèces de *Mactra* du Sarmatien de la Roumanie. – Ann. sci. Univ. Jassy, sec. 2b, t. 15, p. 97–103.
- Macarovic N., Marinescu Fl., Motaş I.C. 1965. Asupra neogenului superior și a pontianului s. str. din Bazinul Dacic. Studii cercetări geol., geofiz., geogr., ser. geol., t. 10, N 2, p. 313–323.
- Macarovic N., Marinescu Fl., Motaş I.C. 1966. Aperçu sur le Néogène supérieur et la Pontien s. str. du bassin dacique. – Rev. roum. géol., géophys. et géogr., ser. géol., t. 10, N 2, p. 185–195.
- Marinescu Fl. 1967. Observatii asupra panonianului de la Caransebes. – Studii cercetări geol., géofiz., geogr., ser. geol., t. 12, N 2, p. 465–469.
- Mars P. 1951. Essai d'interpretation des formes généralement groupées sous le nom de *Cardium edule* L. – Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, v. 9, p. 1–31.
- Michaud A.L.G. 1829. Description de plusieurs espèces nouvelles de coquilles vivantes. – Bull. Soc. Linnée Bordeaux, t. 3, p. 266.
- Moiescu G. 1955. Stratigrafia și fauna de moluște din depozitele tortoniene și sarmațiene din regiunea Buituri Republica populară Romina. Bucuresti, p. 1–226.
- Motaş I.C. 1962. Date noi cu privire la corelarea miocenului. – Dări seamă sedint., vol. 44 (1956–1957), p. 158–165.
- Motaş I.C., Marinescu F. 1971. L'évolution et les subdivisions du sarmatien des le bassin dacique. – Földt. közl., t. 101, N 2–3, p. 240–243.
- Motaş I.C., Marinescu F. 1972. Evolutia și subdiviziunile sarmatianului în bazinul Dacic. Malvensianul, nou termen stratigrafic. – Dări seamă ședint. Inst. geol. stratigr., vol. 58 (1971), p. 215–220.
- Motaş I.C., Papaianoșopol I. 1972. Biostratigrafia succesiunii Meotian–Pleistocen dintre Calugăreni și vadu Sapat (Judetul Prahova). – Dări seamă sedint., vol. 58, (1971), p. 221–244.
- Neveškaja L.A., Iljina L.B. 1969. On the scope and position of the Maeotic stage and on the Miocene–Pliocene boundary in the Ponto–Caspian basin. – Giorn. geol., ser. 2a, v. 35, fasc. 4, p. 27–39.
- Orbigny A. 1844. Paléontologie du voyage de M. Hommaire de Hell. Paris, p. 419–491.
- Orbigny A. In: Murchison R., Verneuil E., Keyserling A. 1845. Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural, v. 2. Paris, p. 1–512.
- Pană J. 1963. Contributii la studiul paleoecologic al faunei maotiene și pontiene (regiunea Buzău). – Studii cercetări geol. Acad. RPR, 1, t. 8, p. 35–42.
- Pană J. 1964. Asupra limitei sarmatian–maotian din regiunea cuprinsă între valea Buzăului și afluentul său Bălăneasa. – An. Univ. București, ser. știint. natur., géol. – geogr., t. 13, t. 13, N 2, p. 35–46.
- Pană J. 1966. Studiul depozitelor pliocene din regiunea cuprinsă între valea Busău și valea Bălăneasa. – Stud. tehn. econ., ser. J, N 1, p. 1–136.
- Papp A. 1939. Untersuchungen an der sarmatischen Fauna von Wiesen. – Jahrb. geol. Bundesanst. Wien, Bd. 89, S. 315–355.
- Papp A. 1954. Die Molluskenfauna im Sarmat des Wiener Beckens. – Mitt. geol. Ges. Wien, Bd. 45, S. 1–112.
- Papp A. 1956. Fazies und Gliederung des Sarmats im Wiener Becken. – Mitt. geol. Ges. Wien, Bd. 47, S. 35–98.
- Papp A. 1960. Umfang und Gliederung des oberen Miozän im Mittelmeergebiet und in Mitteleuropa. – Mitt. geol. Ges. Wien, Bd. 52, S. 169–176.
- Papp A. 1974. Die Molluskenfauna der sarmatischen Schichtengruppe. Chronostratigraphie und Neostatotypen. Miozän der Zentralen Paratethys. Bd. 4. Sarmatien. Bratislava, S. 318–376.
- Papp A., Grill R., Janoschek R., Kapounek I., Kollman K., Turnovsky K. 1968. Zur Nomenklatur des Neogens in Osterreich. – Verhandl. geol. Bundesanst., H. 1/2, S. 9–27.

- Papp A., Paramonova N.P., Marinescu F. 1974. Beziehungen zwischen Sarmat s. str. und Sarmat s. lato in der Paratethys. Chronostratigraphie und Neostatotypen. Miozän der Zentralen Paratethys. Bd. 4. Sarmatien. Bratislava, S. 35–40.
- Paramonova N.P. 1974. Sarmatien s. lato in der Östlichen Paratethys. Chronostratigraphie und Neostatotypen. Miozän der Zentralen Paratethys. Bd. 4. Sarmatien. Bratislava, S. 132–136.
- Paramonova N.P., Nevesskaja L.A. 1974. Zur Frage über Stratotyp der sarmatischen Stufe. – *Mém. B.R.G.M., V Congr. néogén Méditerranéen Lyon 1971. Communications, recommandations, conclusions*, N 78, T. 2, S. 655–657.
- Peloso G. 1960. Afframenti fossiliferi del calabriano nel praepennino parnaense. – *Ann. Mus. geol. Bologna*, ser. 2, vol. 28, p. 123–174.
- Remane A. 1959. Regionale Verschiedenheiten der Lebewesen gegenüber dem Salzgehalt und ihre Bedeutung für die Brackwasser-Einteilung. Symposium on the classification of brackishwaters, Venice, april 1958. – *Arch. oceanogr. et limnol.*, v. 11, p. 35–52.
- Remane A., Schlieper C. 1958. Die Biologie des Brackwassers. – *Binnengewässer*, Bd. 22, S. 1–348.
- Runnegar B., Newell N.D. 1971. Caspian-like relict molluscan fauna in the south American Permian. – *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, v. 146, art. 1, p. 1–66.
- Sacco F. 1897–1901. I molluschi de terreni terziarii del Piemonte e della Liguria. Pt. XXIII–XXIX. Torino.
- Sagatovici A. 1968a. Studiul geologic al părții de vest si centrale a Bazinului Oas. – *Inst. stud. tehnice economice*, ser. J. N 5, p. 1–119.
- Sagatovici A. 1968b. Sarmatianul din partea a Bazinului Zarand din zona comunelor Almasi Crocna. – *An. Univer. ser. stiint. natur., geol.–geogr. an.*, 17, N 2, p. 55–65.
- Schwarz von Mohrenstern G. 1864. Über die Familie der Rissoiden. T. 2. Rissoiden. Wien, S. 1–58.
- Seneš J. 1953. Spodnosarmatská fauna pri Malej nad Hronom. – *Geol. sb.*, t. 3, N 3–4, s. 193–257.
- Seneš J. 1959. Súčasnne znalosti o paleogeografii centralnej Paratetydy. – *Geol. pracé*, roč. 55, s. 83–108.
- Seneš J. 1961. Paläogeographie des Westkarpatischen Raumes in Beziehung zur übrigen Paratethys in Miozän. – *Geol. pracé*, roč. 60, S. 159–195.
- Simionescu J., Barbu J. 1940. La faune sarmatienne de Roumanie. – *Mém. Inst. geol. Rouman.*, v. 3, p. 1–194.
- Spajič O. 1963. Sarmatska fauna unutrašnjeg oboda Karpata (i Koljke). – *Bull. Mus. hist. nat. Belg.*, sér. A, liv. 8, p. 91–115.
- Stancheva M. 1964. Ostracoda from the Neogen in North–Western Bulgaria. III. Maeotian Ostracoda. – *Труды върху Геол. Бълг.*, сер. палеонтол., кн. 6, стр. 55–115.
- Stefani C. 1891. Les terrains tertiaires supérieures du bassin de la Méditerranée. – *Ann. Soc. géol. Belgique*, v. 18, p. 201–400.
- Stevanovič P.M. 1960. Das Neogen in Jugoslawien in seinen Beziehungen zum Wiener Becken. – *Mitt. Geol. Ges. Wien*, Bd. 52, S. 189–201.
- Stevanovič P.M. 1971. Anlässlich des Berichtes der Arbeitsgruppe für Paratethys CMNS veröffentlichten unter dem Namen "Korrelation des Miozäns der zentralen Paratethys (stand 1970)". V Congr. CMNS. Lyon.
- Strausz L. 1966. Die miozän–mediterranean Gastropoden Ungarns. Budapest. Acad. Kiadó, S. 1–693.
- Süss E. 1866. Untersuchungen über den Charakter der österreichischen Tertiärablagerungen. II. Über die Bedeutung der sogenannten "brackischen Stufe" oder der "Cerithienschichten". – *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.–naturwiss. Kl.*, Bd. 54, Abt. 1, N 7, S. 218–260.
- Švagrösky J. 1971. Das Sarmat der Tschechoslowakei und seine Molluskenfauna. – *Acta geol. et geogr. Univ. comen.*, Geol., N 20, S. 1–470.
- Treatise on invertebrate paleontology. Part N. 1969. Mollusca 6. Bivalvia, v.2. Geol. Soc. Amer. – *Univ. Kansas Press*, p. 491–952.
- Tudor M., Orbocea M. 1967. Contributii la cunoașterea microfaunei depozitelor tortoniene și sarmatiene din regiunea Folești–Olteșani. – *Bull. Inst. Petrol., Gaze Geol.*, v. 15, p. 53–72.
- Văscăuțani Th. 1929. Fauna argillor sarmatice de la Ungheni. – *Ann. Inst. geol. Roman.*, t. 13, S. 85–130.
- Venzo S., Peloso G. 1963. La malacofauna tortoniana del Colle di Vigoleno (Preappennino Piacentino). – *Palaeontogr. ital.*, v. 58, p. 1–213.
- Wenz W. 1938–1944. Gastropoda. Handbuch der Paläozoologie, Bd. 6, T. 1, S. 1–1639.
- Wenz W. 1942. Die Mollusken des Pliozäns der rumänischen Erdöl–Gebiete. – *Senckenbergiana*, Bd. 24, S. 1–293.
- Wenz W., Zilch A. 1959–1960. Gastropoda. Handbuch der Paläozoologie, Bd. 6, T. 2. Euthyneura. S. 1–834.
- Winkler–Hermaden A. 1960. Der Vergleich der obermiozän–pliozänen Schichtfolgen im Mittelmeerrbereich mit jenen in den pannonschpontischen Gebieten. – *Mitt. Geol. Ges. Wien*, Bd. 52, S. 225–243.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Во всех случаях, когда увеличение не указано, изображения раковин даны в натуральную величину.

Таблица I

- Фиг. 1–21. *Cerastoderma (Plicatiforma) plicatum plicatum* (Eichw.); нижнесарматский подъярус, збручский горизонт; п-ов Мангышлак: 1 - № 1327/50, × 3, замок левой створки, кол. Тынзек; 2 - № 1327/16, правая створка снаружи, мыс Энсели; 3 - № 1327/17, то же, там же; 4 - № 1327/51, × 3, замок правой створки, овраг Дальний; 5 - 1327/52, правая створка снаружи, впад. Узень; 6–9 - плато Устюрт: 6 - № 1326/26, правая створка снаружи, г.Бутен-Тау; 7 - № 1326/27, то же, там же; 8 - № 1326/28, левая створка снаружи, сор Барса-Кельмес; 9 - № 1326/29, левая створка изнутри, там же; 10 - № 2392/58, правая створка снаружи, северо-запад Украинской ССР, с.Листвин; 11 - № 2392/59, то же, там же; 12 - № 2557/10, то же, Молдавская ССР, с.Каменка; 13 - № 2557/11, левая створка снаружи, там же; 14–21 - Молдавская ССР, с.Бурсук: 14 - № 2557/12, правая створка снаружи, выборка № 4; 15 - № 2557/13, то же, там же; 16 - № 2557/14, то же, выборка № 3; 17 - № 2557/15, то же, там же; 18 - № 2557/16, левая створка снаружи, выборка № 2; 19 - № 2557/17, правая створка снаружи, там же; 20 - № 2557/18, то же, там же; 21 - № 2557/19, × 3, то же, там же
- Фиг. 22–25. *Cerastoderma (Plicatiforma) praeplicatum pseudoplicatum* (Friedb.), нижнесарматский подъярус, кужорский горизонт; Молдавская ССР, с.Бурсук, выборка № 1: 22 - № 2557/20, × 3, правая створка снаружи; 23 - № 2557/21, то же; 24 - № 2557/22, то же; 25 - № 2557/23, то же
- Фиг. 26–36. *Cerastoderma (Plicatiforma) praeplicatum praeplicatum* (Hilb.); 26–35 - нижнесарматский подъярус, кужорский горизонт; 26–32 - п-ов Мангышлак: 26 - № 1327/53, × 3, замок левой створки, овраг Бурлю; 27 - № 1327/21, левая створка снаружи, овраг Уч-Кую; 28 - № 1326/22, то же, там же; 29 - (№ 1326/30), 30 (№ 1326/31) и 31 (№ 1326/32) - ряд индивидуальной изменчивости (уменьшение удлиненности), левые створки снаружи, впад. Карагие; 32 - № 1326/33, правая створка изнутри, там же; 33 (№ 576/13), 34 (№ 576/14) и 35 (№ 576/15) - ряд индивидуальной изменчивости [приближение к *C. (Obsoletiforma) obsoletum ruthenicum*] левые створки снаружи, Украинская ССР, р.Конка; 36 - № 2392/60, средний миоцен, бугловский горизонт; Украинская ССР, с.Огрышковцы; 36a - правая створка снаружи, 36b - примакушечная часть створки, × 3
- Фиг. 37–48. *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum obsoletum* (Eichw.); нижнесарматский подъярус, збручский горизонт; 37 - № 1327/18, левая створка снаружи, п-ов Мангышлак, мыс Энсели; 38 - № 1327/19, то же, там же; 39 - № 2392/64, правая створка снаружи, Украинская ССР, с.Листвин; 40 - № 2392/65, то же, там же; 41 - № 2557/24, то же, Молдавская ССР, с.Каменка; 42 - № 2557/25, то же, там же; 43–48 - Молдавская ССР, с.Бурсук: 43 - № 2557/26, правая створка снаружи, выборка № 4; 44 - № 2557/27, то же, там же; 45 - № 2557/28, левая створка снаружи, выборки № 3; 46 - № 2557/29, то же, там же; 47 - № 2557/30, то же, выборка № 2; 48 - № 2557/31, то же, там же
- Фиг. 49–54. *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum ruthenicum* (Hilb.); 49–52 - нижнесарматский подъярус, кужорский горизонт; 49 - № 2557/32, правая створка снаружи, Молдавская ССР, с.Бурсук, выборка № 1; 50 - № 2557/33, левая створка снаружи, там же; 51 - № 576/18, правая створка снаружи, Украинская ССР, р.Конка; 52 - № 576/19, то же, там же; 53, 54 - средний миоцен, бугловский горизонт, Украинская ССР, с.Огрышковцы: 53 - № 2392/70: 53a - левая створка снаружи, 53b - примакушечная часть створки, × 3; 54 - № 2392/71, левая створка снаружи.
- Примечание. В таблице справа представители *Plicatiforma* и *Obsoletiforma* даны из одних и тех же выборок, причем выборки расположены снизу вверх - от более древних горизонтов к более молодым: 36, 53, 54 - средний миоцен, бугловский горизонт, с.Огрышковцы; 33–35, 51, 52 - нижний сармат, кужорский горизонт, р.Конка; 22–25, 49–50 - нижний сармат, кужорский горизонт, с.Бурсук; 18–21, 47, 48 - нижний сармат, низы збручского горизонта, с.Бурсук; 16, 17, 45, 46 - нижний сармат,

середина эбручского горизонта, с.Бурсук; 14, 15, 43, 44 – нижний сармат, верхи эбручского горизонта, с.Бурсук; 12, 13, 41, 42 – нижний сармат, эбручский горизонт, с.Каменка; 10, 11, 39, 40 – нижний сармат, эбручский горизонт, с.Листвин; 2, 3, 37, 38 – нижний сармат, эбручский горизонт, мыс Енсели. У пликатиформ во времени видно уменьшение числа ребер и увеличение ширины межреберного промежутка в прикилевой части переднего поля, в то время как обсолетиформы не испытывают изменений в определенном направлении

Таблица II

- Фиг. 1, 2. *Cerastoderma (Plicatiforma) fittoni rustovense* (Sult.); среднесарматский подъярус, днепропетровско-васильевский горизонт, п-ов Мангышлак, впад. Каунды: 1 (№ 1326/34) и 2 (№ 1326/35) – наружные ядра правой створки
- Фиг. 3–8. *Cerastoderma (Plicatiforma) fittoni fittoni* (Orb.); среднесарматский подъярус, днепропетровско-васильевский горизонт; 3–6 – п-ов Мангышлак, впад. Каунды: 3 – № 1327/54, левая створка снаружи; 4 – № 1327/55, правая створка снаружи; 5 – № 1327/56, левая створка снаружи; 6 – № 1327/57, левая створка изнутри; 7 (№ 2557/43) и 8 (№ 2557/44) – левые створки снаружи, Молдавская ССР, с. Лопушна
- Фиг. 9–11. *Cerastoderma (Plicatiforma) plicatum plicatofittoni* (Sinz.); среднесарматский подъярус, днепропетровско-васильевский горизонт; 9 – № 1326/36, наружное ядро левой створки, п-ов Мангышлак, впад. Каунды; 10 – № 576/22, правая створка снаружи, Украинская ССР, г.Вознесенск; 11 – № 576/23, то же, там же
- Фиг. 12–17. *Cerastoderma (Plicatiforma) plicatum jammense* (Hilb.); нижнесарматский подъярус, верхняя часть эбручского горизонта; 12 – № 576/12, правая створка снаружи, Молдавская ССР, г.Эржев; 13 – № 576/11, левая створка снаружи, там же; 14 – № 2392/54, левая створка снаружи, Украинская ССР, с.Дерман; 15 – № 2392/55, то же, там же; 16 – № 2392/56, правая створка снаружи, Украинская ССР, с.Кунча; 17 – № 2392/57, то же, там же
- Фиг. 18–22. *Cerastoderma (Plicatiforma) plicatum latisulcum* (Münst.); нижнесарматский подъярус, верхняя часть эбручского горизонта; 18–20 – Узбой, кол. Куртыш: 18 – № 1326/37, наружное ядро левой створки; 19 – № 1326/38, наружное ядро правой створки; 20 – № 1326/39, то же; 21 – № 576/9, левая створка снаружи, Молдавская ССР, с.Рыбница; 22 – № 576/10, то же, там же
- Фиг. 23, 24. *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum lithopodolicum* (Dub.); нижнесарматский подъярус, эбручский горизонт; 23 – № 2557/34, левая створка снаружи, Молдавская ССР, с.Карпов Яр; 24 – № 2392/75, правая створка снаружи, Украинская ССР, г.Кременец [переходная форма к *C.(O.) obsoletum obsoletum*].
- Фиг. 25–29. *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum obsoletum* (Eichw.); нижний сармат, кужорский горизонт; 25–27 – Украинская ССР: 25 – № 2392/61, правая створка снаружи, с.Дерман; 26 – № 2392/62, правая створка снаружи, с.Кунча; 27 – № 2392/63, то же, там же; 28 – № 576/16, левая створка снаружи, Молдавская ССР, с.Рыбница; 29 – № 576/17, то же, там же.

Примечание. В нижней части таблицы справа представители *Plicatiforma* и *Obsoletiforma* даны из одних и тех же выборок, причем выборки расположены снизу вверх от более древних горизонтов к более молодым. Вверху таблицы в выборках даны представители только *Plicatiforma*: 21, 22, 28, 29 – нижний сармат, верхи кужорского горизонта, с.Рыбница; 16, 17, 26, 27 – то же, с.Кунча; 14, 15, 25 – то же, с.Дерман; 12, 13 – то же, с.Эржев; 10, 11 – средний сармат, новомосковский горизонт, г.Вознесенск; 7, 8 – средний сармат, днепропетровско-васильевский горизонт, с.Лопушна. У пликатиформ во времени видно дальнейшее уменьшение числа ребер и увеличение ширины межреберного промежутка в прикилевой части переднего поля

Таблица III

- Фиг. 1, 2. *Cerastoderma (Plicatiforma) fittoni fittoni* (Orb.); среднесарматский подъярус, днепропетровско-васильевский горизонт, п-ов Мангышлак, впад. Каунды: 1 – № 1327/58, × 3, замок правой створки; 2 – № 1357/59, × 3, замок левой створки
- Фиг. 3–6. *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum obsoletum* (Eichw.); нижнесарматский подъярус, эбручский горизонт; 3 (№ 2392/43), 4 (№ 2392/44), 5 (№ 2392/45) и 6 (№ 2392/46) – ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *us-*

tjurtense до формы типа *uiratamense*), левые створки снаружи, Украинская ССР, с.Верхов; 7 (№ 2557/4), 8 (№ 2557/5) и 9 (№ 2557/6) – ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *uiratamense* до формы типа *ustjurtense*), правые створки снаружи, Молдавская ССР, с.Бурсук; 10 (№ 2392/54), 11 (№ 2392/68) и 12 (№ 2392/69) – ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *ustjurtense* до формы типа *uiratamense*), то же, Украинская ССР, с.Богдановка; 13–24 – п-ов Мангышлак: 13 – № 1327/60, × 3, замок правой створки, мыс Енсели; 14 – № 1327/61, × 3, замок левой створки, там же; 15 (№ 1327/85), 16 (№ 1327/86), 17 (№ 1327/87), 18 (№ 1327/88) и 19 (№ 1327/89) – ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *ustjurtense* до формы типа *uiratamense*), правые створки снаружи, там же; 20 – № 1326/40, овраг Уч-Кую: 20а – правая створка снаружи, 20б – внутри; 21 – № 1326/41, правая створка снаружи, там же; 22 – № 1326/42, левая створка снаружи, гора Елыктау; 23 – № 1326/43, то же, там же; 24 – № 1326/44, правая створка снаружи, там же; 25 – № 2392/39, правая створка снаружи, Украинская ССР, с.Вышгородок; 26 – № 2392/38, то же [переходная форма к *C.(O.) obsoletum vindobonense*], там же

Фиг. 27–35. *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum vindobonense* (Lask.); нижнесарматский подъярус, збручский горизонт; 27 – № 2392/37, правая створка снаружи, Украинская ССР, с.Вышгородок; 28–35 – Молдавская ССР, с.Рыбница: 28 (№ 576/1), 29 (№ 576/2), 30 (№ 576/3) и 31 (№ 576/4) – ряд индивидуальной изменчивости, чешуйчатые формы, правые створки снаружи; 32 (№ 576/5), 33 (№ 576/6), 34 (№ 576/7) и 35 (№ 576/8) – ряд индивидуальной изменчивости, слабо чешуйчатые формы, левые створки снаружи

Таблица IV

Фиг. 1–10. *Cerastoderma (Obsoletiforma) fischeriforme millelocum* (Sidor.); нижнесарматский подъярус, збручский горизонт; 1–8 – п-ов Мангышлак: 1 – № 1327/20, правая створка снаружи, мыс Енсели; 2 – № 1327/21, то же, там же; 3 – голотип № 1327/10, правая створка снаружи, там же; 4 – № 1327/4, правая створка, там же: 4а – снаружи, 4б – внутри, 4в – замок (× 3); 5 – № 1327/12, × 3, замок левой створки, там же; 6 – № 1327/2, правая створка снаружи, овраг Дальний; 7 – № 1327/58, то же, там же; 8 – № 1327/59, правая створка, там же: 8а – снаружи, 8б – внутри; 9 – № 2392/77, правая створка снаружи, Украинская ССР, Богдановский карьер; 10 – № 2392/78, то же, там же

Фиг. 11–13. *Cerastoderma (Obsoletiforma) fischeriforme fischeriforme* (Papp); нижнесарматский подъярус, збручский горизонт; 11 – № 2392/79, левая створка снаружи, Украинская ССР, с.Дерман; 12 – № 2557/35, то же, Молдавская ССР, с.Каменка; 13 – № 2557/36, то же, Молдавская ССР, с.Нападово

Фиг. 14–16. *Cerastoderma (Obsoletiforma) karagiense* (Sidor.); нижнесарматский подъярус, збручский горизонт, п-ов Мангышлак, впад. Карагие: 14 – голотип № 1326/18, правая створка снаружи; 15 – № 1326/20, левая створка снаружи; 16 – № 1326/19, × 3, передняя часть правой створки снаружи

Фиг. 17–21. *Cerastoderma (Obsoletiforma) karabugasicum* (Sidor.); нижнесарматский подъярус, збручский горизонт, п-ов Мангышлак: 17 – № 1326/17, левая створка, Северное Прикарабугазье: 17а – снаружи, 17б – замок (× 3); 18 – голотип № 1326/16, правая створка, там же: 18а – снаружи, 18б – замок (× 3); 19 – № 1326/45, передняя часть правой створки снаружи, там же; 20 – № 1327/60, передняя часть правой створки, мыс Енсели: 20а – снаружи, 20б – внутри; 21 – № 1327/14, передняя часть правой створки, там же; 21а – снаружи, 21б – внутри

Фиг. 22, 23. *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum ruthenicum* (Lask.); нижнесарматский подъярус, кужорский горизонт, Украинская ССР, с.Залесцы, выборка № 1: 22 – № 2392/66, левая створка снаружи; 23 – № 2392/67, то же, там же

Фиг. 24–26. *Cerastoderma (Obsoletiforma) obsoletum* subsp. indet.; нижнесарматский подъярус, кужорский горизонт, Украинская ССР, с.Залесцы: 24 – № 2392/72, правая створка снаружи, выборка № 2; 25 – № 2392/73, то же, выборка № 3; 26 – № 2392/74, левая створка снаружи, выборка № 4

Фиг. 27–32. *Cerastoderma (Obsoletiforma) kaundense volhynicum* (Grischk.); нижнесарматский подъярус, кужорский горизонт; 27–29 – Украинская ССР, с.Залесцы: 27 – № 2392/82, правая створка снаружи, выборка № 2; 28 – № 2392/81, то же, выборка № 3; 29 – № 2392/80, левая створка снаружи, выборка № 3; 30–32 – Мол-

давская ССР, с. Брынзяны: 30 - № 2557/39, правая створка снаружи; 31 - № 2557/38, то же; 32 - № 2557/37, × 3, примакушечная часть раковины

Фиг. 33-35. *Cerastoderma (Obsoletiforma) kaundense kaundense* (Sidor.); нижнесарматский подъярус, збручский горизонт, п-ов Мангышлак, впад. Карагие; 33 - № 1326/7, левая створка снаружи; 34 - № 1326/15, × 3, то же; 35 - голотип № 1326/6, × 3, правая створка снаружи

Примечание. В таблице справа даны ряды изменчивости во времени от *C.(O.) obsoletum ruthenicum* до *C.(O.) obsoletum* subsp. indet. (фиг. 22, 24-2t) и от *C.(O.) obsoletum ruthenicum* до *C.(O.) kaundense volhynicum* (фиг. 23, 27-29), причем ряды эти даны из одних и тех же выборок от более древних к более молодым слоям (нижнесарматский подъярус, кужорский горизонт, с. Залесцы): 22, 23 - выборка № 1; 24, 27 - выборка № 2; 25, 28 - выборка № 3; 26, 29 - выборка № 4

Таблица V

Фиг. 1-6. *Cerastoderma (Obsoletiforma) lepidosum* Paramonova, sp. nov.; среднесарматский подъярус; 1, 2 - Краснодарский край, ст. Бесскорбная: 1 - голотип № 2782/3, левая створка снаружи; 2 - № 2782/4, то же, там же; 3 - № 2782/5, × 2, то же, г. Майкоп; 4-6 - Украинская ССР, г. Ингулец: 4 - № 2557/48, левая створка снаружи; 5 - № 2557/49, левая створка: 5a - снаружи, 5b - замок (× 3); 6 - № 2557/50, правая створка: 6a - снаружи, 6b - замок (× 3)

Фиг. 7-12. *Cerastoderma (Inaequicostata) pium convexum* Paramonova, subsp. nov.; нижнесарматский подъярус, збручский горизонт, Кабардинская АССР, с. Ахсарисар: 7 - голотип № 2782/6, × 2, правая створка снаружи; 8 - № 2782/7, × 3, то же; 9 - № 2782/8, то же; 10 - № 2782/9, × 2, то же; 11 - № 2782/10, × 3, передняя часть левой створки с сохранившимися шипами на ребра; 12 - № 2782/11, × 3, правая створка изнутри

Фиг. 13-21. *Cerastoderma (Planacardium) doenginki doenginki* (Sinz.); 13 - № 2557/40, левая створка снаружи [приближающаяся к *C. (Plicatiforma) praeplicatum praeplicatum*], нижнесарматский подъярус, верхи кужорского горизонта, Молдавская ССР, с. Флорешты, 14 - № 2557/41, левая створка снаружи, нижнесарматский подъярус, збручский горизонт, Молдавская ССР, с. Севериновка; 15 - № 2557/42, правая створка снаружи, среднесарматский подъярус, новомосковский горизонт, Молдавская ССР, г. Кишинев; 16-21 - среднесарматский подъярус: 16 - № 1326/46, левая створка, п-ов Мангышлак, впад. Каунды: 16a - снаружи, 16b - изнутри, 17 - № 1327/61, п-ов Мангышлак, впад. Томак-Сор, правая створка: 17a - снаружи, 17b - замок, × 3; 18 - № 1327/62, левая створка, п-ов Мангышлак, урочище Чат: 18a - снаружи, 18b - изнутри, 18c - замок, × 3; 19 - № 1326/47, ядро правой створки, р. Узбой, кол. Куртыш; 20 - № 1326/48, ядро левой створки, там же; 21 - № 1326/49, ядро правой створки, там же

Фиг. 22, 23. *Cerastoderma (Planacardium) doenginki costatum* Paramonova, subsp. nov.; среднесарматский подъярус: 22 - голотип № 576/20, правая створка снаружи, Украинская ССР, г. Вознесенск; 23 - № 2392/83, левая створка снаружи, Украинская ССР, с. Бочаница

Фиг. 24, 25. *Cerastoderma (Planacardium) neveskajae* Paramonova, sp. nov.; среднесарматский подъярус: 24 - голотип № 576/21, правая створка снаружи, Украинская ССР, г. Вознесенск; 25 - № 2392/84, правая створка снаружи, Украинская ССР, с. Грицев

Фиг. 26, 27. *Cerastoderma (Planacardium) rarum* Paramonova, sp. nov.; среднесарматский подъярус, Украинская ССР, с. Бочаница: 26 - № 2392/86, левая створка снаружи; 27 - голотип № 2392/85, правая створка снаружи

Фиг. 28, 29. *Cerastoderma (Planacardium) parvum* Paramonova, sp. nov.; нижнесарматский подъярус, збручский горизонт, Кабардинская АССР, с. Ахсарисар: 28 - голотип № 2782/1, × 2, правая створка снаружи; 29 - № 2782/2, правая створка снаружи с обломанной передней частью

Фиг. 30-33. *Donax (Paradonax) neveskajae* Paramonova, sp. nov.; среднесарматский подъярус, Украинская ССР, г. Вознесенск: 30 - № 576/24, левая створка: 30a - снаружи, 30b - изнутри; 31 - № 576/25, правая створка: 31a - снаружи, 31b - изнутри; 32 - № 576/26, правая створка: 32a - снаружи, 32b - изнутри; 33 - голотип № 576/27, левая створка: 33a - снаружи, 33b - изнутри

Фиг. 34–36. *Donax (Paradonax) planus* Paramonova, sp. nov.; среднесарматский подъярус, днепропетровско-васильевский горизонт, Молдавская ССР, с. Лопушна: 34 – голотип № 2557/45, левая створка: 34a – снаружи, 34b – изнутри; 35 – № 2557/46, правая створка: 35a – снаружи, 35b – изнутри; 36 – № 2557/47, левая створка: 36a – снаружи, 36b – изнутри

Таблица VI

- Фиг. 1–15. *Maetra (Sarmatimaetra) eichwaldi eichwaldi* Lask.; нижнесарматский подъярус; п-ов Мангышлак: 1 – № 1327/65, левая створка, мыс Енсели: 1a – снаружи, 1b – изнутри; 2 – № 1327/5, правая створка со стороны закилевого поля, там же; 3 – № 1326/63, левая створка снаружи, там же; 4 – № 1327/64, левая створка изнутри, там же; 5 – № 1327/66, левая створка снаружи, урочище Чат; 6 – № 1327/67, правая створка снаружи, там же; 7 – № 1326/50, × 4, замок правой створки, плато Устюрт, сор Барса-Кельмес; 8 (№ 1326/68), 9 (№ 1326/69), 10 (№ 1326/70) и 11 (№ 1326/71) – ряд возрастных изменений (увеличение удлиненности), левые створки снаружи, там же; 12–15 – ряд географической изменчивости (увеличение удлиненности), Закаспий: 12 – № 1327/68, п-ов Мангышлак, мыс Енсели; 13 – № 1326/72, гора Бутентау; 14 – № 1326/73, плато Устюрт, сор Барса-Кельмес; 15 – № 1326/8, там же
- Фиг. 16–20. *Maetra (Sarmatimaetra) eichwaldi crassa* Sidor.; нижнесарматский подъярус, збручский горизонт, п-ов Мангышлак: 16 – голотип № 1327/1, левая створка, мыс Енсели: 16a – снаружи, 16b – изнутри, 16c – замок (× 4); 17 – № 1327/8, правая створка со стороны закилевого поля, там же; 18 – № 1327/9, × 4, замок левой створки, там же; 19 – № 1327/69, левая створка, впадина Шах-Пахты: 19a – снаружи, 19b – изнутри; 20 – № 1327/70, правая створка, там же: 20a – снаружи, 20b – изнутри
- Фиг. 21–24. *Maetra (Sarmatimaetra) podolica* Eichw.; среднесарматский подъярус, п-ов Мангышлак: 21 – № 1326/75, левая створка снаружи, впад. Каунды; 22 – № 1326/76, правая створка снаружи, там же; 23 – № 1327/74, правая створка, бугор Жамбаул: 23a – снаружи, 23b – изнутри, 23c – со стороны закилевого поля; 24 – № 1327/73, правая створка снаружи, кол. Татын-Су

Таблица VII

- Фиг. 1–17. *Maetra (Sarmatimaetra) podolica* Eichw.; среднесарматский подъярус; 1 (№ 1327/29), 2 (№ 1327/30), 3 (№ 1327/33) и 4 (№ 1327/34) – ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *naviculata* до формы типа *praecaspia*), правые створки снаружи, п-ов Мангышлак, впад. Карагие; 5 (№ 1326/124), 6 (№ 1326/125), 7 (№ 1326/126), 8 (№ 1326/127) и 9 (№ 1326/128) – ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *naviculata* до формы типа *podolica*), левые створки снаружи, Западное Предкавказье, г. Майкоп; 10 (№ 1326/116), 11 (№ 1326/117), 12 (№ 1326/118) и 13 (№ 1326/119) – ряд возрастных изменений (от формы типа *praecaspia* до формы типа *podolica*), правые створки снаружи, там же; 14 (№ 1326/120), 15 (№ 1326/121), 16 (№ 1326/122) и 17 (№ 1326/123) – ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *naviculata* до формы типа *podolica*), левые створки снаружи, Молдавская ССР
- Фиг. 18–24. *Maetra (Sarmatimaetra) vitaliana vitaliana* Orb.; среднесарматский подъярус, п-ов Мангышлак: 18 – № 1327/76, левая створка, кол. Узень: 18a – снаружи, 18b – изнутри; 19 (№ 1327/77), 20 (№ 1327/78) и 21 (№ 1327/79) – ряд индивидуальной изменчивости (увеличение удлиненности), левые створки снаружи, впад. Каунды; 22 – № 1327/80, правая створка снаружи, там же; 23 – № 1327/81, то же, там же: 23a – снаружи, 23b – изнутри; 24 – № 1327/82, впад. Тунг-ракшин, правая створка: 24a – снаружи, 24b – изнутри, 24c – со стороны закилевого поля

Таблица VIII

- Фиг. 1–6. *Maetra (Sarmatimaetra) vitaliana vitaliana* Orb.; среднесарматский подъярус, п-ов Мангышлак: 1 – № 1327/84, правая створка снаружи, овраг Саура; 2 – № 1327/40, то же, там же; 3 – № 1327/83, то же, впад. Карагие; 4 – № 1326/77, левая створка, там же: 4a – снаружи, 4b – изнутри, 4c – со стороны закилевого поля; 5 – № 1326/78, левая створка снаружи, там же; 6 – № 1327/46, правая створка снаружи, бугор Жамбаул

Таблица IX

Фиг. 1-3. *Maetra (Sarmatimaetra) vitaliana turkmena* Nevessk.; среднесарматский подъярус, п-ов Мангышлак: 1 - № 1326/79, наружное ядро правой створки, мыс Суе; 2 - № 1326/80, наружное ядро левой створки, там же; 3 - № 1327/90, то же, гора Кара-Агач

Фиг. 4-9. *Maetra (Sarmatimaetra) fabreana* Orb.; среднесарматский подъярус, днепропетровско-васильевский горизонт, п-ов Мангышлак: 4 - № 1327/91, левая створка снаружи, уроч. Чат; 5 - № 1327/92, правая створка, там же; 5a - снаружи, 5b - изнутри, 5в - со стороны закилевого поля; 6 - № 1327/93, правая створка, бугор Жамбаул; 6a - снаружи, 6b - изнутри, 6в - со стороны закилевого поля; 7 - № 1327/94, левая створка, там же; 7a - со стороны закилевого поля, 7b - снаружи; 8 - № 1327/95, правая створка снаружи, там же; 9 - № 1327/96, то же, там же

Таблица X

Фиг. 1-21. *Maetra (Sarmatimaetra) bulgarica* Toula, верхнесарматский подъярус, п-ов Мангышлак: 1 - № 1327/97, правая створка, гора Уйратам: 1a - снаружи, 1b - изнутри; 2 - № 1327/98, левая створка, там же: 2a - снаружи, 2b - изнутри; 3 - № 1327/99, левая створка снаружи, впад. Карагие; 4 - № 1327/100, левая створка, там же: 4a - снаружи, 4b - изнутри; 5 - № 1327/101, правая створка, там же: 5a - снаружи, 5b - изнутри; 6 - № 1327/102, правая створка, впад. Джалганой; 7 (№ 1326/81), 8 (№ 1326/82), 9 (№ 1326/83) и 10 (№ 1326/84) - ряд возрастных изменений (увеличение удлиненности), правые створки снаружи, с. Фетисово; 11 (№ 1326/138), 12 (№ 1326/66), 13 (№ 1326/139) и 14 (№ 1326/140) - то же, левые створки снаружи, там же; 15-18 - ряд индивидуальной изменчивости (увеличение удлиненности), левые створки, там же: 15 - № 1326/85: 15a - снаружи, 15b - со стороны закилевого поля; 16 - № 1326/86, снаружи; 17 - № 1326/87, снаружи; 18 - № 1326/88: 18a - снаружи, 18b - изнутри; 19 (№ 1326/89), 20 (№ 1326/90), 21 (№ 1326/91) - ряд индивидуальной изменчивости, правые створки снаружи, там же

Таблица XI

Фиг. 1-4. *Spisula subtruncata* (Costa): 1 (№ 1765/1), 2 (№ 1765/2), 3 (№ 1765/3) и 4 (№ 1765/4) - ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *Maetra bulgarica* до формы типа *M. crassicolis*), левые створки снаружи, Черное море

Фиг. 5-27. *Maetra (Sarmatimaetra) bulgarica* Toula; верхнесарматский подъярус: 5 (№ 1326/58), 6 (№ 1326/59), 7 (№ 1326/57) и 8 (№ 1326/52) - ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *bulgarica* до формы *crassicolis*), левые створки снаружи, п-ов Мангышлак, гора Елыктау; 9 - № 1327/103, правая створка, п-ов Мангышлак, Тюб-Караган: 9a - снаружи, 9b - изнутри; 10 (№ 1326/129), 11 (№ 1326/130), 12 (№ 1326/131) и 13 (№ 1326/132) - ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *bulgarica* до формы типа *crassicolis*), левые створки снаружи, Молдавская ССР; 14 (№ 1326/133), 15 (№ 1326/134), 16 (№ 1326/135), 17 (№ 1326/136) и 18 (№ 1326/137) - ряд возрастных изменений (от формы типа *naliukini* до формы типа *crassicolis*), правые створки снаружи, Молдавская ССР; 19 (№ 1326/13), 20 (№ 1326/51) и 21 (№ 1326/111) - ряд индивидуальной изменчивости (от формы типа *crassicolis* до формы, переходной к *M. caspia*), правые створки снаружи, п-ов Мангышлак, гора Елыктау; 22 (№ 1326/150), 23 (№ 1326/149) и 24 (№ 1326/148) - то же, левые створки снаружи, г. Майкоп; 25 (№ 1326/146), 26 (№ 1326/145) и 27 (№ 1326/144) - то же, правые створки снаружи, там же

Фиг. 28-33. *Maetra (Sarmatimaetra) caspia* Eichw.; верхнесарматский подъярус: 28 - № 1326/109, правая створка снаружи, п-ов Мангышлак, гора Елыктау; 29 - № 1326/147, левая створка снаружи, г. Майкоп; 30 (№ 1326/143) и 31 (№ 1326/142) - правые створки снаружи, там же; 32 - № 1326/92, левая створка, п-ов Мангышлак, гора Елыктау; 32a - снаружи, 32b - изнутри; 33 - № 1326/93, правая створка, там же: 33a - снаружи, 33b - изнутри, 33в - со стороны закилевого поля

Примечание. В нижней части таблицы переходные ряды от *M. bulgarica* к *M. caspia*: 19-21, 28 - левые створки снаружи, п-ов Мангышлак, гора Елыктау; 22-24, 29 - правые створки снаружи, Западное Предкавказье, г. Майкоп; 25-27, 30 - левые створки снаружи, там же

Таблица XII

Фиг. 1-7. *Maetra (Sarmatimaetra) caspia* Eichw.; верхнесарматский подъярус, п-ов Мангышлак: 1 - № 1327/104, правая створка снаружи, урочище Чат; 2 - № 1326/94, левая створка снаружи, впад. Карагие; 3 - № 1326/95, левая створка, там же: 3a - снаружи, 3b - изнутри; 4 (№ 1326/96), 5 (№ 1326/97), 6 (№ 1326/98) и 7 (№ 1326/99) - ряд возрастных изменений (увеличение удлиненности), правые створки снаружи, там же

Фиг. 8-12. *Maetra (Sarmatimaetra) balcica* Mascar.; верхнесарматский подъярус, п-ов Мангышлак: 8 - № 1327/105, левая створка, овраг Кыркузак: 8a - снаружи, 8b - со стороны закилевого поля, 8c - изнутри; 9 - № 1327/106, левая створка, балка Тюльули: 9a - снаружи, 9b - изнутри; 10 - № 1327/107, левая створка, овраг Боорлы: 10a - изнутри, 10b - со стороны закилевого поля; 11 - № 1327/108, правая створка, там же: 11a - снаружи, 11b - изнутри; 12 - № 1327/109, правая створка изнутри, там же

Таблица XIII

Фиг. 1-7. Замок правой створки у сарматских мактр, п-ов Мангышлак; 1-6, × 3: 1 - *Maetra (Sarmatimaetra) balcica*, № 1327/108, верхнесарматский подъярус, овраг Боорлы; 2 - *M.(S.) caspia*, № 1326/97, верхнесарматский подъярус, впад. Карагие; 3 - *M.(S.) bulgarica*, № 1327/101, верхнесарматский подъярус, впад. Карагие; 4 - *M.(S.) fabreana*, № 1327/110, среднесарматский подъярус, уроч. Чат; 5 - *M.(S.) vitaliana vitaliana*, № 1327/111, среднесарматский подъярус, овраг Саура; 6 - *M.(S.) podolica*, № 1327/72, среднесарматский подъярус, дорога Чат-Синекская; 7 - *M.(S.) eichwaldi eichwaldi*, № 1327/6, × 4, нижнесарматский подъярус, мыс Енсели

Таблица XIV

Фиг. 1-7. Замок левой створки у сарматских мактр, п-ов Мангышлак; 1-6, × 3: 1 - *Maetra (Sarmatimaetra) balcica*, № 1326/100, верхнесарматский подъярус, овраг Боорлы; 2 - *M.(S.) caspia*, № 1326/101, верхнесарматский подъярус, впад. Карагие; 3 - *M.(S.) bulgarica*, № 1327/100, верхнесарматский подъярус, впад. Карагие; 4 - *M.(S.) fabreana*, № 1327/112, среднесарматский подъярус, бугор Жамбаул; 5 - *M.(S.) vitaliana vitaliana*, № 1327/113, среднесарматский подъярус, овраг Саура; 6 - *M.(S.) podolica*, № 1327/71, среднесарматский подъярус, дорога Чат - Синекская; 7 - *M.(S.) eichwaldi eichwaldi*, № 1327/7, × 4, нижнесарматский подъярус, мыс Енсели

Таблица XV

Фиг. 1-12. *Ostrea edulis maotica* David.; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Краснодарский край, г.Крымск; 1 - № 2220/4, левая створка: 1a - снаружи, 1b - изнутри; 2 - № 2220/5, левая створка снаружи; 3 - № 2220/6, то же; 4 - № 2220/7, правая створка снаружи; 5 - № 2220/8, то же; 6 - № 2220/11, то же; 7 - № 2220/12, правая створка изнутри; 8 - № 2220/9, то же; 9 - № 2220/10, то же (с вытянутой связочной площадкой); 10 - № 2220/13, левая створка изнутри; 11 - № 2220/15, то же; 12 - № 2220/14, связочная площадка левой створки

Таблица XVI

Фиг. 1-14. *Mytilaster incrassatus* (Orb.); нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов; 1 - № 2220/16, × 1,5, правая створка снаружи, к востоку от уроч. Насырь; 2 - № 2220/17, × 1,5, то же, с.Заводское; 3 - № 2220/18, × 1,5, то же, там же; 4 - № 2220/19, × 1,5, левая створка снаружи, там же; 5 - № 2220/20, × 1,5, то же, там же; 6 - № 2220/21, × 1,5, то же, там же; 7 - № 2220/22, × 1,5, то же, там же; 8 - № 2220/29, × 2, левая створка изнутри, там же; 9 - № 2220/31, × 2, правая створка изнутри, там же; 10 - № 2220/32, то же, там же; 11 - № 2220/33, × 2, то же, там же; 12 - № 2220/30, × 2, то же, там же; 13 - № 2220/35, × 2, то же, там же; 14 - № 2220/308, × 2, то же, к востоку от г.Керчь

- Фиг. 15–17. *Brachidontes marginatus* (Eichw.); нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Украинская ССР; 15 – № 2220/37, × 2, обломок левой створки снаружи, левый берег р. Висунь у дер. Семеновка; 16 – № 2220/309, × 1,5, отпечаток правой створки на породе, с. Никольское; 17 – № 2220/38, × 2,5, обломок правой створки изнутри, левый берег р. Висунь у дер. Семеновка
- Фиг. 18–21. *Modiolus maeoticus* Nevevskaĭa, sp. nov.; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 18 – № 2220/39, × 2,5, левая створка снаружи, Краснодарский край, г. Крымск; 19 – голотип № 2220/40, × 2, то же, там же; 20 – № 2220/41, правая створка; 20a – снаружи, × 1,5, 20b – изнутри, × 2, там же; 21 – № 2220/310, × 1,5, отпечаток левой створки на породе, Украинская ССР, с. Калининское
- Фиг. 22. *Modiolus modiolus* L.; среднемиоценовые отложения бассейна Луары; из работы Dollfus, Dautzenberg (1902, табл. XXXV, фиг. 1)
- Фиг. 23. *Modiolus hoernesii* Reuss; миоцен Аквитании (Франция); из работы Cossmann, Peyrot (1914, табл. XIV, фиг. 1)
- Фиг. 24–31. *Loripes pseudoniveus* (Andrus.); нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 24 – № 2220/43, × 2, правая створка снаружи, Керченский п-ов, к западу от порта Крым; 25 – № 2220/44, × 2, то же, там же; 26 – № 2220/45, × 2, левая створка снаружи, там же; 27 – № 2220/46, × 2,5, то же, там же; 28 – № 2220/48, × 3, правая створка изнутри, Украинская ССР, левый берег р. Висунь у с. Березнеговатое; 29 – № 2220/47, × 3, то же, там же; 30 – № 2220/49, × 2, то же, Керченский п-ов, к западу от порта Крым; 31 – № 2220/51, × 2, левая створка изнутри, там же
- Фиг. 32–34. *Parvicardium ingulzense* Nevevskaĭa, sp. nov.; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Украинская ССР; 32 – голотип № 2220/74, × 3, левая створка; 32a – снаружи, 32b – изнутри, левый берег р. Висунь у с. Березнеговатое; 33 – № 2220/72, × 3, правая створка снаружи, там же; 34 – № 2220/73, × 3, правая створка изнутри, левый берег р. Висунь к югу от дер. Семеновка
- Фиг. 35, 36. *Cerastoderma (Cerastoderma) galidzense* Nevevskaĭa, sp. nov.; верхнеэотический подъярус, акманайский горизонт, Грузия, р. Галидзага у сел. Гупи, × 5; 35 – голотип № 2220/76, правая створка снаружи на породе; 36 – № 2220/75, то же

Таблица XVII

- Фиг. 1–10. *Cerastoderma (Cerastoderma) arcella mithridatis* (Andrus.); нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 1 – № 2220/52, × 2, правая створка снаружи, Керченский п-ов, к востоку от уроч. Насырь; 2 – № 2220/53, × 2, то же, там же; 3 – № 2220/54, × 2, левая створка снаружи, Украинская ССР, хут. Новороссийский; 4 – № 2220/55, × 2, то же, там же; 5 – № 2220/60, × 2,5, правая створка изнутри, Керченский п-ов, с. Заводское; 6 – № 2220/61, × 2,5, то же, там же; 7 – № 2220/59, × 2,5, то же, там же; 8 – № 2220/58, × 2, левая створка снаружи, там же; 9 – № 2220/71, × 2,5, левая створка изнутри, Украинская ССР, левый берег р. Висунь у дер. Семеновки; 10 – № 2220/70, × 2,5, то же, там же
- Фиг. 11–13. *Cerastoderma (Cerastoderma) arcella arcella* (Duj.), × 1,5, "гельвет", Венгрия, Варпалота, колл. Р.Л. Мерклина; 11 – № 1468/11a, левая створка снаружи; 12 – № 1468/11b, правая створка изнутри; 13 – № 1468/11в, левая створка изнутри
- Фиг. 14–22. *Dosinia maeotica* Andrus.; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов; 14 – № 2220/81, × 1,5, правая створка снаружи, мыс Красный Кут; 15 – № 2220/80, × 1,5, то же, к востоку от уроч. Насырь; 16 – № 2220/79, то же, там же; 17 – № 2220/82, левая створка снаружи, там же; 18 – № 2220/83, × 1,5, к востоку от г. Керчь; 19 – № 2220/84, × 1,5, то же, там же; 20 – № 2220/97, × 2, правая створка изнутри, там же; 21 – № 2220/98, × 2, то же, там же; 22 – № 2220/99, × 1,5, левая створка изнутри, к востоку от уроч. Насырь
- Фиг. 23–26. *Raphia curta curta* (Andrus.); нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Азербайджанская ССР, южнее пос. Дженги; 23 – № 2220/274, правая створка снаружи; 24 – № 2220/275, левая створка снаружи; 25 – № 2220/276, × 1,5, правая створка изнутри; 26 – № 2220/277, × 1,5, левая створка изнутри
- Фиг. 27. *Raphia decussata* (L.); № 2220/265, правая створка на породе снаружи, нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Грузия, р. Галидзага у сел. Гупи

Таблица XVIII

- Фиг. 1–12. *Paphia curta andrussovi* (Ossaul.); нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Украинская ССР; 1 (№ 2220/101), 2 (№ 2220/102), 3 (№ 2220/103) и 4 (№ 2220/104) – правая створка снаружи, × 4, балка Белая Криница у хут. Новороссийского; 5 (№ 2220/114), 6 (№ 2220/113) и 7 (№ 2220/112) – правая створка изнутри, × 3, р. Висунь у сел. Березнеговатое; 8 (№ 2220/117) и 9 (№ 2220/118) – левая створка изнутри, × 3, там же; 10 (№ 2220/105), 11 (№ 2220/106) и 12 (№ 2220/107) – левая створка снаружи, × 4, балка Белая Криница у хут. Новороссийского
- Фиг. 13–28. *Paphia abichi* (Andrus.); нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 13 – № 2220/120, × 1,5, правая створка снаружи, Керченский п-ов, к востоку от г. Керчь; 14 – № 2220/121, × 1,5, то же, там же; 15 – № 2220/122, × 1,5, то же, Краснодарский край, станция Гостогаевская; 16 – № 2220/123, × 1,5, то же, там же; 17–23 – Керченский п-ов: 17 – № 2220/140, × 2, правая створка изнутри, к востоку от г. Керчь; 18 – № 2220/139, × 2, то же, там же; 19 – № 2220/124, × 1,5, левая створка снаружи, к востоку от мыса Красный Кут; 20 – № 2220/125, × 1,5, то же, там же; 21 (№ 2220/143), 22 (№ 2220/142) и 23 (№ 2220/144) – левая створка изнутри, × 2, к востоку от г. Керчь; 24 – № 2220/284, раковины в породе, в положении "in situ", Таманский п-ов, мыс Панагия; 25 – № 2220/138, × 2,5, правая створка изнутри, Краснодарский край, станция Гостогаевская; 26 – № 2220/160, × 2, правая створка снаружи, зияющая раковина, Керченский п-ов, к востоку от мыса Красный Кут; 27 – № 2220/129, × 2, вид сзади, раковина без зияния, там же; 28 – № 2220/128, × 2, вид сзади, зияющая раковина, там же
- Фиг. 29, 30. *Irus irus* (L.); голоценовые отложения Черного моря; 29 – № 1765/449, левая створка снаружи, витязевско-каламитские слои, Таманский залив; 30 – № 1765/450, × 2, правая створка изнутри, там же

Таблица XIX

- Фиг. 1–9. *Abra tellinoides* (Sinz.); нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 1 – № 2220/147, × 2,5, правая створка снаружи, Керченский п-ов, к западу от уроч. Насырь; 2 – № 2220/146, × 2, то же, Краснодарский край, р. Апчас; 3 – № 2220/148, × 2, левая створка снаружи, Керченский п-ов, к западу от уроч. Насырь; 4 – № 2220/149, × 1,3, то же, там же; 5 – № 2220/156, × 3, правая створка изнутри, Керченский п-ов, к востоку от мыса Красный Кут; 6 – № 2220/157, × 2, левая створка изнутри, Украинская ССР, балка Белая Криница у хут. Новороссийского; 7 – № 2220/158, × 2, то же, Керченский п-ов, мыс Красный Кут; 8 – № 2220/159, × 2, то же, там же; 9 – № 2220/155, × 2, то же, к востоку от мыса Красный Кут
- Фиг. 10–15. *Maetra superstes* David.; верхнеэотический подъярус, акманайский горизонт, Керченский п-ов, с. Заветное; 10 – № 2220/161, × 1,5, правая створка снаружи; 11 – № 2220/162, × 2, левая створка снаружи; 12 – № 2220/164, × 1,5, замок левой створки; 13 – № 2220/163, × 1,5, левая створка изнутри; 14 – № 2220/166, × 1,5, замок правой створки; 15 – № 2220/165, × 1,5, правая створка изнутри
- Фиг. 16–26. *Ervilia pusilla minuta* Sinz.; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 16 – № 2220/169, × 2, правая створка снаружи, Керченский п-ов, к востоку от г. Керчь; 17 – № 2220/170, то же, там же; 18 – № 2220/183, × 3, левая створка изнутри, Керченский п-ов, с. Заветное; 19 – № 2220/184, × 3, то же, там же; 20 – № 2220/179, × 3, правая створка изнутри, Таманский п-ов, к западу от мыса Панагия; 21 – № 2220/178, × 3, то же, там же; 22 – № 2220/175, × 2, левая створка снаружи, видна деформация створки в течение роста, там же; 23 (№ 2220/171), 24 (№ 2220/172), 25 (№ 2220/173) и 26 (№ 2220/174) – левая створка снаружи, × 2, Краснодарский край, р. Апчас
- Фиг. 27–37. *Sphenia anatina cimberia* (Andrus.); нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов; 27, 28 – две створки одной раковины снаружи (27 – № 2220/185, правая створка; 28 – № 2220/186, левая створка), × 2, к востоку от мыса Красный Кут; 29 – № 2220/187, × 2, правая створка снаружи, к западу от уроч. Насырь; 30 – № 2220/188, × 2, то же, там же; 31 – № 2220/196, × 2, левая створка снаружи, к востоку от уроч. Насырь; 32 – № 2220/200, × 2,

левая створка изнутри, к западу от уроч. Насырь; 33 – № 2220/201, × 2,5, то же, к востоку от мыса Красный Кут; 34 (№ 2220/190) и 35 (№ 2220/192) – левая створка снаружи, × 2, там же; 36 – № 2220/194, × 2, правая створка изнутри, там же; 37 – № 2220/195, × 2, то же, там же

Таблица XX

Фиг. 1–21. *Congerina amygdaloides navicula* Andrus.; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов; 1–6 – правая створка снаружи, × 1,5, с. Каменское: 1 – № 2220/202, удлиненный, слабо выпуклый экземпляр; 2 – № 2220/203, то же; 3 – № 2220/204, умеренно удлиненный, слабо выпуклый экземпляр; 4 – № 2220/205, умеренно удлиненный, слабо выпуклый экземпляр; 5 – № 2220/206, короткий, слабо выпуклый экземпляр; 6 – № 2220/207, короткий, сильно выпуклый экземпляр; 7 (№ 2220/208), 8 (№ 2220/209) и 9 (№ 2220/210) – левая створка снаружи, × 1,5, пос. Аршинцево; 10 – № 2220/230, × 1,5, вид со стороны брюшного края, видна биссусная шель, с. Каменское; 11 (№ 2220/223), 12 (№ 2220/224) и 13 (№ 2220/225) – передняя часть правой створки изнутри, различная степень развития апофизы, × 3, там же; 14 (№ 2220/233), 15 (№ 2220/231) и 16 (№ 2220/232) – правая створка снаружи, × 1,5, с. Семеновка; 17–19 – правая створка снаружи, различная степень развития килевого перегиба, × 1,5, к востоку от мыса Красный Кут; 17 – № 2220/234, килевой перегиб слабо развит; 18 – № 2220/235, килевой перегиб умеренно развит; 19 – № 2220/236, заметный килевой перегиб; 20 – № 2220/227, × 2, левая створка изнутри, с. Каменское; 21 – № 2220/226, то же, там же

Фиг. 22–38. *Congerina panticapaea panticapaea* Andrus.; нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта) (кроме фиг. 33); 22 (№ 2220/237), 23 (№ 2220/238), 24 (№ 2220/240), 25 (№ 2220/239) и 26 (№ 2220/241) – правая створка снаружи, × 1,5, Таманский п-ов, к северу от мыса Панагия; 27 (№ 2220/242), 28 (№ 2220/243) и 29 (№ 2220/244) – правая створка снаружи, различная степень развития килевого перегиба, × 1,5, Керченский п-ов, к востоку от мыса Красный Кут; 30 (№ 2220/257), 31 (№ 2220/256) и 32 (№ 2220/258) – левая створка изнутри, × 2, Таманский п-ов, севернее мыса Панагия; 33 – № 2220/247, × 1,5, левая створка снаружи, на породе, нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт, Восточное Предкавказье, р. Аксай у сел. Мескеты; 34 – № 2220/246, × 2,5, передняя часть правой створки изнутри, Таманский п-ов, севернее мыса Панагия; 35 – № 2220/245, × 2,5, то же, Керченский п-ов, к востоку от г. Керчь; 36 (№ 2220/251) и 37 (№ 2220/252) – левая створка снаружи, × 1,5, Таманский п-ов, к северу от мыса Панагия; 38 – № 2220/250, левая створка снаружи с хорошо развитой концентрической скульптурой, × 1,5, Таманский п-ов, к северу от мыса Панагия

Фиг. 39–44. *Dreissena polymorpha* (Pall.); верхнемэотический подъярус, акманайский горизонт; 39 – № 2220/259, правая створка снаружи, × 1,5, Таманский п-ов, к северу от мыса Панагия, нижняя часть горизонта; 40 – № 2220/260, левая створка снаружи, × 1,5, Краснодарский край (материал А.А. Стеклова); 41 – № 2220/262, × 3, правая створка изнутри, Керченский п-ов, с. Заветное; 42 – № 2220/261, × 2,5, то же, там же; 43 – № 2220/263, × 3, то же, там же; 44 – № 2220/264, левая створка изнутри, × 2, Таманский п-ов, к северу от мыса Панагия (материал А.А. Стеклова)

Фиг. 45–50. *Congerina panticapaea ingulzensis* Nevesskaja, subsp. nov.; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт, Украинская ССР, левый берег р. Висунь у с. Березнеговатое; 45 – № 2220/278, × 1,5, левая створка снаружи; 46 – № 2220/279, × 1,5, то же; 47 – № 2220/280, × 1,5, правая створка снаружи; 48 – голотип № 2220/281, × 1,5, то же; 49 – № 2220/282, × 2, правая створка изнутри; 50 – № 2220/283, × 2,5, левая створка изнутри

Таблица XXI

Фиг. 1–7. *Gibbula maeotica* (Andrus.), × 5; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт; 1 – № 2220/308, вид со стороны устья, Керченский п-ов, к западу от уроч. Насырь; 2 – № 2220/309, вид со стороны, противоположной устью, там же; 3 – № 2220/310, вид сбоку, там же; 4 – № 2220/311, вид со стороны макушки, там же; 5 – № 2220/312, вид со стороны основания, там же; 6 – № 2220/313, ядро, вид со стороны макушки, п-ов Мангышлак, мыс Урдюк; 7 – № 2220/314, ядро, вид со стороны основания, там же

- Фиг. 8–10. *Theodoxus stefanescui* (Font.); верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, с.Семеновка; 8 – № 2220/315, × 3, вид со стороны, противоположной устью; 9 – № 2220/316, × 3, вид со стороны устья; 10 – № 2220/317, × 5, вид сбоку, виден бугорок, расположенный за основанием столбикового края
- Фиг. 11,12. *Theodoxus politus andrussovi* L.Iljina, subsp. nov., × 3; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов; 11– № 2220/318, вид со стороны, противоположной устью, с. Семеновка; 12 – голотип № 2220/319, вид со стороны устья, с.Заветное
- Фиг. 13–16. *Littorina praepontica* Andrus., × 4; 13 – № 2220/320, вид со стороны устья, нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов, с.Золотое; 14 – № 2220/321, вид сбоку, там же; 15 – № 2220/322, вид со стороны, противоположной устью, там же; 16 – № 2220/323, молодая форма, вид со стороны, противоположной устью, мэотис, Краснодарский край, хут.Шептальский
- Фиг. 17–20. *Hydrobia micra* Steklov, × 5; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов, пос.Аршинцево; 17 (№ 2220/324) и 18 (№ 2220/325) – вид со стороны устья; 19– № 2220/326, вид со стороны, противоположной устью; 20 – № 2220/327, вид сбоку
- Фиг. 21–29. *Hydrobia ventrosa* (Mtg.), × 5; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт; 21 (№ 2220/328) и 22 (№ 2220/329) – вид со стороны устья, Керченский п-ов, к западу от уроч.Насырь; 23 – № 2220/330, вид сбоку, там же; 24 (№ 2220/331) и 25 (№ 2220/332) – вид со стороны устья, Керченский п-ов, к востоку от мыса Красный Кут; 26 – № 2220/333, вид со стороны, противоположной устью, там же; 27 – № 2220/334, вид сбоку, там же; 28 (№ 2220/335) и 29 (№ 2220/336) – вид со стороны устья, Восточное Предкавказье, р.Гумс у сел.Ялхой-мох
- Фиг. 30–33. *Hydrobia panticapaea* Andrus., × 5; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов; 30– № 2220/337, вид со стороны устья, к востоку от уроч.Насырь; 31 – № 2220/338, вид сбоку (верхний край устья поврежден), там же; 32– № 2220/339, вид со стороны, противоположной устью, там же; 33 – № 2220/340, вид со стороны устья (край устья поврежден), пос. Аршинцево
- Фиг. 34–36. *Hydrobia striatocarinata* Andrus., × 5; нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос.Аршинцево; 34 – № 3022/360, оригинал Н.И. Андрусова (1890, табл. IV, фиг. 5): 34a – вид со стороны устья; 34b – вид со стороны, противоположной устью, 34c – вид сбоку; 35 – № 2220/341, крупный экземпляр с пупком, вид со стороны устья; 36 – № 2220/342, крупный экземпляр, вид со стороны, противоположной устью
- Фиг. 37–45. *Hydrobia ossovinarum* Andrus., × 5; Керченский п-ов; 37– № 3022/344, вид со стороны устья, нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), пос.Аршинцево, оригинал Н.И. Андрусова (1890, табл. III, фиг. 6); 38 – № 3022/343, удлиненная, высокобашенковидная форма, вид со стороны, противоположной устью, там же, оригинал Н.И. Андрусова (1890, табл. III, фиг. 5); 39–41 – укороченные, короткоконусовидные формы, там же: 39 – № 2220/343, вид со стороны устья; 40 – № 2220/344, вид со стороны, противоположной устью; 41 – № 2220/345, вид сбоку; 42 – № 2220/346, вид со стороны устья, нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт, с.Заветное; 43 – № 2220/347, вид со стороны, противоположной устью, там же; 44 – № 2220/348, укороченная форма с выпуклыми оборотами и щелевидным пупком, вид со стороны устья, нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), южный берег Чурубашского озера; 45– № 2220/349, форма, лишенная килиа, вид со стороны, противоположной устью, там же

Таблица XXII

- Фиг. 1–4. *Caspiohydrobia starobogatovi* L.Iljina, sp. nov., × 5; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов; 1 – № 2220/350, вид со стороны устья, к востоку от мыса Красный Кут; 2 – № 2220/351, вид сбоку, там же; 3 – № 2220/352, вид со стороны, противоположной устью, там же; 4 – голотип № 2220/353, крупный экземпляр, вид со стороны устья, с.Заветное

- Фиг. 5–8. *Caspiohydrobia tamanensis* L.Iljina, sp. nov., × 5; нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Таманский п-ов; 5 (голотип № 2220/354) и 6 (№ 2220/355) – вид со стороны устья, к северу от мыса Панагия; 7 – № 2220/356, вид со стороны устья, к западу от г. Тамань; 8 – № 2220/357, вид со стороны, противоположной устью, там же
- Фиг. 9–12. *Turricaspia brusinai* (Andrus.), × 5; нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 9 – № 2220/358, вид со стороны устья (край устья поврежден); 10 – № 2220/359, широкобашенковидная форма с большим последним оборотом, вид со стороны устья; 11 – № 2220/360, вид со стороны, противоположной устью; 12 – № 2220/361, стройная форма с уплощенными оборотами, вид сбоку
- Фиг. 13–16. *Turricaspia sinzowi* (Andrus.), × 5; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов; 13 – № 2220/362, вид со стороны устья (край устья поврежден), к востоку от мыса Красный Кут; 14 – № 2220/363, молодая форма с хорошо развитым килем (верхним) на ранних оборотах, вид со стороны устья, с. Заветное; 15 – № 2220/364, форма с округлым последним оборотом и слабо развитыми киями на нем, вид со стороны устья, с. Семеновка; 16 – № 2220/365, вид со стороны, противоположной устью, там же
- Фиг. 17–23. *Turricaspia carinata* (Andrus.); 17 (№ 2220/366) и 18 (№ 2220/367), × 5 – изменчивость скульптуры, размеров и формы раковины, вид со стороны устья, нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 19 – № 2220/368, × 5, вид со стороны, противоположной устью, там же; 20 – № 2220/369, × 5, вид со стороны устья, там же; 21 – № 2220/370, × 10, обломок верхней части раковины, нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов, с. Заветное; 22 – № 2220/371, × 5, вид со стороны устья, нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), р. Сулак у аула Бовтугай; 23 – № 2220/372, × 5, вид со стороны, противоположной устью, там же
- Фиг. 24. *Turricaspia bosporana* (Andrus.); № 2220/373, × 5, вид со стороны устья, нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево
- Фиг. 25, 26. *Turricaspia turritissima* (Andrus.), × 5; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 25 – № 2220/374, обломок нижней части раковины; 26 – № 2220/375, поврежденная раковина, вид со стороны устья
- Фиг. 27–34. *Turricaspia aberrans* (Andrus.), × 5; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 27 – № 2220/376, вид со стороны устья; 28 – № 2220/377, вид со стороны, противоположной устью; 29 – № 2220/378, молодая форма с хорошо развитым килем на последних оборотах, вид со стороны устья; 30 (№ 2220/379), 31 (№ 2220/380) и 32 (№ 2220/381) – изменчивость формы раковины, высоты и килеватости последнего оборота, вид со стороны устья; 33 – № 2220/382, вид сбоку; 34 – № 2220/383, вид со стороны, противоположной устью
- Фиг. 35–37. *Emmericia? maetica* L.Iljina, sp. nov., × 5; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 35 – № 2220/384, вид со стороны устья; 36 – голотип № 2220/385, вид сбоку; 37 – № 2220/386, вид со стороны, противоположной устью
- Фиг. 38–41. *Pseudamnicola (Staja) pseudovariabilis* (Sinz.), × 5; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, с. Семеновка; 38 (№ 2220/387) и 39 (№ 2220/388) – изменчивость формы раковины, выпуклости оборотов, высоты завитка и устья, вид со стороны устья; 40 – № 2220/389, вид со стороны, противоположной устью; 41 – № 2220/390, вид сбоку
- Фиг. 42–48. *Pseudamnicola (Staja) striata* (Andrus.), × 5; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта); 42 – № 2220/391, вид со стороны устья, Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 43 – № 2220/392, вид со стороны, противоположной устью, там же; 44 (№ 2220/393), 45 (№ 2220/394) и 46 (№ 2220/395) – изменчивость формы раковины, высоты завитка и размеров пупка, вид со стороны устья, Керченский п-ов, с. Каменское; 47 – № 2220/396, крупный экземпляр, вид сбоку, там же; 48 – № 2220/397, поврежденная раковина, вид со стороны устья, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи

Фиг. 49. *Maeotidia bucculenta* Andrus.; № 2220/398, × 5, вид со стороны устья (край устья поврежден), верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево

Таблица XXIII

- Фиг. 1–4. *Pseudamnicola (Staja) maeotica* L.Илжина, sp. nov., × 5; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов; 1 – голотип № 2220/399, вид со стороны устья, с. Семеновка; 2 – № 2220/400, то же, там же; 3 – № 2220/401, вид со стороны, противоположной устью, там же; 4 – № 2220/402, вид сбоку, там же
- Фиг. 5–7. *Pseudamnicola (Andrussoviella) atava* (Andrus.), × 5; верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 5 (№ 2220/403) и 6 (№ 2220/404) – вид со стороны устья; 7 – № 2220/405, вид сбоку
- Фиг. 8–13. *Pseudamnicola (Barassia) margaritaeformis* (Andrus.), × 5; нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 8 – № 2220/406, форма, лишенная килей, вид со стороны устья; 9 – № 2220/407, форма со слабо развитыми киллями на последнем обороте, вид со стороны устья; 10 – № 2220/408, форма с отчетливыми, одинаково развитыми киллями на последнем обороте, вид со стороны устья; 11 – № 2220/409, вид со стороны, противоположной устью; 12 – № 2220/410, форма с одним (верхним) отчетливым килем на последнем обороте, вид сбоку; 13 – № 2220/411, форма с едва развитым верхним килем, заметным на предпоследнем обороте, вид сбоку
- Фиг. 14, 15. *Pseudamnicola (Barassia) pagodaeformis* (Andrus.), × 5; нижняя часть верхнемэотического подъяруса, Керченский п-ов, южный берег Чурубашского озера; 14 – № 2220/412, вид со стороны устья; 15 – № 2220/413, вид со стороны, противоположной устью
- Фиг. 16. *Pseudamnicola (Barassia) pagoda* (Neum.), № 2220/414, × 5, вид со стороны устья, дакийские отложения Румынии (материал Н.И. Андрусова)
- Фиг. 17–21. *Pseudamnicola (Barassia) purpurina* (Andrus.), × 5; 17 – № 2220/415, форма с едва намечающимся вторым (нижним) килем на последнем обороте, вид со стороны устья, нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 18 – № 2220/416, форма с более заметным нижним килем на последнем обороте, вид со стороны устья, там же; 19 – № 2220/417, форма с двумя киллями на предпоследнем и последнем оборотах, вид со стороны, противоположной устью, там же; 20 – № 2220/418, форма с одним (верхним) килем и высоким последним оборотом, верхняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), там же; 21 – № 2220/419, вид со стороны, обратной устью, там же
- Фиг. 22–24. *Pseudamnicola (Barassia) herchensis* L.Илжина, sp. nov., × 5; нижняя часть верхнемэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 22 – голотип № 2220/420, вид со стороны устья; 23 (№ 2220/421) и 24 (№ 2220/422) – изменчивость формы раковины и высоты завитка, вид со стороны, противоположной устью
- Фиг. 25–29. *Rissoa ventricosa* Desm., × 5; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт; 25 – № 2220/285, вид со стороны устья, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 1); 26 – № 2220/423, мелкая форма с мозолевидными утолщениями в устье, вид со стороны устья, там же; 27 – № 2220/424, вид со стороны устья, Краснодарский край, р. Апчас у пос. Кутаис; 28 – № 2220/287, вид сбоку, видна утолщенная наружная губа, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 3); 29 – № 2220/286, вид со стороны, противоположной устью, там же, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 2)
- Фиг. 30–33. *Rissoa subangulata* (Andrus.), × 5; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт; 30 (№ 2220/425) и 31 (№ 2220/426) – вид со стороны устья, Азербайджанская ССР, к востоку от сел. Маразы; 32 – № 2220/427, форма, лишенная осевой ребристости, вид со стороны устья, Грузия, р. Галидзга у сел. Геджири; 33 – № 2220/428, форма со слабо развитой осевой ребристостью, вид со стороны, противоположной устью, там же

Фиг. 34–56. *Rissoa subinflata* (Andrus.), × 5; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 34 (№ 2220/429) и 35 (№ 2220/430) – крупные, хорошо скульптурированные формы, вид со стороны устья, Азербайджанская ССР, к востоку от сел. Маразы; 36 – № 2220/431, вид со стороны, противоположной устью, там же; 37 (№ 2220/432), 38 (№ 2220/433) и 39 (№ 2220/434) – изменчивость формы и скульптуры раковин из одной выборки, вид со стороны устья, Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 40 – № 2220/435, вид со стороны, противоположной устью, там же; 41 – № 2220/436, экземпляр с уплощенной губой, вид сбоку, там же; 42 (№ 2220/437), 43 (№ 2220/438), 44 (№ 2220/439), 45 (№ 2220/440) и 46 (№ 2220/441) – изменчивость формы и скульптуры раковин из одной выборки, вид со стороны устья, там же; 47 (№ 2220/442) и 48 (№ 2220/443) – экземпляры, почти или полностью лишенные скульптуры, вид со стороны устья, Краснодарский край, хут. Шептальский; 49 (№ 2220/444), 50 (№ 2220/445), 51 (№ 2220/446), 52 (№ 2220/447) и 53 (№ 2220/448) – изменчивость формы и скульптуры раковины, Грузия, р.Галидзга у сел. Гупи; 54 (№ 2220/449) и 55 (№ 2220/450) – то же, Грузия, р.Галидзга у сел. Геджжи; 56 – № 2220/451, ядро, вид со стороны устья, п-ов Мангышлак, мыс Урдюк

Таблица XXIV

- Фиг. 1–6. *Alvania pseudalvania pseudalvania* (Andrus.), × 5; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов; 1 (№ 2220/452) и 2 (№ 2220/453) – изменчивость формы и скульптуры раковин из одной выборки, вид со стороны устья, с. Золотое; 3 – № 2220/454, стройная форма, вид со стороны устья, к западу от уроч. Насыр; 4 – № 2220/454, вид со стороны, противоположной устью, там же; 5 – № 2220/455, вид сбоку, виден профиль наружной губы с выемкой наверху, там же; 6 – № 2220/456, форма с уплощенной наружной губой, вид сбоку, там же
- Фиг. 7–10. *Alvania pseudalvania raricostata* L.Iljina, subsp. nov., × 5; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Грузия, окрестности сел. Вакэ (одна выборка); 7 – № 2220/457, мелкая форма с частыми аксиальными ребрами, близкая к типовому подвиду; 8 (голотип № 2220/458) и 9 (№ 2220/459) – изменчивость формы раковины, вид со стороны устья; 10 – № 2220/579, вид со стороны, противоположной устью
- Фиг. 11–13. *Alvania montagui* Рауг., × 5; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи; 11 – № 2220/288, вид со стороны устья, оригинал Л.Б. Ильиной "*Alvania ex gr. montagui*" (1972а, табл. I, фиг. 4); 12 – № 2220/289, вид со стороны, противоположной устью, оригинал Л.Б. Ильиной "*Alvania ex gr. montagui*" (1972а, табл. I, фиг. 5); 13 – № 2220/290, вид сбоку, оригинал Л.Б. Ильиной "*Alvania ex gr. montagui*" (1972а, табл. I, фиг. 6)
- Фиг. 14–19. *Mohrensternia nasyrica* L.Iljina, sp. nov., × 7; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов; 14 (голотип № 2220/460) и 15 (№ 2220/461) – изменчивость формы раковины и высоты завитка, вид со стороны устья, уроч. Насыр; 16 – № 2220/462, вид со стороны, противоположной устью, там же; 17 – № 2220/463, вид сбоку (край устья поврежден), там же; 18 – № 2220/464, форма с угловатыми оборотами, вид со стороны устья, с. Золотое; 19 – № 2220/465, сглаженная форма, вид со стороны устья, там же
- Фиг. 20. *Mohrensternia multicostata multicostata* (Seneš); № 2220/466, × 7, нижнесарматский подъярус, с. Залесцы (материал Н.П. Парамоновой)
- Фиг. 21–24. *Mohrensternia multicostata kerchensis* L.Iljina, subsp. nov., × 7; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 21 (голотип № 2220/467), 22 (№ 2220/468) и 23 (№ 2220/469) – изменчивость скульптуры, вид со стороны устья; 24 – № 2220/470, вид со стороны, противоположной устью
- Фиг. 25–28. *Mohrensternia acuta* L.Iljina, sp. nov., × 5; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов, пос. Аршинцево; 25 (голотип № 2220/471) и 26 (№ 2220/472) – изменчивость скульптуры, вид со стороны устья; 27 – № 2220/473, вид сбоку, наружная губа с глубокой выемкой наверху; 28 – № 2220/474, вид со стороны, противоположной устью
- Фиг. 29–32. *Mohrensternia carinata* Andrus., × 7; 29 – № 2220/475, вид со стороны устья, нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов, пос.

Аршинцево; 30 – № 2220/476, вид со стороны, противоположной устью, там же; 31 – № 2220/477, вид сбоку, там же; 32 – № 2220/478, вид со стороны устья, мэотис, Краснодарский край, хут. Шептальский

- Фиг. 33–37. *Putilla* sp., × 7; 33–35 – нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов: 33 – № 2220/479, вид со стороны устья, к западу от уроч. Насырь; 34 – № 2220/480, то же, к востоку от уроч. Насырь; 35 – № 2220/481, вид со стороны, противоположной устью, там же; 36 – № 2220/482 и 37 – № 2220/483 – вид со стороны устья, соврем., пляж Средиземного моря к западу от г. Александрия (сборы И.С. Евгеновой)
- Фиг. 38–40. *Omalogyra atomus* (Phil.), × 10; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов, к востоку от уроч. Насырь; 38 – № 2220/484, вид со стороны устья; 39 – № 2220/485, вид сверху; 40 – № 2220/486, вид со стороны основания
- Фиг. 41–43. *Skeneopsis planorbis* (Fabr.), × 10; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 41 – № 2220/487, вид со стороны устья, Краснодарский край, р. Апчас у пос. Кутаис; 42 – № 2220/488, вид сверху, Керченский п-ов, к востоку от уроч. Насырь; 43 – № 2220/489, вид со стороны основания, там же
- Фиг. 44–46. *Tornus* aff. *orthezensis* Cossm. et Peyr., × 7; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи; 44 – № 2220/305, вид со стороны устья, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 21); 45 – № 2220/306, вид сверху, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 22); 46 – № 2220/307, вид со стороны основания, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 23)

Таблица XXV

- Фиг. 1. *Rissoa subinflata* (Andrus.); № 2220/490, × 10; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов, пос. Аршинцево
- Фиг. 2–10. *Coelacanthia quadrispinosa* Andrus., × 10; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 2–5 – раковины из одной выборки, Керченский п-ов, пос. Аршинцево (материал Н.И. Андрусова): 2 – № 2220/491, своеобразная переходная форма, сочетающая признаки *Rissoa subinflata* (осевые ребра на одном из верхних оборотов, бугорковидный выступ на периферии последнего оборота, спиральные струйки) и новые признаки – полые шипы (на данном экземпляре они обломаны, видны только их основания в виде дуговидных чешуй), вид со стороны устья; 3 – № 2220/492, форма со спиральной струйчатостью и шипами (шипы обломаны, видны только их основания); 4 – № 2220/493, форма со спиральной струйчатостью и шипами, вид со стороны, противоположной устью; 5 – № 2220/494, форма с обломанными шипами, почти полностью лишенная спиральной струйчатости, вид со стороны, противоположной устью; 6 – № 2220/495, гладкая, тонкостенная форма с обломанными шипами, вид со стороны устья, Краснодарский край, г. Крымск; 7 – № 2220/496, то же, вид со стороны, противоположной устью, там же; 8 – № 2220/497, обломок верхней части раковины, там же; 9 – № 2220/498, обломок нижней части раковины, там же; 10 – № 2220/499, поврежденная раковина, там же
- Фиг. 11–18. *Bittium reticulatum* (Costa), × 5; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 11 (№ 2220/291) и 12 (№ 2220/500) – изменчивость размеров, формы и скульптуры раковины, вид со стороны устья, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи (11 – оригинал Л.Б. Ильиной, 1972а, табл. I, фиг. 7); 13 (№ 2220/292) и 14 (№ 2220/501) – то же, вид со стороны, противоположной устью, там же (13 – оригинал Л.Б. Ильиной, 1972а, табл. I, фиг. 8); 15 (№ 2220/502) и 16 (№ 2220/503) – вид со стороны устья, Краснодарский край, р. Пшиш у хут. Эриванского (материал А.А. Стеклова); 17 – № 2220/504, вид со стороны устья, Керченский п-ов, к западу от порта Крым; 18 – № 2220/505, вид сбоку, там же
- Фиг. 19–26. *Bittium acutum* Osaul., × 5; 19 – № 2220/506, крупный экземпляр, вид со стороны устья, нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Азербайджанская ССР, к востоку от сел. Маразы; 20 – № 2220/507, форма со слабо развитой осевой ребристостью, вид со стороны устья, нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Украинская ССР, балка Белая Криница у хут. Новороссийского; 21 – № 2220/508, вид со стороны, противоположной устью, там же; 22 – № 2220/509, вид сбоку, там же; 23 (№ 2220/510) и 24 (№ 2220/511) –

вид со стороны устья, мэотис, Краснодарский край, хут. Шептальский; 25 (№ 2220/512) и 26 (№ 2220/513) – ядра, изменчивость размеров и формы раковины, вид со стороны устья, нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт, п-ов Мангьшлак, мыс Урдюк

Таблица XXVI

- Фиг. 1–6. *Cerithium comperei comperei* Orb., × 2,5; 1–3 – среднесарматский подъярус, г. Кишинев (материал Г.С. Пламадялы): 1 – № 2220/514, вид со стороны устья; 2 – № 2220/515, вид со стороны, противоположной устью; 3 – № 2220/516, вид сбоку; 4 (№ 2220/517) и 5 (№ 2220/518) – вид со стороны устья, нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт, Азербайджанская ССР, к югу от пос. Дженги; 6 – № 2220/519, вид сбоку, там же
- Фиг. 7–16. *Cerithium comperei maeoticum* Karlov, × 2,5, нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов; 7 (№ 2220/520), 8 (№ 2220/521) и 9 (№ 2220/522) – формы, переходные от типового подвида, изменчивость формы раковины и характера скульптуры, вид со стороны устья, к западу от уроч. Насырь; 10 – № 2220/523, стройная удлиненная форма, вид со стороны устья, там же; 11 – № 2220/524, форма с сильно скошенным сифональным каналом, вид со стороны устья, там же; 12 – № 2220/525, укороченная форма с сильно скошенным сифональным каналом, к востоку от с. Каменское; 13 – № 2220/526, вид со стороны, противоположной устью, с. Золотое; 14 – № 2220/527 и 15 – № 2220/528 – изменчивость формы раковины и высоты устья, вид сбоку, там же; 16 – № 2220/529, форма с большой выпуклостью спинной стороны и сильно приподнятым швом в приустьевой части, с. Каменское
- Фиг. 17–24. *Cerithium comperei melanieforme* Karlov, × 2,5; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт; 17 – № 2220/530, крупный экземпляр, вид со стороны устья, Керченский п-ов, к востоку от с. Каменское; 18 – № 2220/531, вид сбоку, Керченский п-ов, к западу от уроч. Насырь; 19 (№ 2220/532), 20 (№ 2220/533) и 21 (№ 2220/534) – изменчивость скульптуры, вид со стороны устья, Украинская ССР, скважина № 7 у пос. Свободный порт, гл. 62–62,5 м (материал П.В. Федорова); 22 – № 2220/535, вид сбоку, там же; 23 – № 2220/536, вид со стороны, противоположной устью, там же; 24 – № 2220/537, вид со стороны устья, Восточное Предкавказье, р. Гумс у сел. Ялхой–Мокх

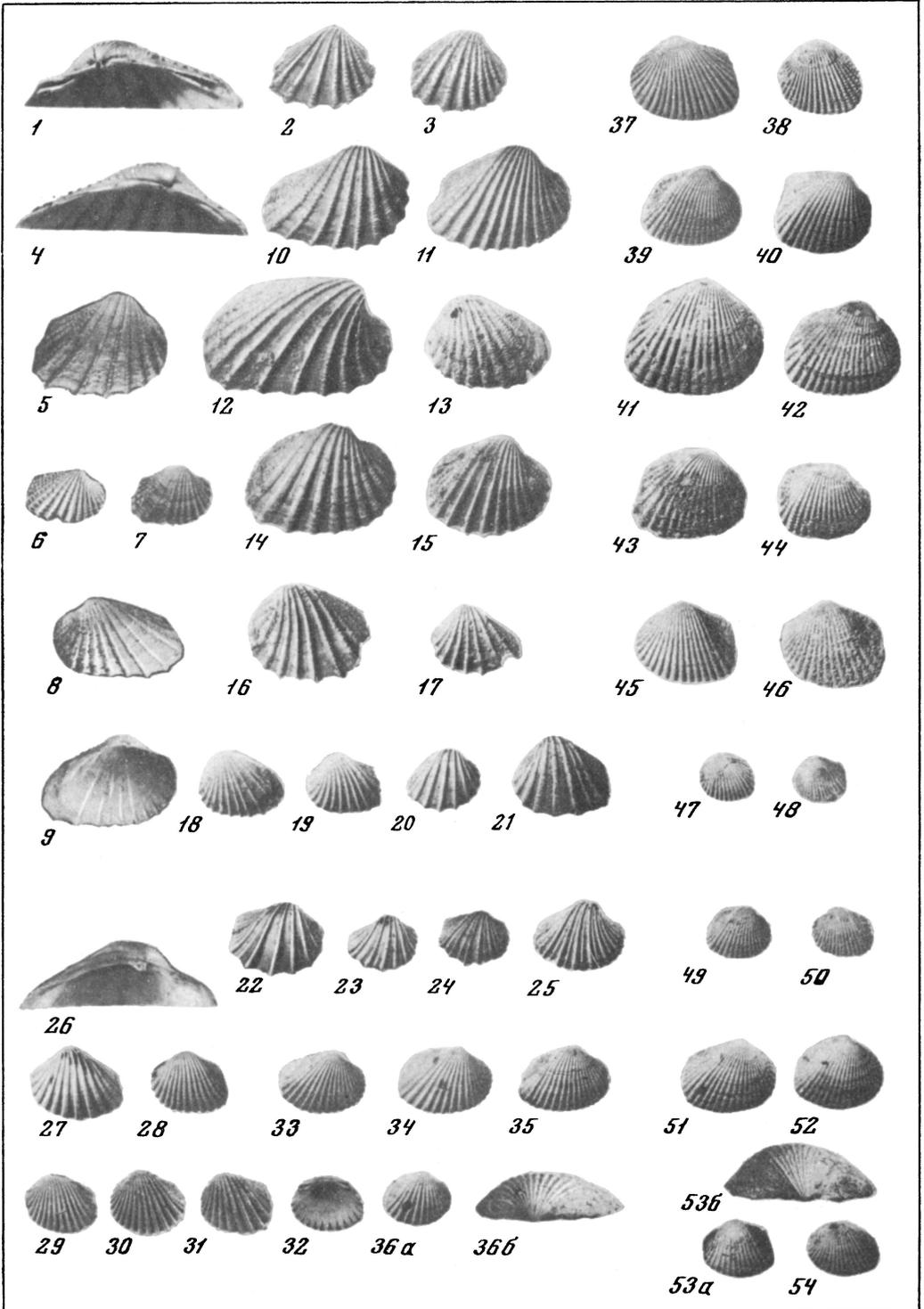
Таблица XXVII

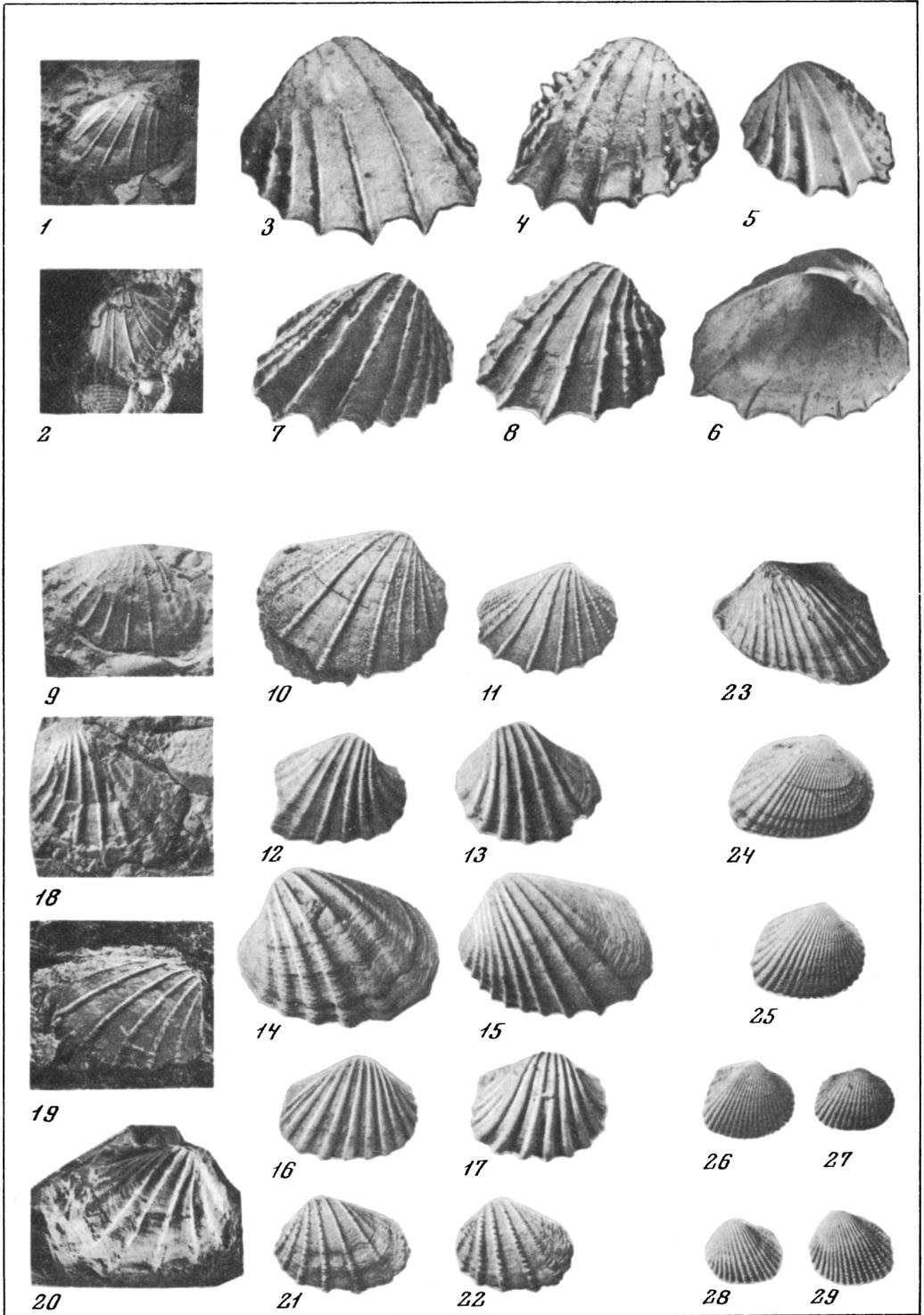
- Фиг. 1–6. *Cerithium striatulum* Karlov, × 2,5; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт; 1 (№ 2220/538) и 2 (№ 2220/539) – вид со стороны устья, Украинская ССР, балка Белая Криница у хут. Новороссийского; 3 – № 2220/540, вид со стороны, противоположной устью, там же; 4 – № 2220/541, вид со стороны устья, Керченский п-ов, к востоку от уроч. Насырь; 5 – № 2220/542, вид со стороны устья, Украинская ССР, скважина № 7 у пос. Свободный порт, гл. 62–62,5 м (материал П.В. Федорова); 6 – № 2220/543, вид сбоку, там же
- Фиг. 7, 8. *Pirenella disjuncta disjuncta* (Sow.), × 2,5; среднесарматский подъярус, Молдавская ССР, с. Требужоры (материал Г.С. Пламадялы); 7 (№ 2220/544) и 8 (№ 2220/545) – изменчивость скульптуры, вид со стороны устья
- Фиг. 9–17. *Pirenella disjuncta disjunctoides* (Sinz.), × 2,5; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт; 9–12 – морфа *a*, Керченский п-ов: 9 (№ 2220/546) и 10 (№ 2220/547) – изменчивость скульптуры (числа рядов бугорков), вид со стороны устья, к востоку от уроч. Насырь; 11 – № 2220/548, вид сбоку, там же; 12 – № 2220/549, мелкая форма, вид со стороны устья, с. Заводское; 13–17 – морфа *β*: 13 – № 2220/550, слабо скульптурированная форма, вид со стороны устья, г. Берислав; 14 – № 2220/551, слабо скульптурированная форма, вид со стороны, противоположной устью, Восточное Предкавказье, р. Гумс между сел. Ялхой–Мокх и Акинчу–барзой; 15 – № 2220/552, форма, почти полностью лишенная осевой скульптуры (поврежденная раковина), там же; 16 – № 2220/553, мелкая, сглаженная форма, вид со стороны устья (край устья поврежден), Восточное Предкавказье, р. Аксай у сел. Мескеты; 17 – № 2220/554, сглаженная форма (раковина повреждена), Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи
- Фиг. 18–22. *Pirenella galidzgensis* L. Iljina, sp. nov., × 2,5; нижнемэотический подъярус, багеровский горизонт; 18 – голотип № 2220/293, вид со стороны устья

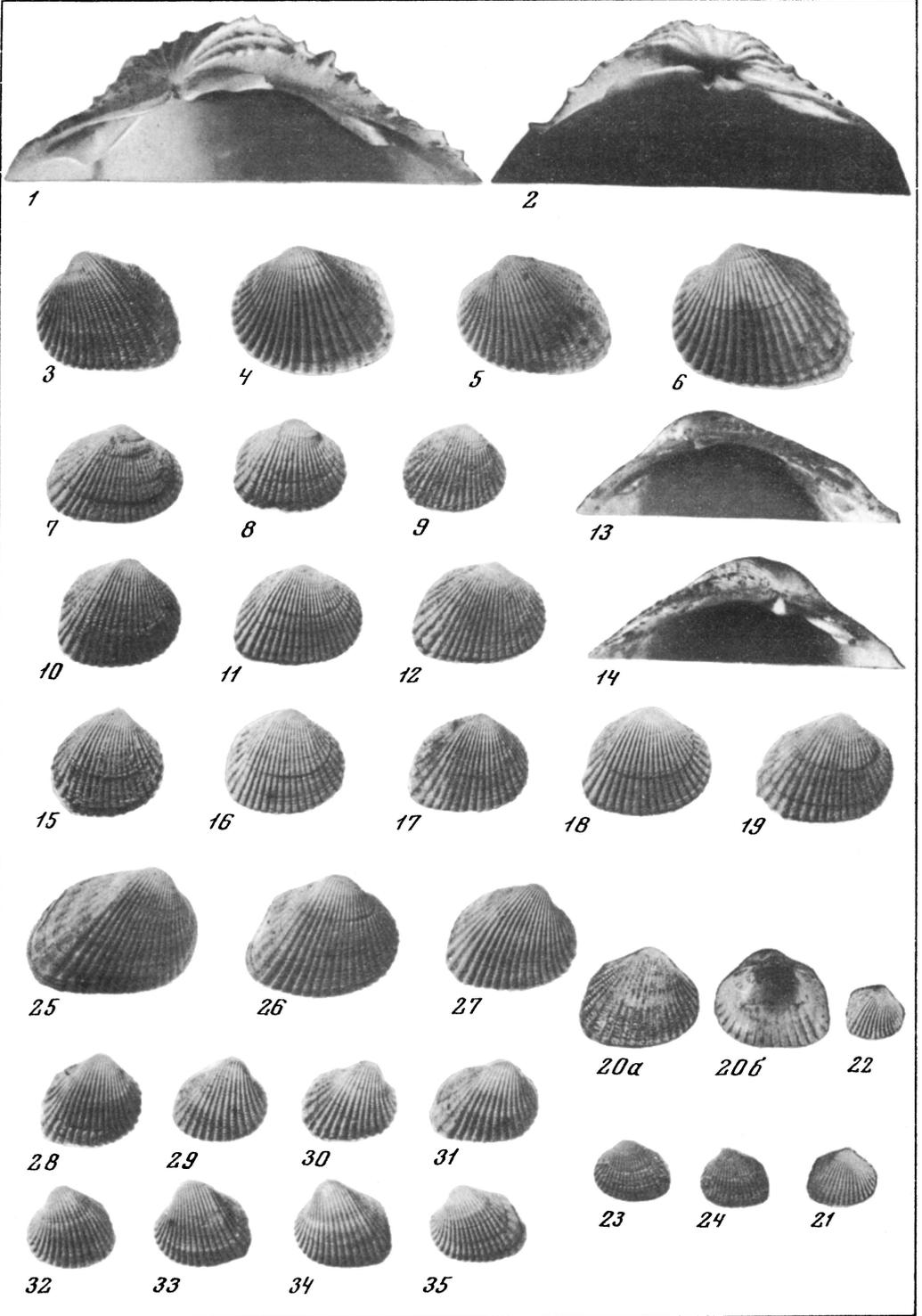
(край устья поврежден), Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи, оригинал Л.Б. Ильиной "*Pirenella* sp." (1972а, табл. I, фиг. 9); 19 - № 2220/294, вид со стороны, противоположной устью, там же, оригинал Л.Б. Ильиной "*Pirenella* sp." (1972а, табл. I, фиг. 10); 20 (№ 2220/295) и 21 (№ 2220/555) - продольный разрез, на котором видна овальная форма сечения оборотов, там же (20 - оригинал Л.Б. Ильиной "*Pirenella* sp.", 1972а, табл. I, фиг. 11); 22 - № 2220/556, вид со стороны устья (край устья поврежден), Краснодарский край, р. Цие

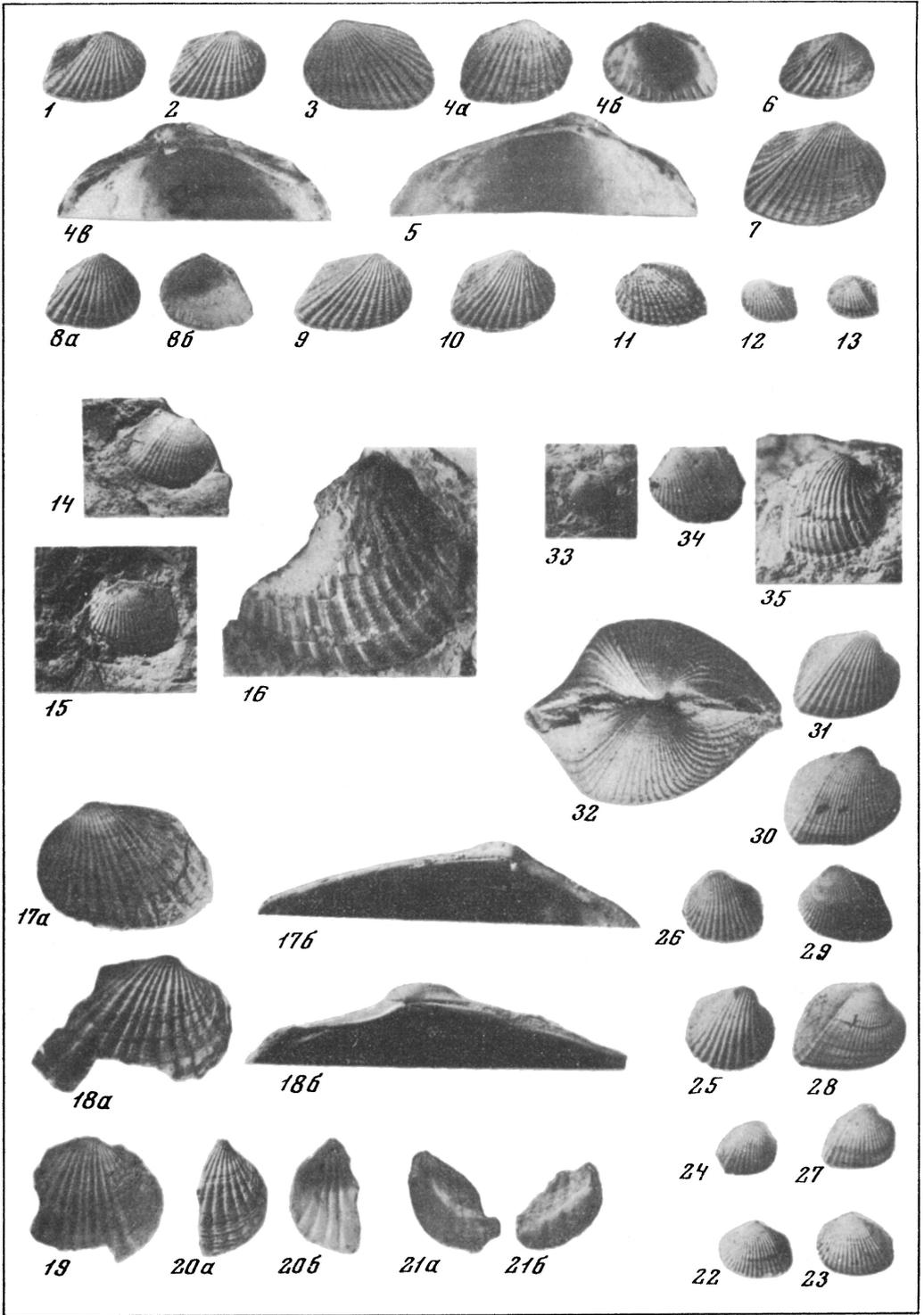
Таблица XXVIII

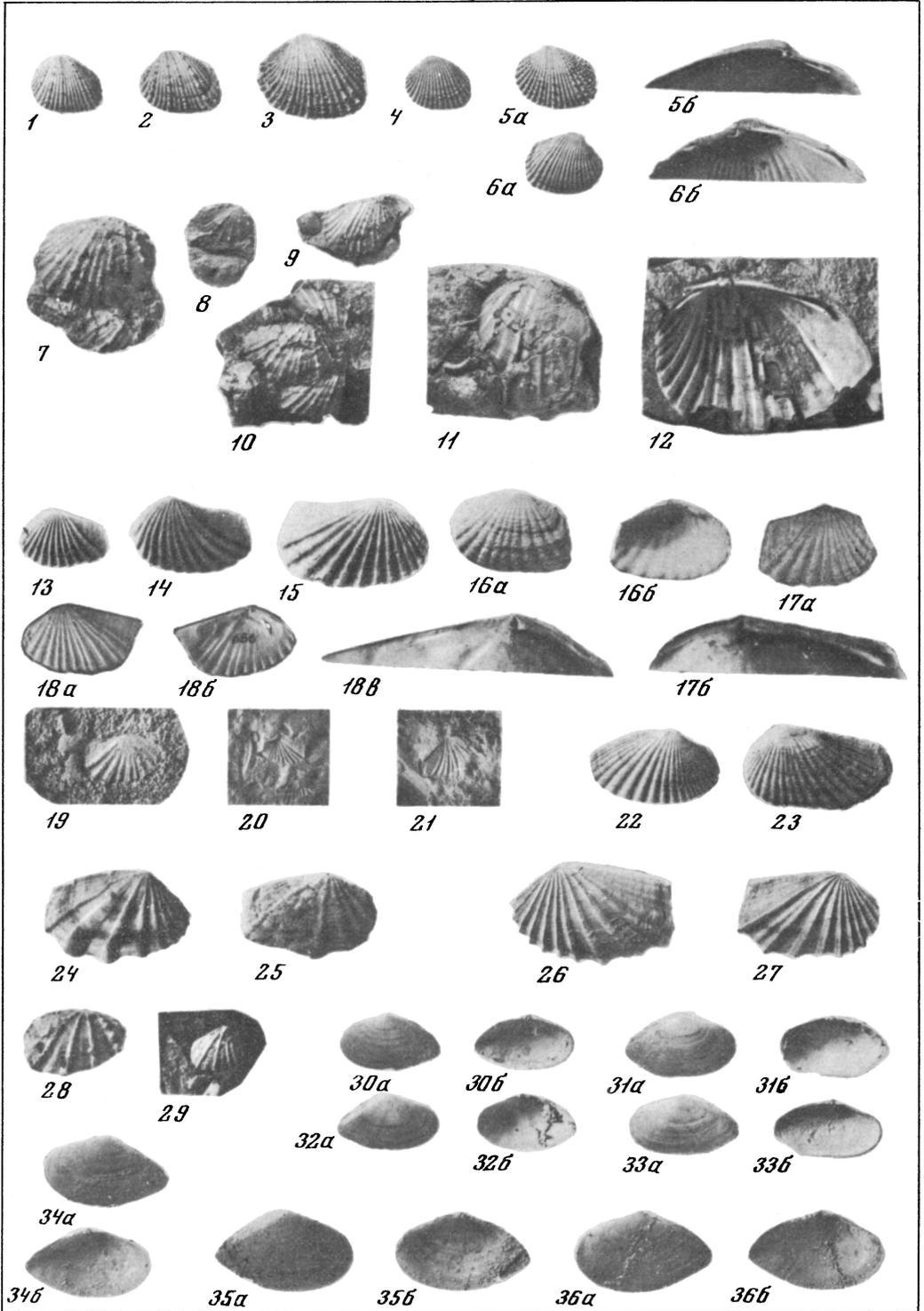
- Фиг. 1-3. *Nassarius retowskii* (Andrus.), × 4; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи; 1 - № 2220/298, вид со стороны устья, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 14); 2 - № 2220/299, укороченная форма с зубчатостью на внутренней стороне наружной губы, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 15); 3 - № 2220/300, вид сбоку, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 16)
- Фиг. 4,5. *Sphaeronassa mutabilis andrussowi* (David.), × 3; верхнеэотический подъярус, акманайский горизонт, Керченский п-ов, с. Заветное; 4 - № 2220/557; 4а - вид со стороны устья, 4б - вид со стороны, противоположной устью; 5 - № 2220/558, вид сбоку
- Фиг. 6-9. *Gibberula philippii* (Monterst.), × 5; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи; 6 - № 2220/303; 6а - вид со стороны устья, 6б - вид сбоку; 7 - № 2220/304, вид со стороны, противоположной устью; 8 - № 2220/559, вид сбоку; 9 - № 2220/560, вид со стороны устья
- Фиг. 10,11. *Polinices catena helicina* (Broc.), × 4; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи; 10 - № 2220/296, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 12); 10а - вид со стороны устья, 10б - вид со стороны, противоположной устью; 11 - № 2220/297, вид сбоку, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 13)
- Фиг. 12-15. *Odostomia pallida minima* L. Iljina, × 10; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 12 - голотип № 2220/301, вид со стороны устья, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи, оригинал Л.Б. Ильиной (1972а, табл. I, фиг. 17); 13 - № 2220/561, вид со стороны устья, там же; 14 - № 2220/562, вид со стороны устья, Керченский п-ов, к западу от уроч. Насырь; 15 - № 2220/563, вид сбоку, там же
- Фиг. 16-18. *Odostomia insculpta* (Mtg.), × 10; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов; 16 - № 2220/564 и 17 - № 2220/565 - вид со стороны устья, к западу от уроч. Насырь; 18 - № 2220/566, вид сбоку, с. Золотое
- Фиг. 19,20. *Chrysallida interstincta* (Mtg.), × 10; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Керченский п-ов, с. Заводское; 19 - № 2220/567, вид со стороны устья; 20 - № 2220/568, вид со стороны, противоположной устью
- Фиг. 21. *Eulimella parvula* Bajaz.; № 2220/302, × 15; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Грузия, р. Галидзга у сел. Гупи, оригинал Л.Б. Ильиной "*Eulimella* sp." (1972а, табл. I, фиг. 18)
- Фиг. 22-24. *Acteocina lajonkaireana* Bast.; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт; 22 - № 2220/569, × 5, ядро, вид со стороны устья, п-ов Мангышлак, мыс Урдюк; 23 - № 2220/570, × 5, ядро, вид со стороны, противоположной устью, там же; 24 - № 2220/571, вид со стороны устья, край устья поврежден, Керченский п-ов, с. Семеновка
- Фиг. 25-27. *Valvata* sp., × 5; верхняя часть верхнеэотического подъяруса (акманайского горизонта), Керченский п-ов, с. Каменское; 25 - № 2220/572, вид со стороны устья; 26 - № 2220/573, вид со стороны, противоположной устью; 27 - № 2220/574, вид со стороны основания
- Фиг. 28. *Gyraulus* sp., № 2220/575, × 5; нижнеэотический подъярус, багеровский горизонт, Украинская ССР, с. Нов. Богдановка; 28а - вид сверху, 28б - вид со стороны основания
- Фиг. 29-31. *Mohrensternia gupii* L. Iljina, sp. nov., × 7; верхнеэотический подъярус, акманайский горизонт; 29 - голотип № 2220/576, вид со стороны устья, Грузия, первый приток р. Галидзги ниже впадения р. Геджири у сел. Гупи; 30 - № 2220/577, вид со стороны, противоположной устью, там же; 31 - № 2220/578, вид со стороны устья, Керченский п-ов, мыс Красный Кут

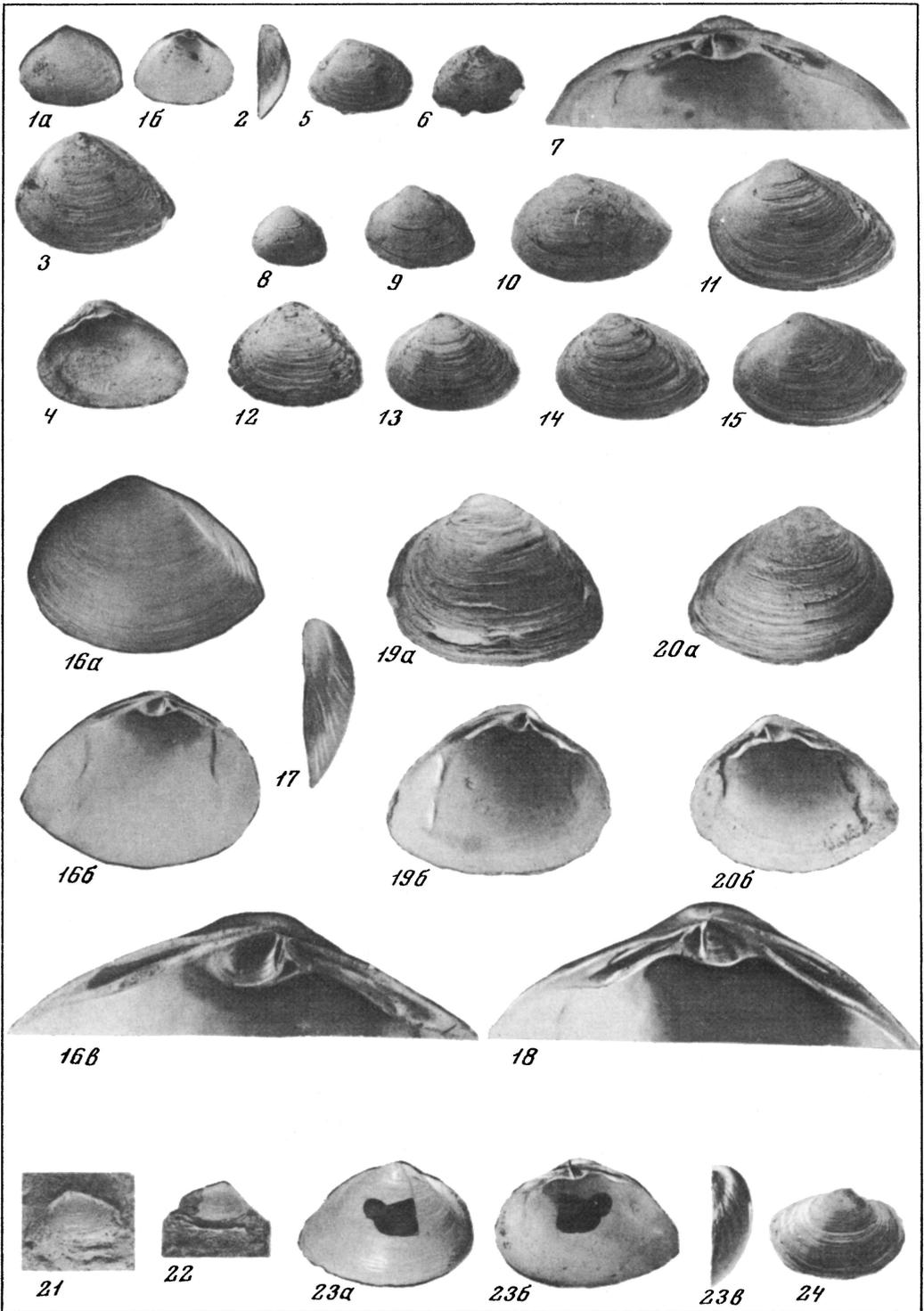


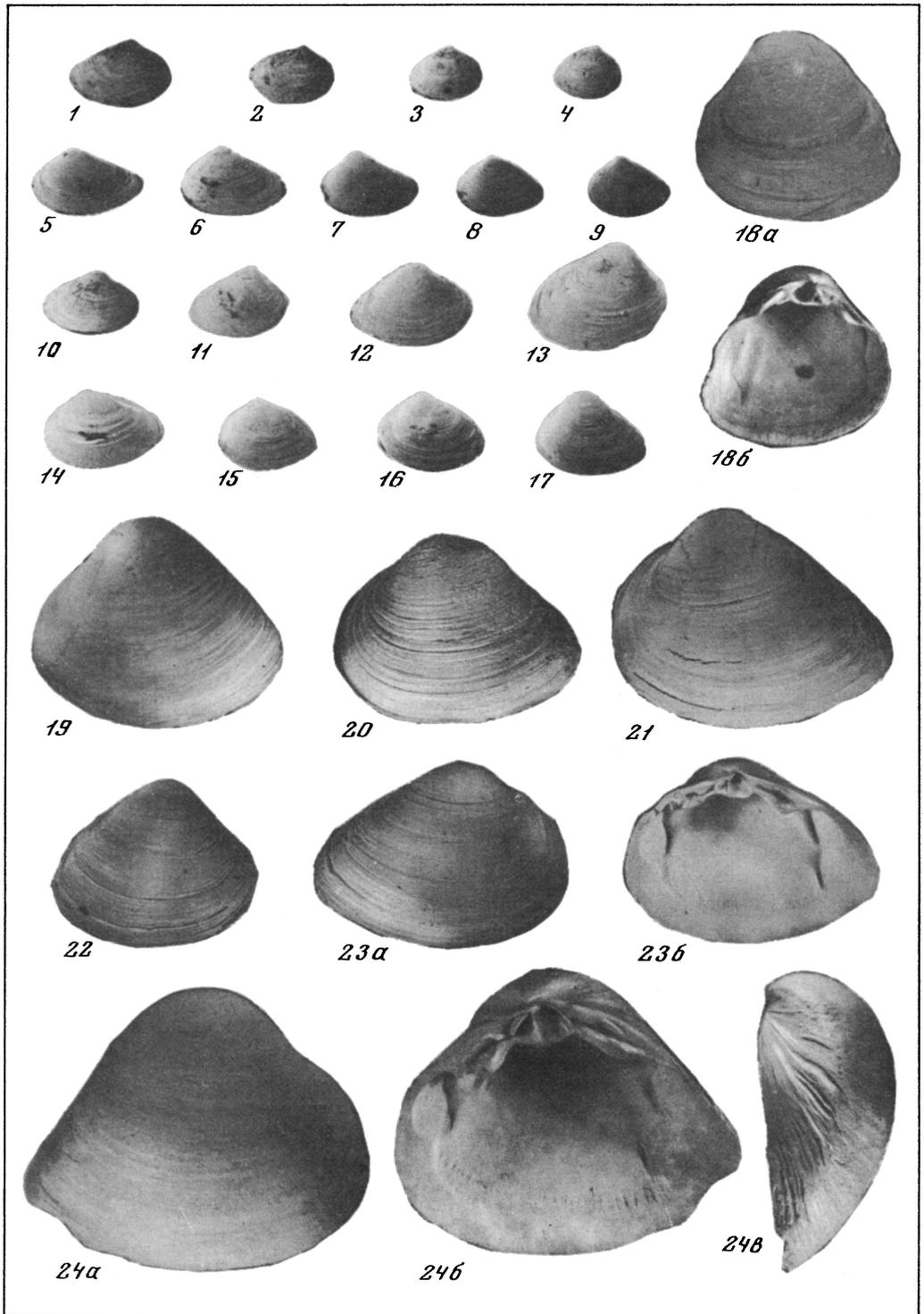


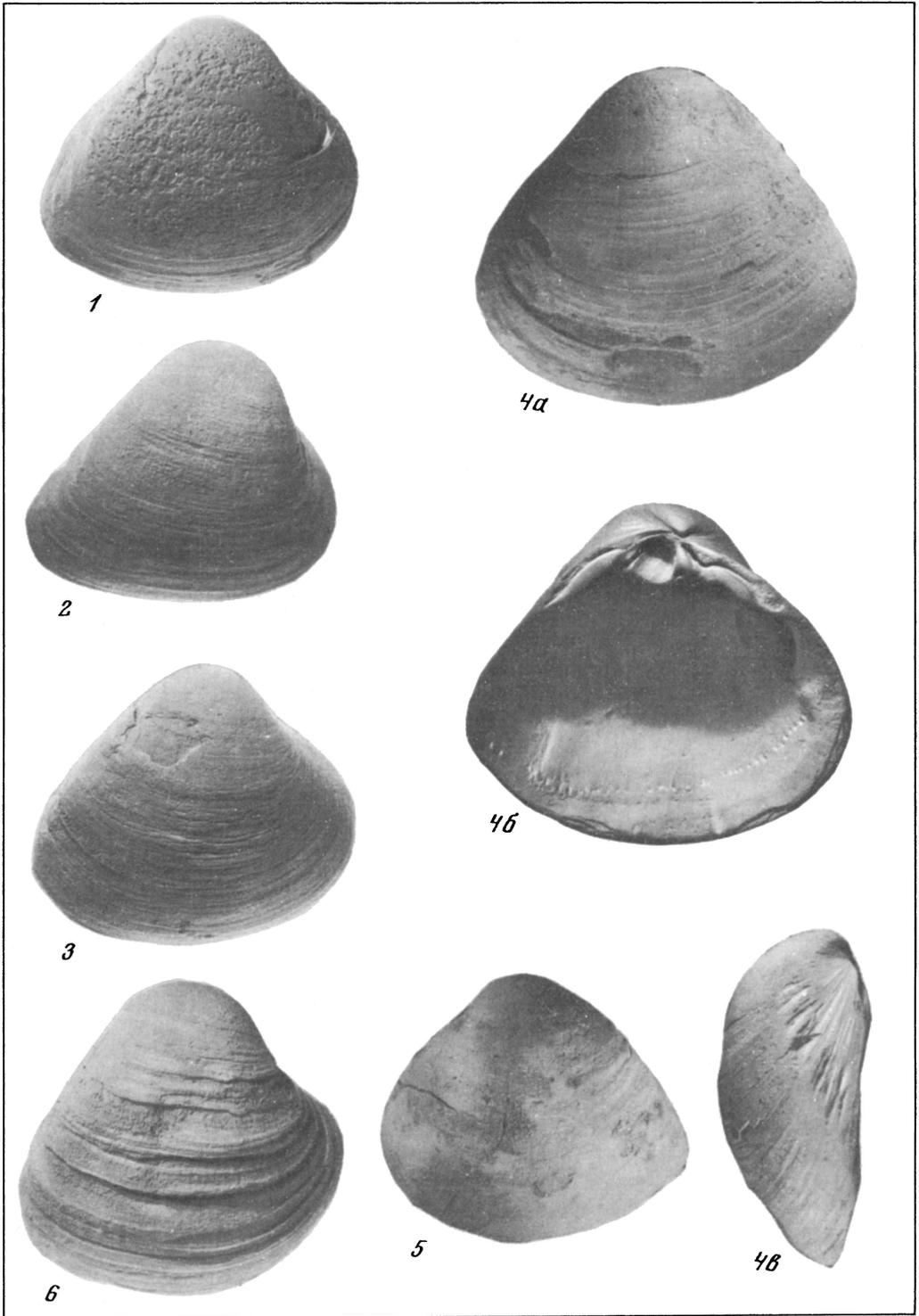


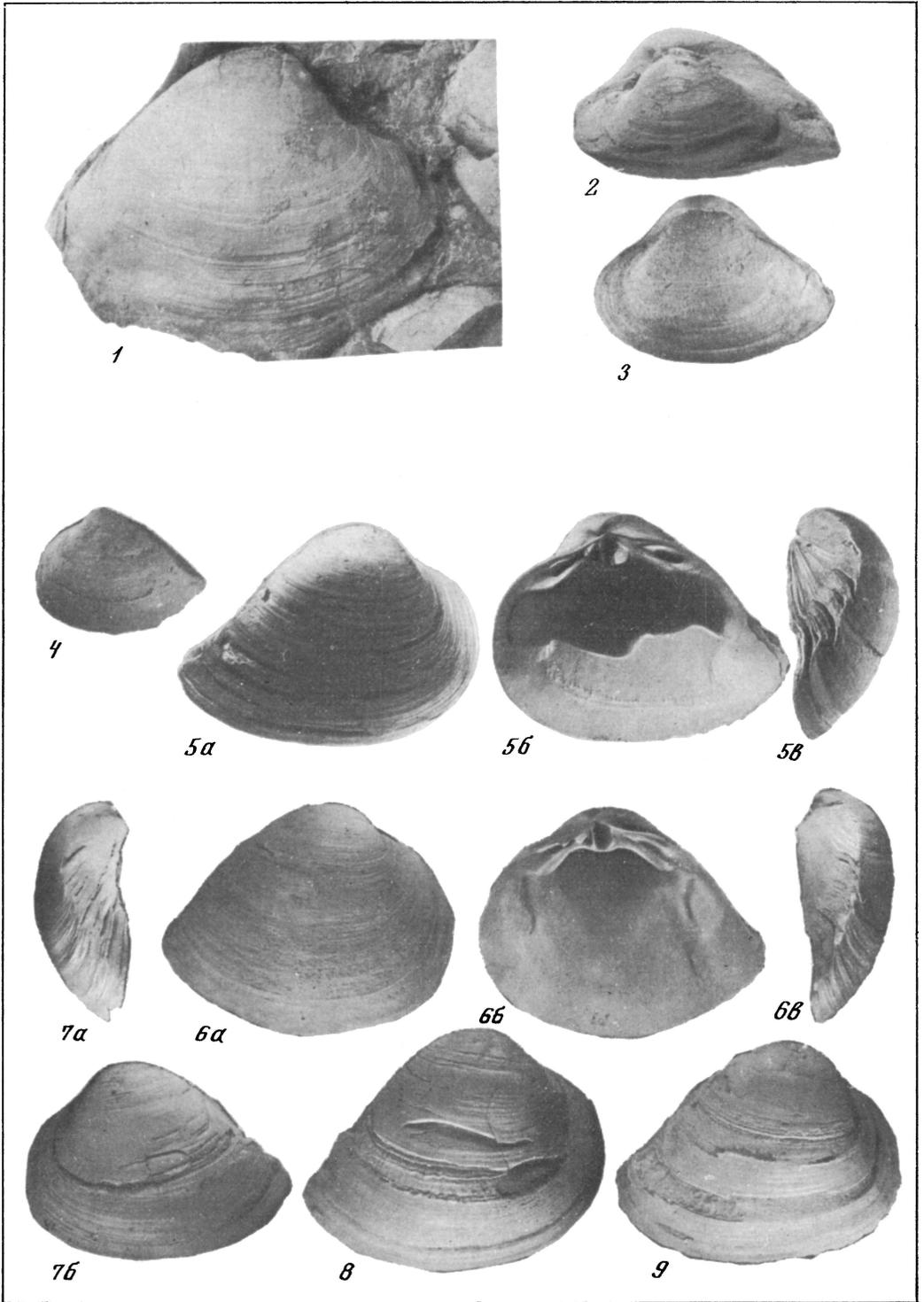


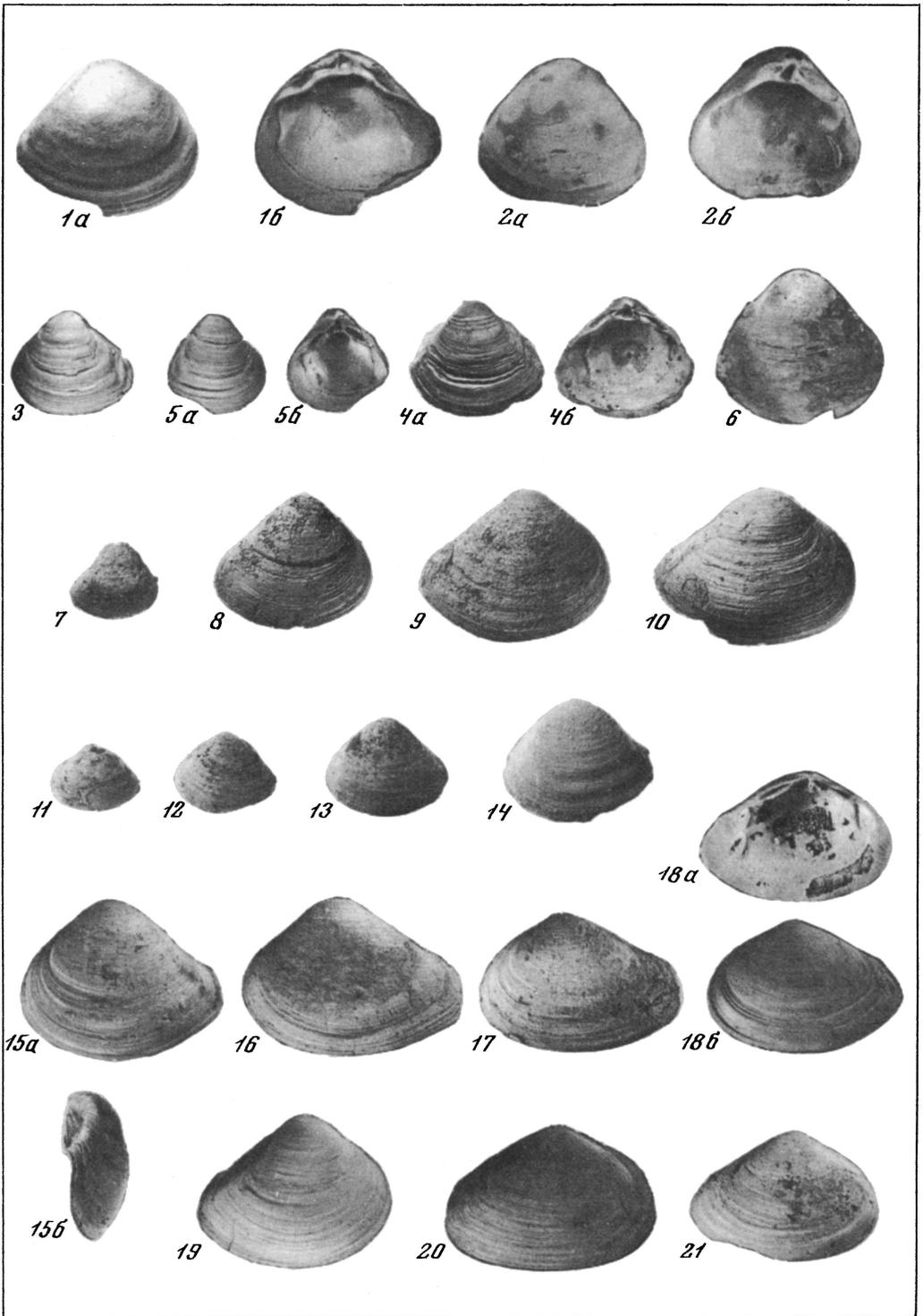


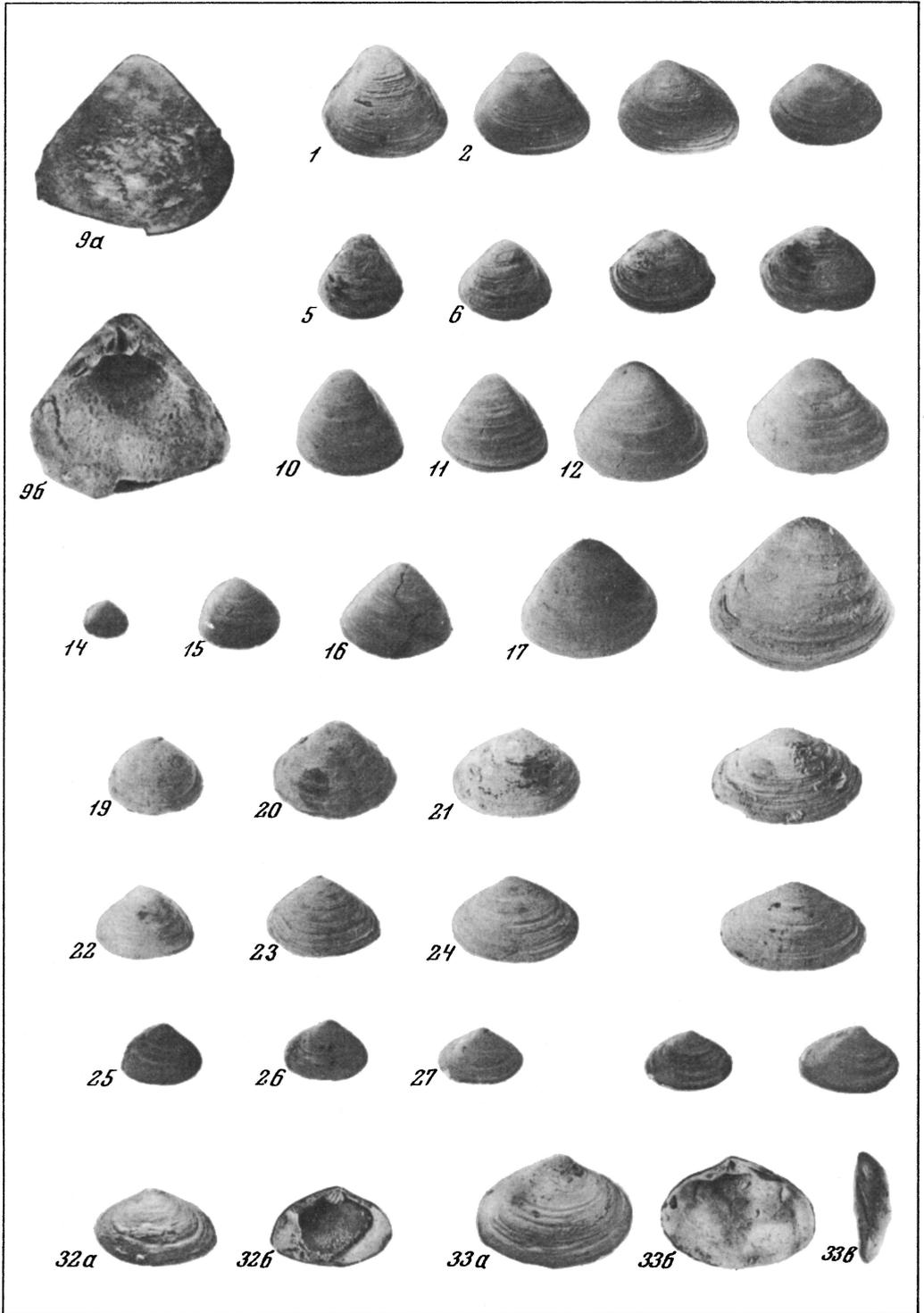


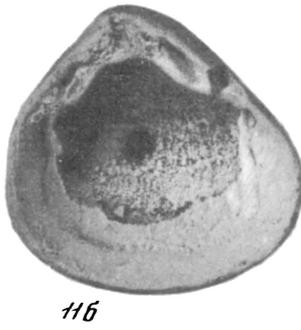
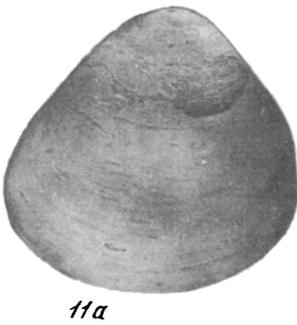
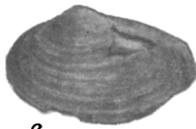










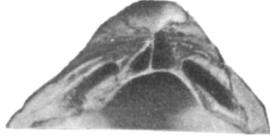




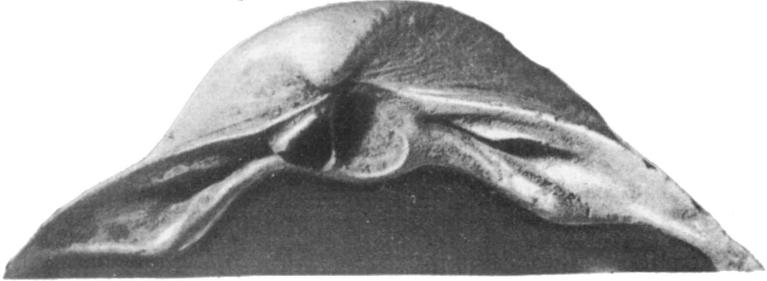
1



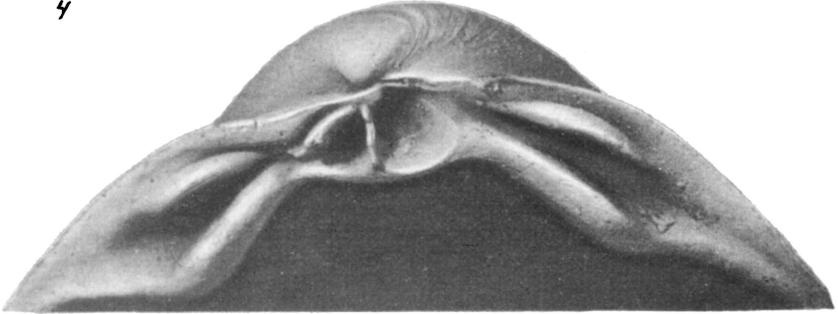
2



3



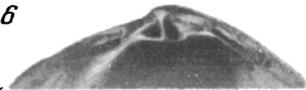
4



5



6



7



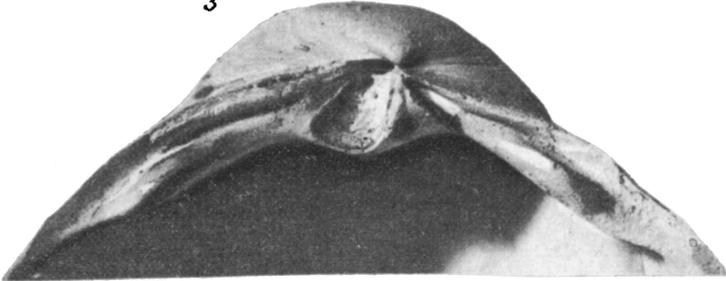
1



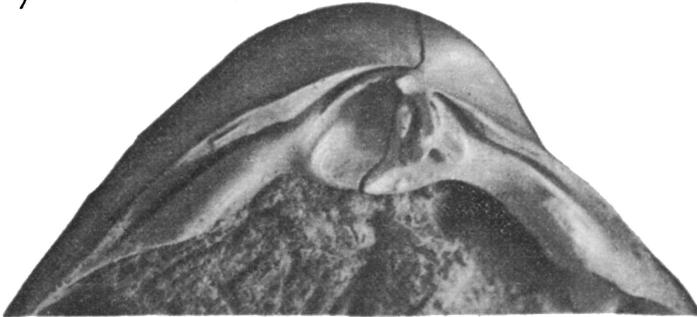
2



3



4



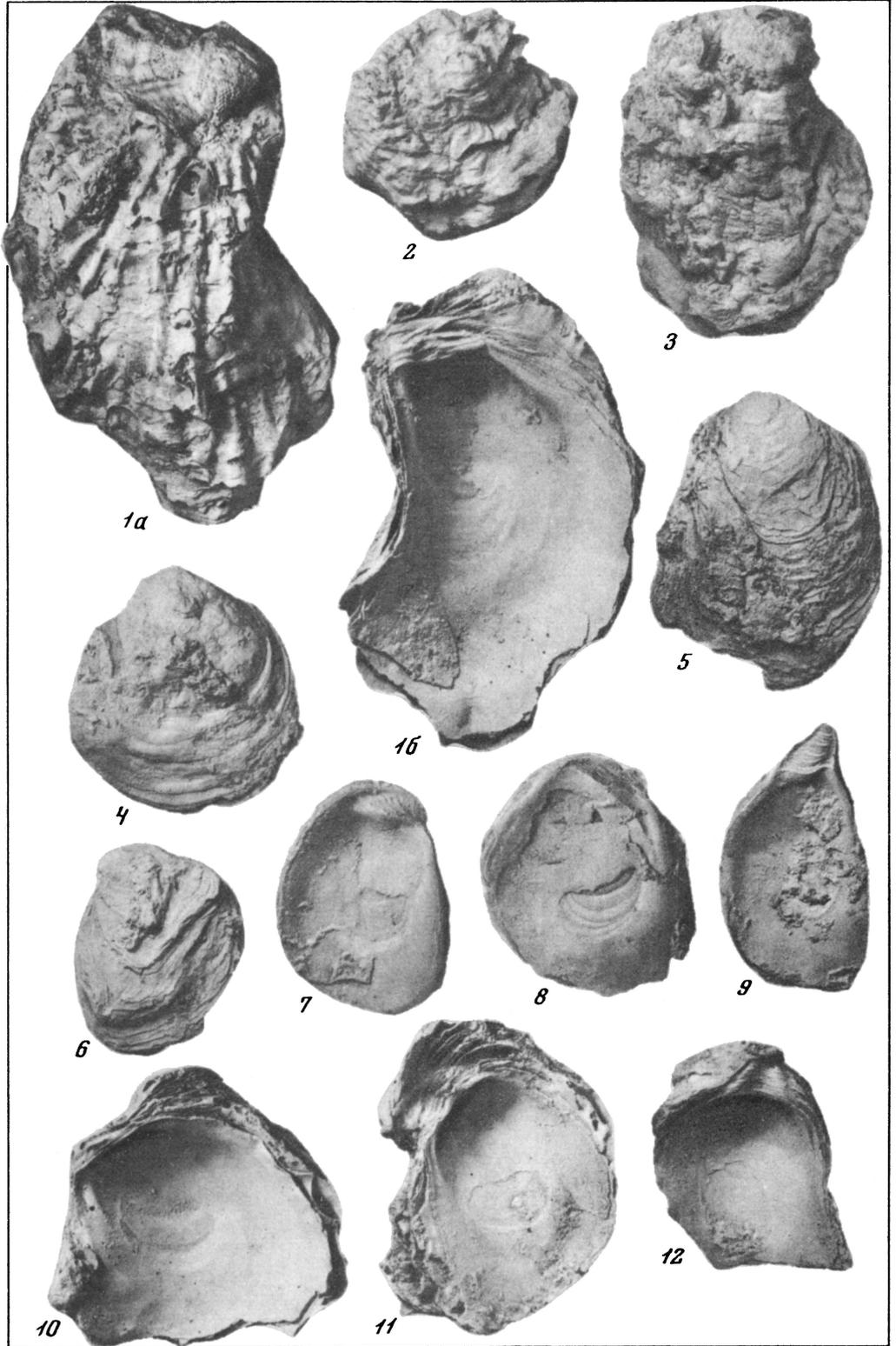
5

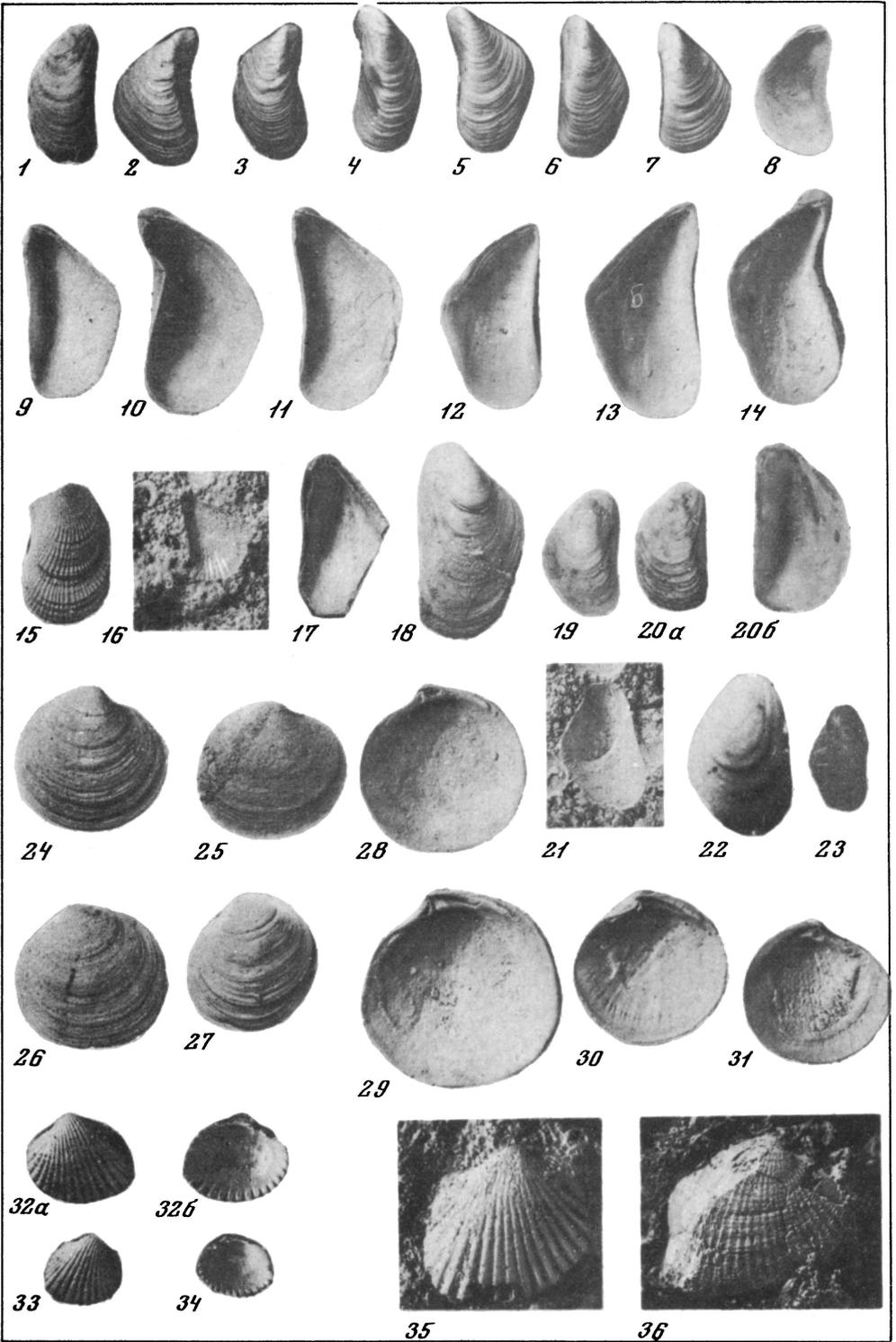


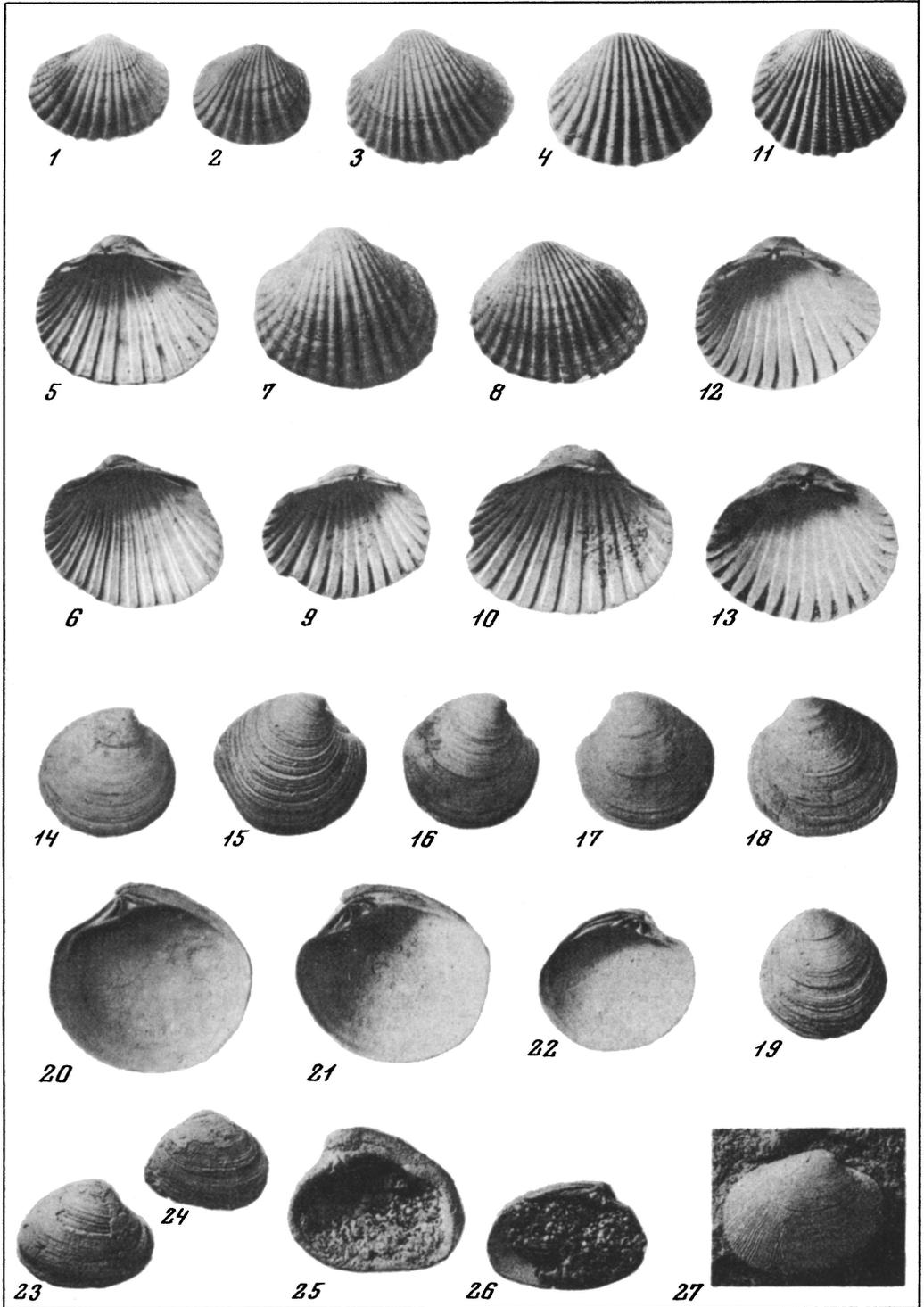
6

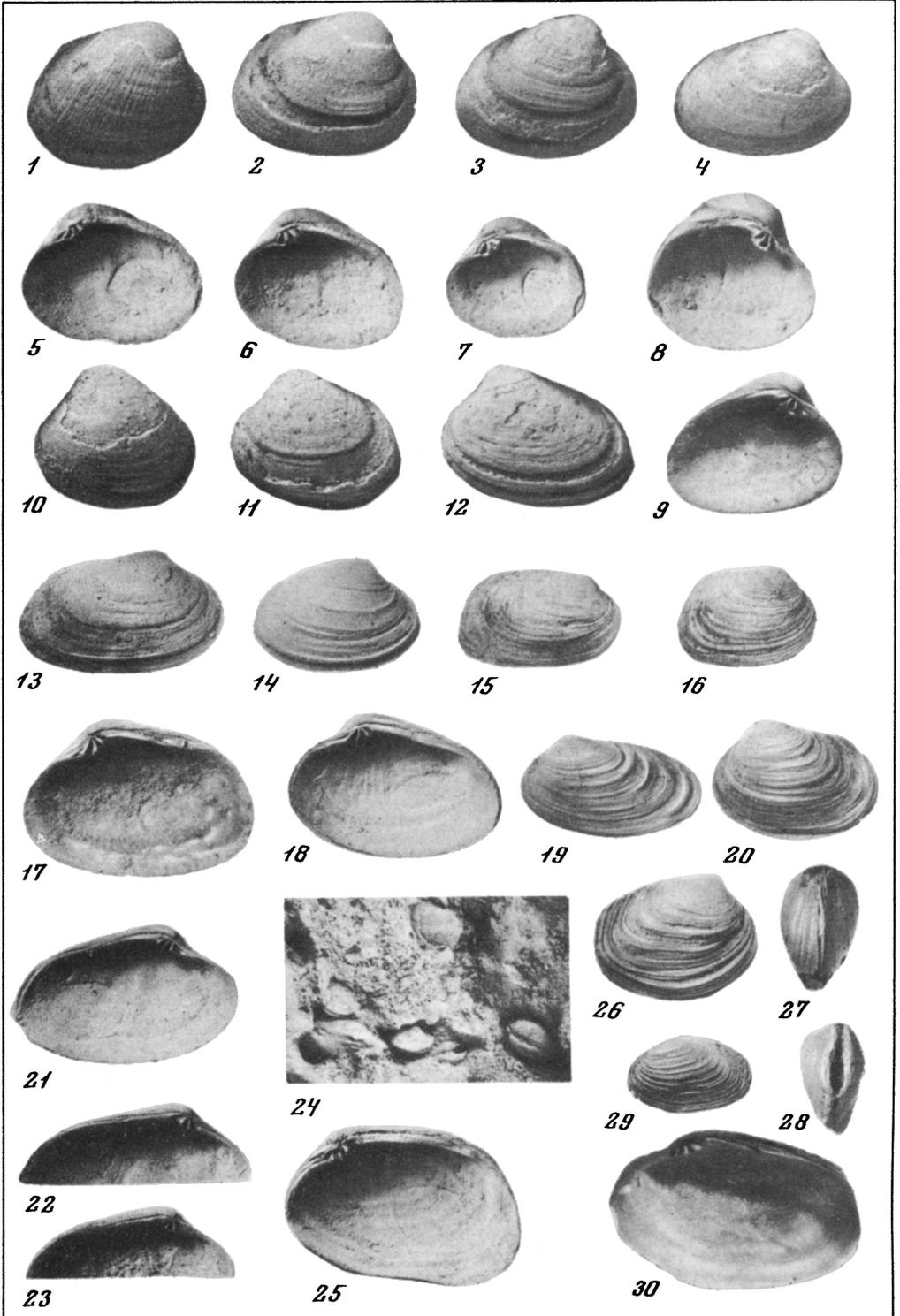


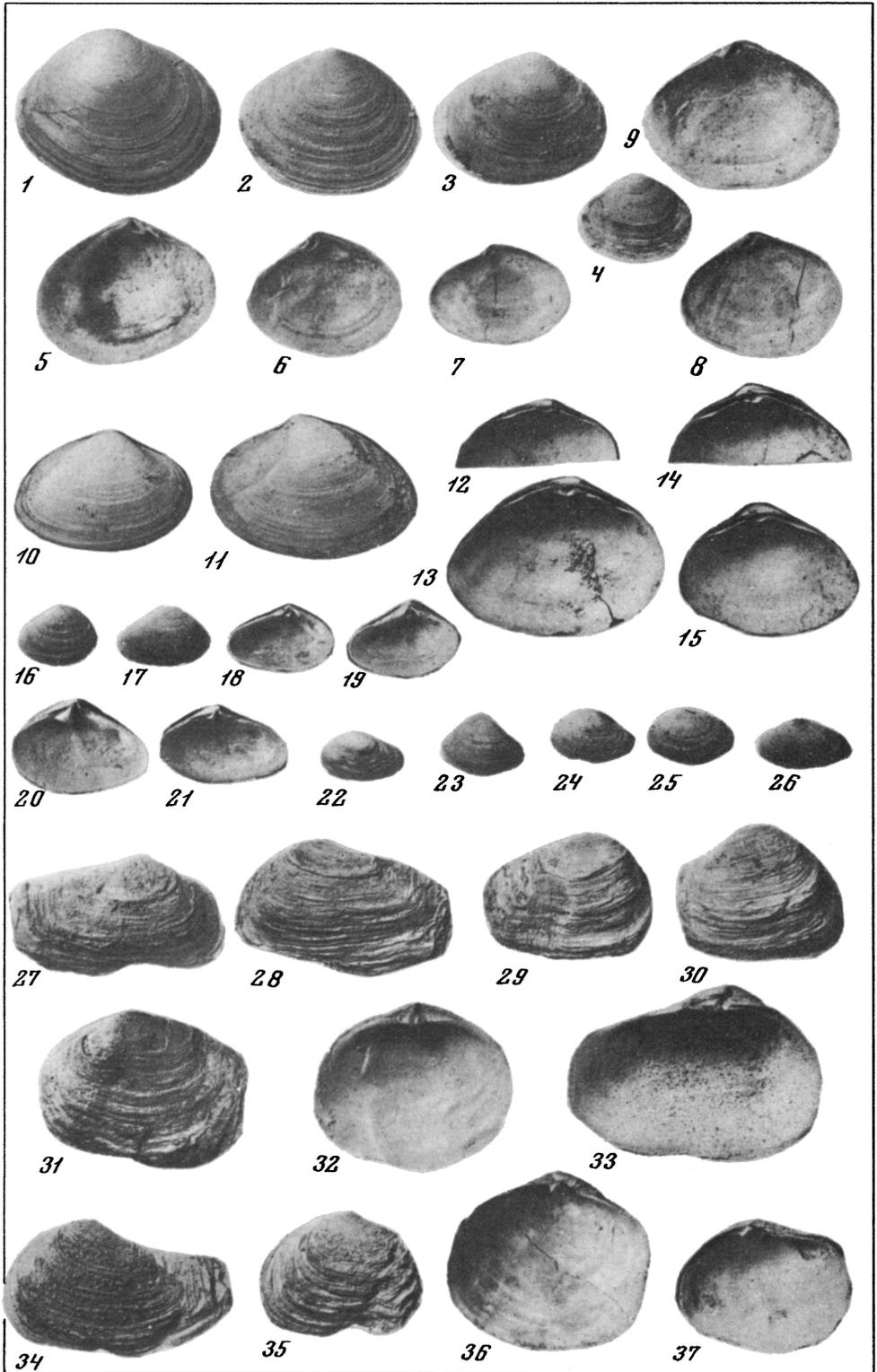
7

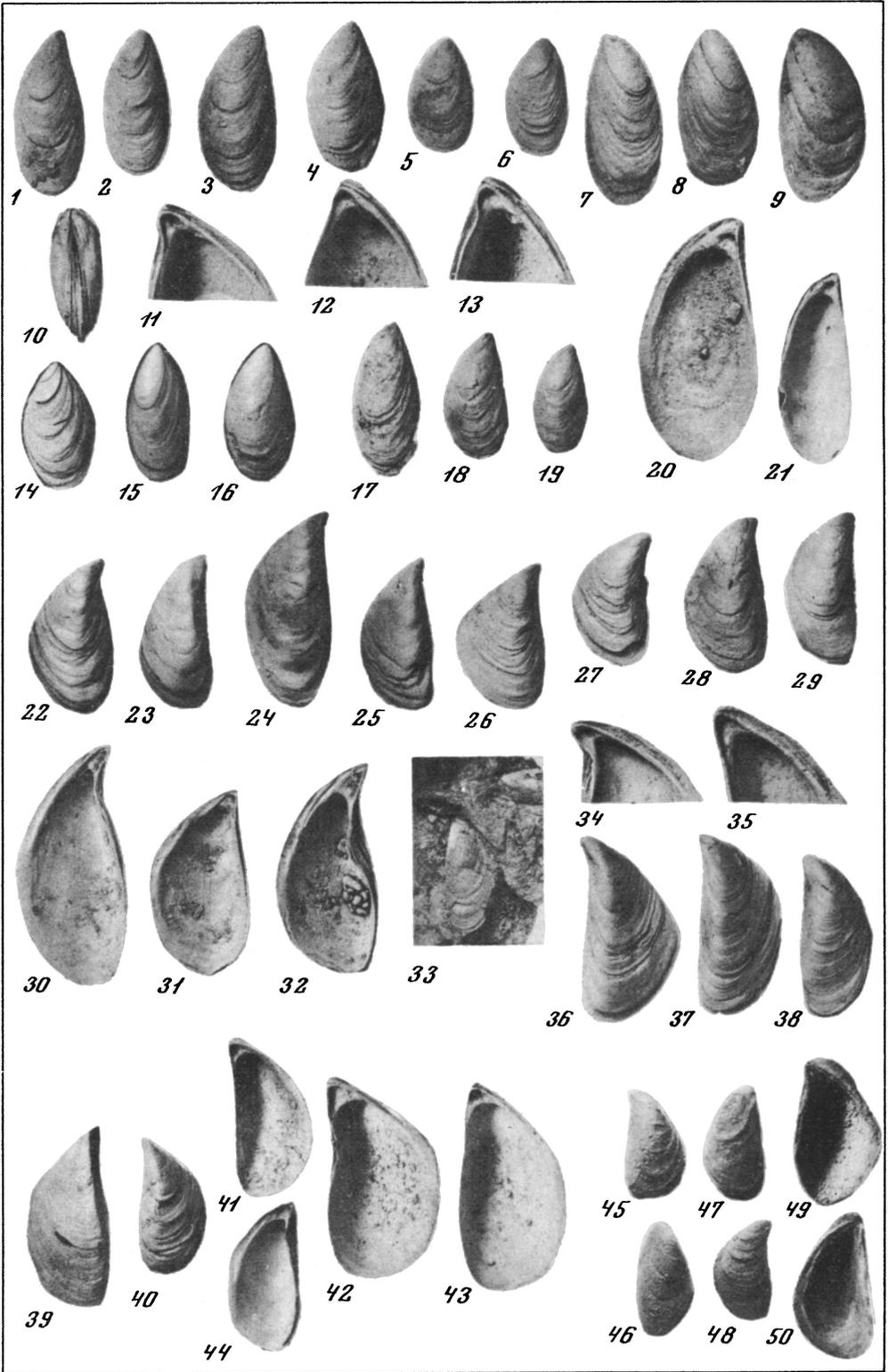


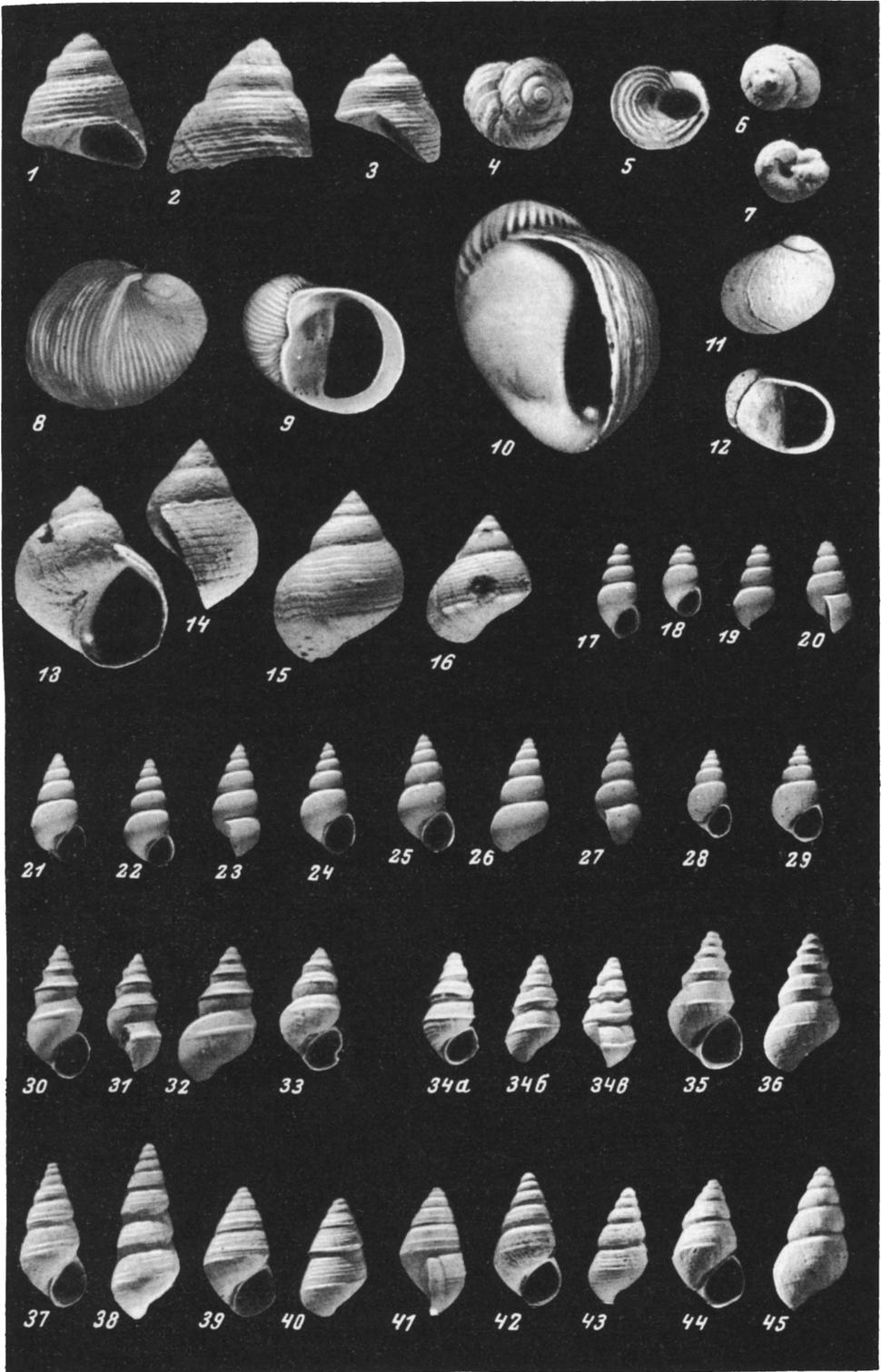


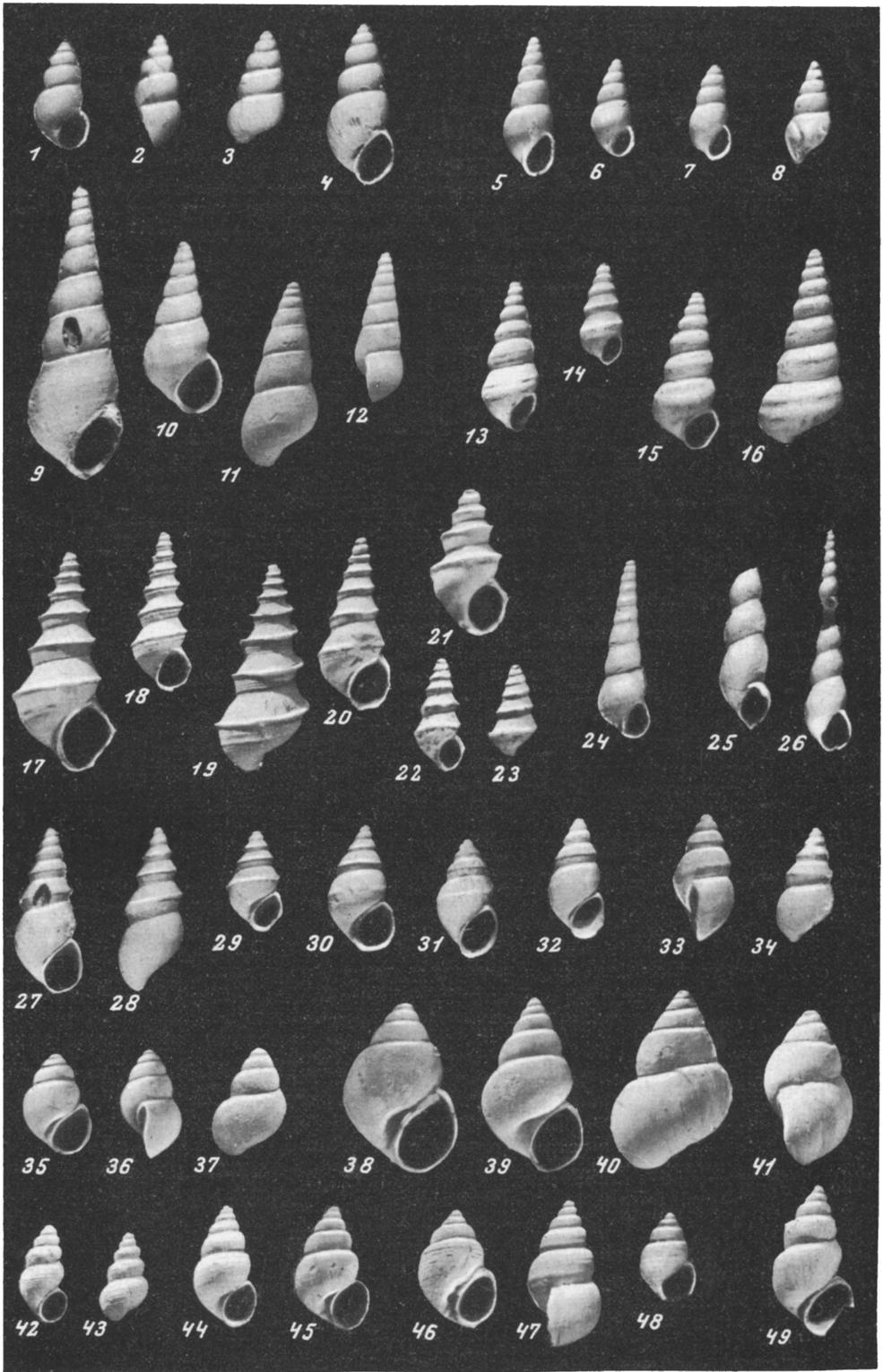


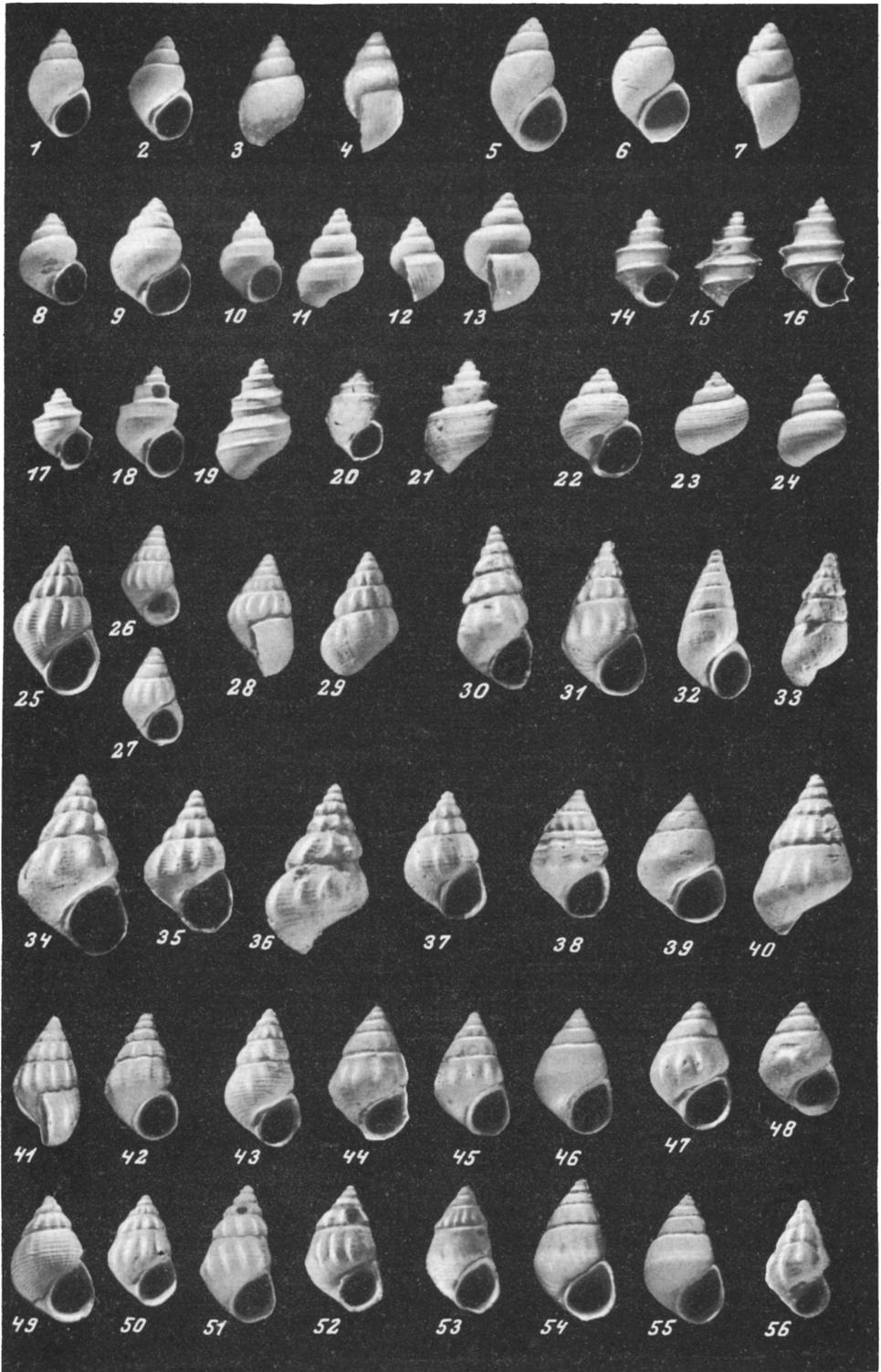


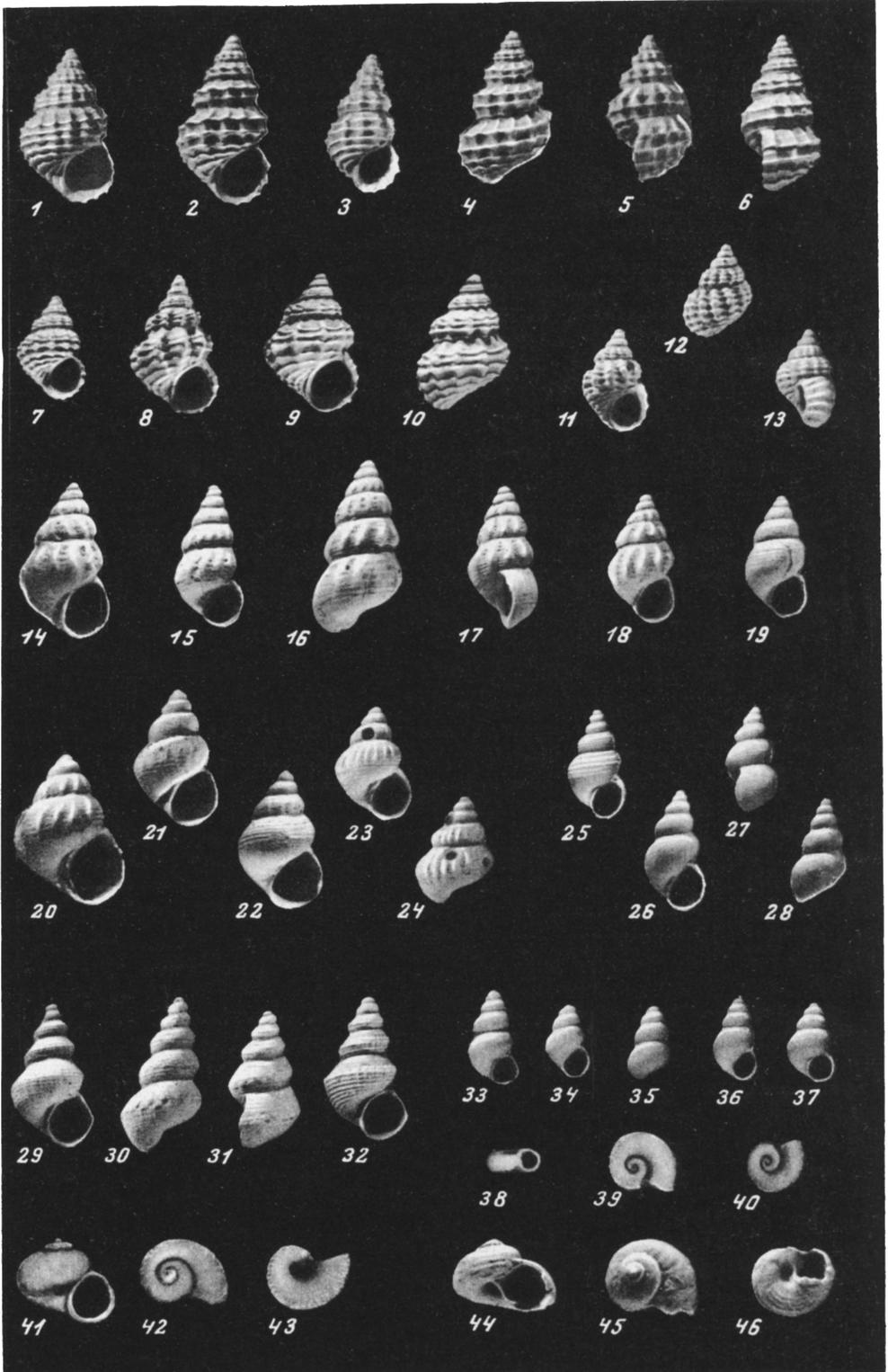


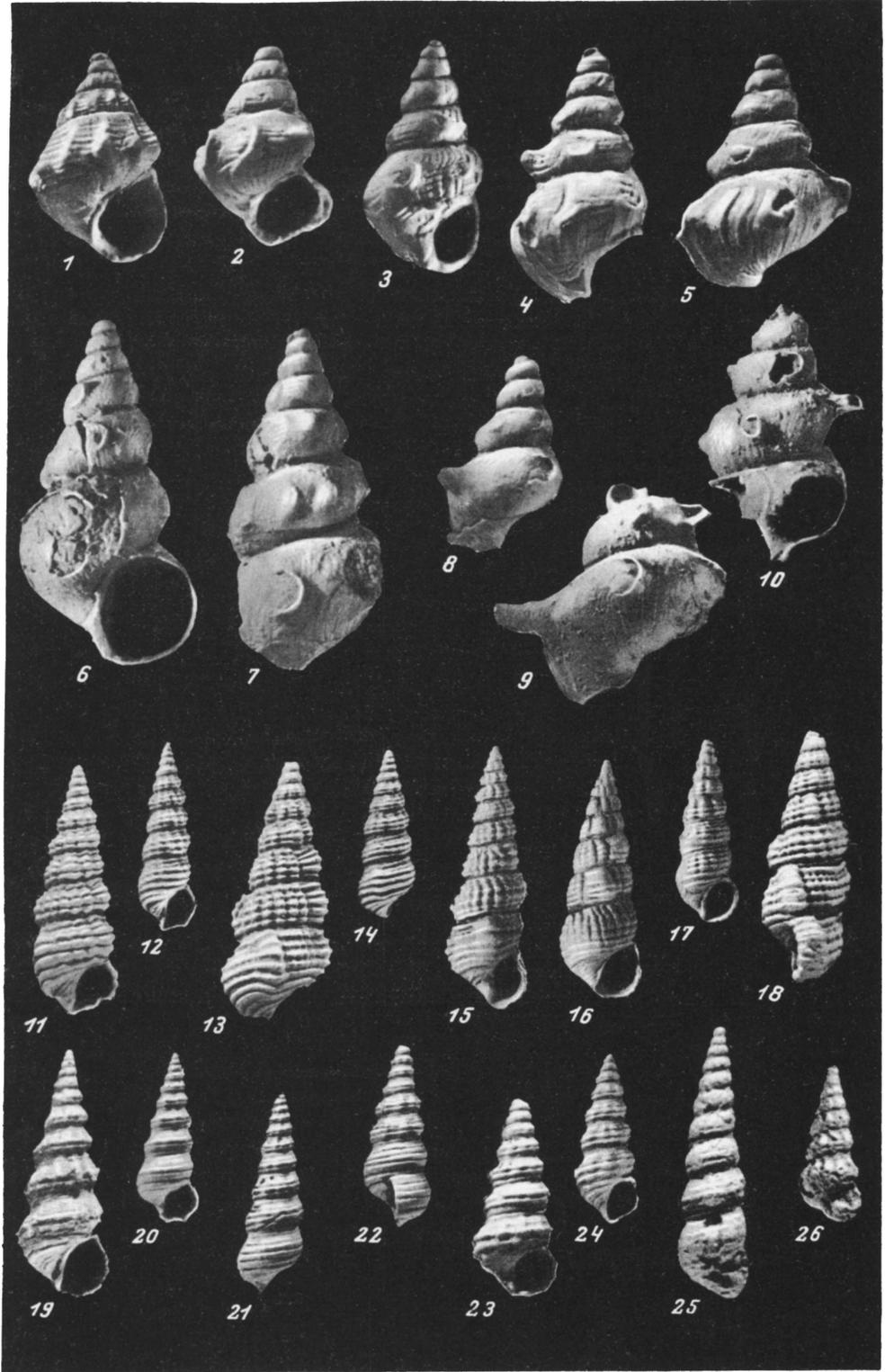


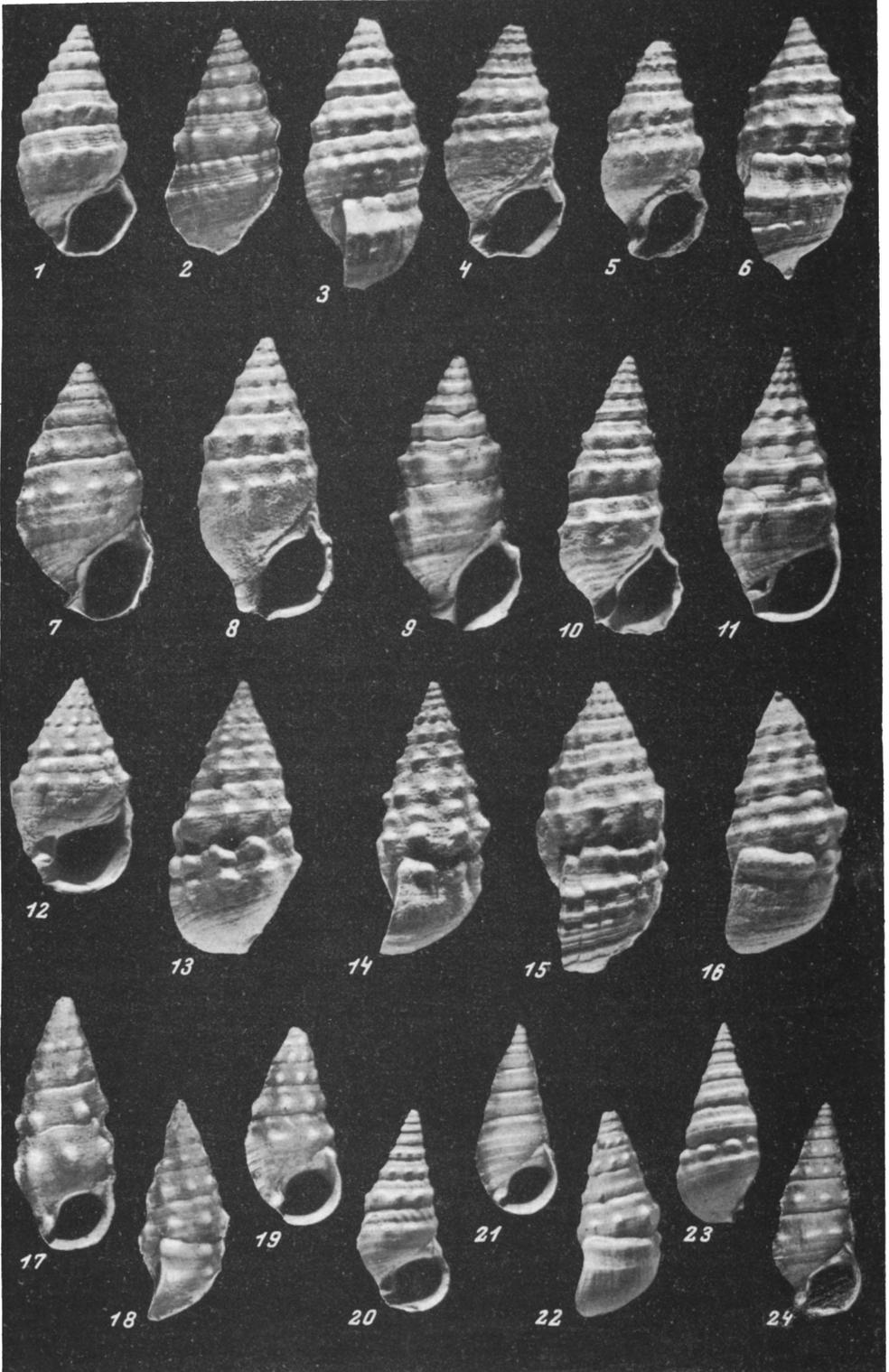


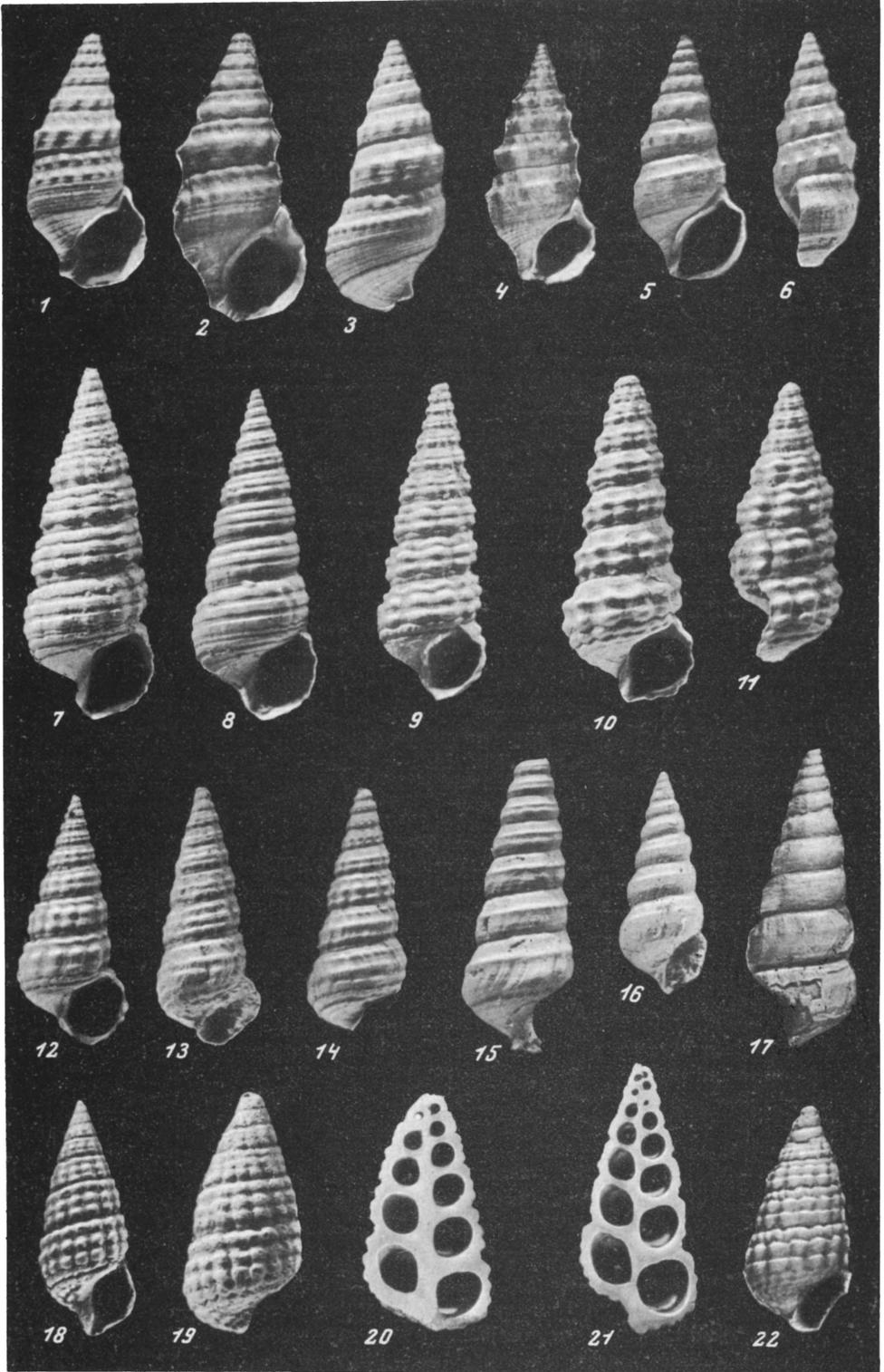


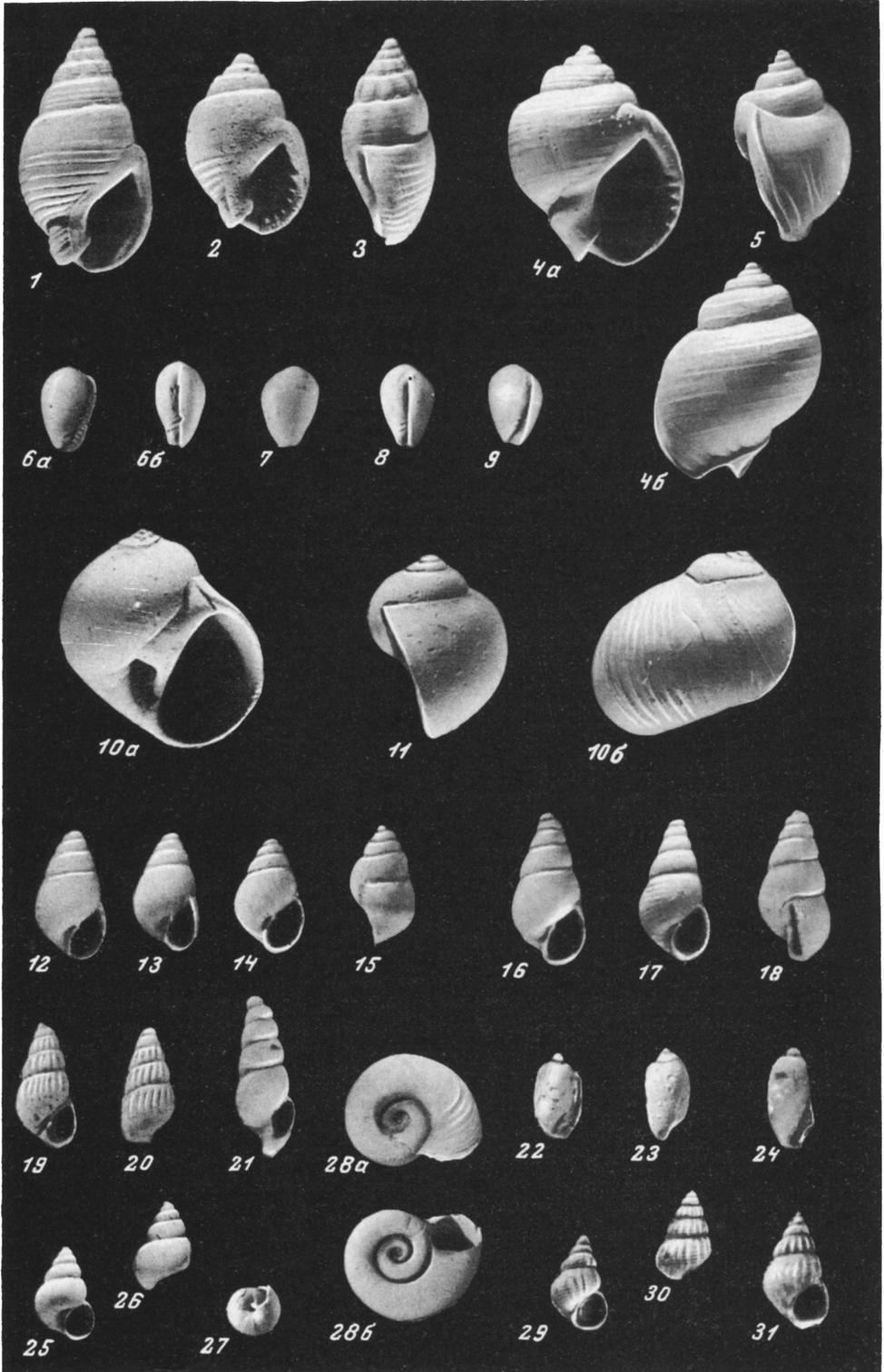












- aberrans*, *Micromelania* 102, 104, 185
aberrans, *Turricaspia* 42, 86, 87, 103, 107, 185, 243
aberrans, *Turricaspia* (*Trachycaspia*) 104, 108
abichi, *Paphia* 27, 30, 32–39, 42, 84, 85, 89, 93–95, 116, 139–141, 149, 151, 174, 177, 187, 188, 191, 192, 240
abichi, *Paradacna* 47, 111, 121, 146
abichi, *Venerupis* 116
Abra 16, 31, 34, 37, 38, 42, 57, 106, 122, 125, 135, 138–143, 145, 148, 150, 187, 189, 190, 196, 197, 200–202
acerbum, *Cerastoderma* 134
acerbum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 53, 61, 73
Acteocina 122, 187, 190
acuta, *Mohrensternia* 33–36, 38, 84, 86, 89, 97, 117, 139, 199, 217, 245
acutum, *Rittium* 27, 31, 33, 35, 38, 39, 42, 84, 87, 89, 99, 107, 110, 116, 140, 141, 175, 177, 188, 246
adiaphora, *Pseudamnicola* (*Staja*) 106
adriatica, *Ostrea*, *edulis* 88
adriaticus, *Modiolus* 92, 205
akneriana, *Quinqueloculina* 37
aksajica, *Paphia vitaliana* 12, 13, 22, 52, 66, 114, 131, 133
alata, *Maetra* 62, 135
alata, *Maetra* (*Sarmatimactra*) 21, 54, 80, 151
alata, *Abra* 55–58, 92, 93, 149, 151
alba, *Abra alba* 56, 114
alberti, *Littorina* 95
alizadei, *Pholas* 54, 62, 82
alizadei, *Xestoleberis* 34
alta, *Congeria* 100
Alvania 96, 97, 122, 181, 187, 190, 215
amygdaloides, *Congeria* 47, 83, 100, 106, 111, 119, 120, 144, 145, 180, 184, 201
amygdaloides, *Congeria amygdaloides* 100, 101
Anadara 187
anatina, *Sphenia* 84, 89, 90, 117, 141, 151, 187
andrussovi, *Ervilia pusilla* 12, 54, 60, 90, 114, 131–133
andrussovi, *Paphia curta* 174, 180, 181, 240
andrussovi, *Sphaeronassa mutabilis* 33, 37, 42, 43, 84, 87, 107, 110, 119, 143, 144, 248
andrussovi, *Theodoxus politus* 33, 35, 37, 84, 86, 107, 119, 144, 185, 212, 242
Andrussoviella 109, 125
andrussovi, *Nassa* 110
andrussowi, *Maetra* 23, 51, 55, 61, 133, 169
andrussowi, *Maetra* (*Sarmatimactra*) 11, 14, 54, 79, 80
angulata, *Mohrensternia* 97
Anodonta 47
apelina, *Abra alba* 56
Aporrhais 137
aquitana, *Congeria* 100
arcaiformis, *Plagiodacna* 111
arcella, *Cerastoderma* 34, 89, 107, 117
arcella, *Cerastoderma* (*Cerastoderma*) 89, 206
arcella, *Cerastoderma* (*Cerastoderma*) *arcella* 15, 239
arcuata, *Articulina* 27
armavirensis, *Xestoleberis* 31, 34
Arpadicardium 48
atava, *Pseudamnicola* 33, 107
atava, *Pseudamnicola* (*Andrussoviella*) 86, 87, 109, 244
atava, *Sandria* 109
atomus, *Omalogyra* 33, 87–89, 117, 187, 246
aurea, *Paphia* 95
auricularis, *Dreissena* 121
Avicardium 173
aviculare, *Cerastoderma* 71, 134
aviculare, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 53, 61, 72
avida, *Maetra* 129
avida, *Maetra* (*Sarmatimactra*) 79, 149
bajarunasi, *Cerastoderma* 71, 133, 134
bajarunasi, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 50, 61, 72, 75, 133, 165
bajarunasi, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *bajarunasi* 53, 75
bajarunasi, *Donax* (*Paradonax*) 64
bajerni, *Charitoconcha* 111, 121
Bakunella 46, 123, 124
balcica, *Maetra* 22, 23, 50, 62, 81, 129, 135, 168, 169
balcica, *Maetra* (*Sarmatimactra*) 21, 24, 79, 151, 238
banatica, *Congeria* 121
Barassia 103, 104, 109, 125, 191, 214
barboti, *Cardium* 68
barboti, *Cerastoderma* 23, 51, 134, 135
barboti, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) 61, 76, 78
barboti, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) *barboti* 53, 78
basteroti, *Congeria* 100
basteroti, *Maetra* 55
basteroti, *Maetra basteroti* 114
basteroti, *Maetra* (*Eomactra*) 56, 126, 151
basteroti, *Maetra* (*Eomactra*) *basteroti* 56, 107
beaumonti, *Cerastoderma* 134

- beaumonti*, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*)
 61, 74, 150, 151, 165
beaumonti, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*)
beaumonti 52
beccari, *Strebilus* 19, 21, 26, 37, 41, 46
beregovi, *Congerina* 52, 83
binghami, *Sphenia* 90
birladensis, *Congerina* 83
Bittiidae 87, 88, 136, 143
Bittium 37, 117, 122, 138, 140, 142, 187,
 190
bittneri, *Melania* 105
bogatschovi, *Quinqueloculina* 27, 37
boinitzense, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*)
politioanei 77
bosporana, *Micromelania* 102, 104
bosporana, *Turricaspia* 35, 86, 87, 103, 107,
 243
bosporana, *Turricaspia* (*Turricaspia*) 104,
 108
Brachidontes 138
brusinai, *Micromelania* 102, 104
brusinai, *Pyrgula* 104
brusinai, *Turricaspia* 31, 35, 39, 40, 84, 86,
 107, 144, 185, 243
brusinai, *Turricaspia* (*Turricaspia*) 104, 108
bucculentata, *Maeotidia* 43, 86, 87, 107, 109,
 144, 244
buglovensis, *Maetra eichwaldi* 56
buglovensis, *Mytilaster incrassatus* 51, 59,
 60, 113, 114
bulgarica, *Congerina panticapaea* 101, 102
bulgarica, *Maetra* 22, 23, 51, 62, 135, 157,
 167–169, 237
bulgarica, *Maetra* (*Sarmatimactra*) 21, 24, 50,
 54, 79, 81, 149, 151, 157, 167, 237, 238

Caladacna 48, 173
Calvertia 103
candidus, *Pholas* 189
candona 41
carasi, *Congerina moldavica* 52, 83
Cardiacea 66
Cardiidae 50, 52, 66, 85, 88, 106, 111, 136,
 143, 205
Cardium 67, 68
carinata, *Micromelania* 102, 104
carinata, *Mohrensternia* 27, 30, 33–36, 84,
 86, 89, 97, 117, 139, 245
carinata, *Plagiadacna* 173
carinata, *Turricaspia* 31, 33–36, 39, 40, 42,
 43, 84, 86, 103–105, 107, 108, 144, 185,
 243
carinata, *Turricaspia* (*Trachycaspia*) 104,
 105, 108
caspia, *Maetra* 7, 21–23, 62, 135, 167–169,
 237
caspia, *Maetra* (*Sarmatimactra*) 21, 24, 26,
 50, 80, 149, 151, 167, 237, 238
Caspiocypris 42, 46, 123
Capsiohydrobia 27, 43, 123–125, 136, 137,
 144, 145, 184, 212
Caspiolla 46, 123, 124
castanea, *Ervilia* 90
catena, *Polinices* 89
caucasicum, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*)
barboti 53, 78
centopleurum, *Cerastoderma* 134

centopleurum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*)
 53, 61, 73, 150
Cerastoderma 17, 45, 62, 67–70, 106, 107,
 121, 122, 125, 130–135, 138, 140, 142,
 143, 152, 154–156, 158–160, 163, 164,
 168, 172, 173, 187, 190, 196, 197, 200,
 205
Cerithiidae 87, 88, 136
cerithiolum, *Pyrgula* 104
Cerithiopsis 99, 219
Cerithium 36, 45, 122, 138, 140, 141, 187, 190
Chartocardium 68
Chartoconcha 46, 111, 121, 123
chinensis, *Calyptraea* 189
Chione 46, 121, 122, 145, 201
Chrysallida 122, 138
cimmeria, *Mya* 116
cimmeria, *Sphenia anatina* 34, 85, 90, 175,
 180, 240
cineraria, *Gibbula* 95
Cirripedia 82
claviformis, *Congerina* 100
Coelacanthia 98, 122, 183, 188, 203
communis, *Scala* 189
comperei, *Cerithium* 27, 31, 34, 35, 38, 39, 84,
 89, 90, 98, 99, 116–118, 139, 140, 175, 181,
 182, 186, 188
comperei, *Cerithium comperei* 38, 84, 87,
 90, 91, 118, 140, 180–182, 247
compressa, *Hauerina* 37
conditus, *Musculus* (*Musculus*) 63
Congerina 26, 27, 31, 41–43, 45, 50, 82, 83,
 119–122, 125, 129, 136, 137, 143, 144,
 184, 190, 195, 201, 211
consobrina, *Quinqueloculina* 26, 27, 37,
 41, 46
convexum, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*)
pium 53, 77, 207, 235
corallina, *Maetra* (*Eomactra*) 149
Corbula 21
Corona 103, 104
costatum, *Cerastoderma* (*Planacardium*)
doenginghi 53, 78, 133, 207, 235
crassa, *Maetra eichwaldi* 13, 132
crassa, *Maetra* (*Sarmatimactra*) *eichwaldi*
 53, 81, 157, 236
crassicolis, *Maetra* 51, 157
Crassostrea 127, 150, 196
creba, *Leptocythere* 31
crenelata, *Paphia* 52, 61, 66, 149
Crustacea 82
Cryptomactra 17, 79, 81, 133, 168, 169, 196
curta, *Paphia* 27, 31, 33, 38, 84, 85, 89,
 93–95, 116, 140, 149, 151, 174, 177,
 181, 182, 187
curta, *Paphia curta* 180, 181, 239
Cypraea 137
Cyprideis 21, 119
Cyprididae 19
Cythere 41
Cytheridea 119

dactylus, *Pholas* 82, 189
danatense, *Cerastoderma* 173
Darwinula 41
decussata, *Paphia* 37, 84, 85, 88, 89, 117,
 118, 199, 239
densicostatum, *Cerastoderma* (*Obsoletifor-*
ma) *inflatum* 53, 75

- dentatus*, *Loripes* 55, 92, 93, 126, 148, 184
dentiger, *Donax* 12, 14, 50, 55, 61, 64, 131, 148, 151
dentiger, *Donax dentiger* 13, 113–115, 153
dentiger, *Donax (Paradonax)* 50, 62, 64, 65
dentiger, *Donax (Paradonax) dentiger* 51, 64, 65
denysianus, *Musculus* 51, 61, 134
denysianus, *Musculus (Musculus)* 63
descriptum, *Cerastoderma (Obsoletiforma)* 53, 61, 73
deshayesi, *Bittium* 99
desperatum, *Cerastoderma* 23, 71, 134, 173
desperatum, *Cerastoderma (Obsoletiforma)* 18, 19, 52, 61, 73
Didacna 121, 123, 125, 204
digitalina, *Ostrea* 88, 151
digitalina, *Ostrea edulis* 88
digitifera, *Congerina* 47, 110, 111, 121, 146
dimidiata, *Turricaspia* 105
discrepans, *Paphia* 149
disjuncta, *Pirenella* 14, 32, 89, 91, 99, 116, 117, 188, 219
disjuncta, *Pirenella disjuncta* 247
disjunctoides, *Cerithium* 91, 176
disjunctoides, *Pirenella disjuncta* 27, 30, 31, 33–36, 38, 39, 84, 87, 91, 139, 141, 175, 177, 178, 180, 181, 186, 187, 247
disparilis, *Quinqueloculina* 37
dissita, *Ervilia pusilla* 12–14, 18, 23, 54, 60, 90, 113–115, 131–134, 153
divaricata, *Divaricella* 189
divaricata, *Gibbula* 95, 189
Dizopontocyprinidae 46
djafarovi, *Loxoconcha* 34
doengingki, *Cardium* 67, 162
doengingki, *Cerastoderma (Planacardium)* 55, 61, 78, 150, 151, 154, 162, 207
doengingki, *Cerastoderma (Planacardium)* *doengingki* 18, 53, 69, 79, 166, 235
dombra, *Cerastoderma* 68, 173
Donacidae 50, 51
Donax 64, 150, 152, 196, 210
Dosinia 31, 34, 37, 38, 45, 122, 138–140, 142, 183, 184, 187, 190, 200
Dreissena 41, 46, 122, 125, 136, 137, 184, 190, 203, 204
Dreissenidae 50, 52, 85, 88, 106, 111, 119, 211
Dreissenomya 48, 106, 122
dubia, *Gastrochaena* 189
dujardini, *Loripes* 12, 13, 50, 51, 55, 56, 92, 93, 113, 114, 126, 131, 149, 151, 153, 184
dujardini, *Pholas* 50, 54, 55, 62, 81, 82, 113–115, 153
dujardini, *Nassarius* 188
dujardini, *Nassarius (Phrontis)* 100, 110

Eastonia 137
ecericum, *Limnocardium* 173
edule, *Cardium* 67
edule, *Cerastoderma* 68, 107, 115, 152
edule, *Cerastoderma (Cerastoderma)* 69, 149, 206
edulis, *Ostrea* 84, 88, 89, 117, 139
eichwaldi, *Mactra* 23, 55, 61, 62, 107, 129, 133, 157, 167, 169
eichwaldi, *Mactra eichwaldi* 13, 18, 131, 132

eichwaldi, *Mactra (Sarmatimactra)* 12, 14, 22, 50, 79–81, 107, 149, 151, 157, 167, 168
eichwaldi, *Mactra (Sarmatimactra) eichwaldi* 53, 79, 81, 157, 236, 238
elegantis, *Cerastoderma* 50, 113–115
elegantis, *Cerastoderma (Inaequicostata)* 53, 55, 61, 62, 69, 76, 152, 153
elegantula, *Turricaspia* 108
elongata, *Congerina* 83, 84, 134
elongata, *Congerina elongata* 52, 84
elongatissima, *Melania* 105
Elphidiidae 16
Emmericia 108, 109, 123, 215
Emmericiidae 87, 88, 215
Eomactra 79, 157
erronea, *Paphia* 94
Ervilia 16, 31, 34, 38, 42, 106, 122, 131–133, 135, 138, 140, 143, 144, 150, 152, 187, 189, 190, 196, 197
escheri, *Caladacna* 173
eugenie, *Pyrgula* 104
Eulimella 37, 122
euxinica, *Abra alba* 56
Euxinocardium 67, 121
exiguum, *Parvicardium* 92, 210
exoleta, *Dosinia* 92, 116, 151, 183, 184

fabreana, *Mactra* 18, 23, 62, 134, 167, 168, 171
fabreana, *Mactra (Sarmatimactra)* 18, 19, 50, 80, 149, 151, 237, 238
fabula, *Tellina* 189
fedorowi, *Elphidium* 37
filipescai, *Cerastoderma (Obsoletiforma)* 53, 61, 74
finitimum, *Cerastoderma (Inaequicostata)* *subfittoni* 53, 77
fischerianum, *Cerastoderma* 18, 71, 134, 173
fischerianum, *Cerastoderma (Obsoletiforma)* 17, 53, 55, 61, 73, 150, 165
fischeriforme, *Cerastoderma* 23, 62
fischeriforme, *Cerastoderma fischeriforme* 18, 132
fischeriforme, *Cerastoderma (Obsoletiforma)* 14, 61, 72, 75, 150, 164, 165
fischeriforme, *Cerastoderma (Obsoletiforma) fischeriforme* 14, 52, 75, 234
fittoni, *Cerastoderma* 134, 173
fittoni, *Cerastoderma fittoni* 18, 23, 51, 154–156
fittoni, *Cerastoderma (Plicatiforma)* 19, 50, 61, 69–71, 150, 151, 154, 161, 162
fittoni, *Cerastoderma (Plicatiforma) fittoni* 19, 52, 71, 163, 233
Formosulus 82, 196
frandulosa, *Caracollina* 38
fragilis, *Gastrana* 14, 55, 57, 61, 62, 126, 148, 153, 189
fragilis, *Gastrana fragilis* – 50, 54, 113, 114, 148, 151
fragilis, *Quinqueloculina* – 27
fuchsi, *Musculus* 61, 134
fuchsi, *Musculus (Musculus)* 51, 63
fulgida, *Hauerina* 27

galidzgense, *Cerastoderma* 37, 43, 84, 85, 106, 107, 110, 119, 120, 143

- galidzgensis*, *Cerastoderma* (*Cerastoderma*) 42, 205, 239
galidzgensis, *Pirenella* 37, 84, 89, 99, 117, 218, 247
galidzgensis, *Quinqueloculina disparalis* 37
galisgensis, *Congerina* 110, 111, 121
gallina, *Chione* 189
Gastrana 196
gatuvi, *Cerastoderma* 71, 134, 164
gatuwei, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 19, 55, 61, 72, 75, 165
gatuvi, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *gatuvi* 52, 75
gatuvi, *Musculus sarmaticus* 134, 150
gatuvi, *Musculus* (*Musculus*) *sarmaticus* 51, 63
georgei, *Mactra* 61, 134
georgei, *Mactra* (*Sarmatimactra*) 80
ghergutai, *Cerastoderma obsoletum* 114
ghergutai, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *obsoletum* 14, 52, 58, 59, 163
Gibberula 122, 137, 138, 187, 190, 199
Gibbula 122, 138, 141, 142, *Gibbulinae* 85
glaucum, *Cerastoderma* 204
goretskii, *Xestoleberis* 31
gracilicostatum, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) 12, 53, 55, 61, 76
gracilis, *Quinqueloculina* 27, 37
gregaria, *Tapes* 148
gryphoides, *Crassostrea* 50, 55, 126, 153
gryphoides, *Crassostrea gryphoides* 114
gupii, *Mohrensternia* 42, 43, 86, 87, 107, 119, 120, 143, 216, 218, 248
guriana, *Valenciennius* 47, 111
Gyraulus 87, 88, 103, 106, 248

helicina, *Polinices catena* 34, 37, 84, 87, 88, 117, 118, 177, 181, 188, 248
Helix 31
hilitzae, *Congerina* 52, 83
hilitzae, *Congerina savuli* 84
hispidiforme, *Parvicardium* 92, 210
hoernesii, *Donax* (*Paradonax*) *priscus* 51, 64, 65
hoernesii, *Modiolus* 92, 205, 239
honnairei, *Pholas* 54, 55, 61, 81, 82, 115
Hydrobia 39, 102, 104, 109, 122, 125, 130, 138, 141, 142, 144, 145, 184, 190, 200
Hydrobiidae 26, 41, 86, 88, 96, 104, 136, 212

iberiae, *Quinqueloculina* 37
Illiciocypris 21, 41, 42
Iljiniae, *Hauerina* 37, 38
imperatorius, *Discorbis* 37
impressa, *Melanopsis* 19
Inaequicostata 12, 16, 17, 68, 69, 76, 133, 135, 167, 196, 207
Inaequicostates 67, 206
incrassatus, *Mytilaster* 26, 27, 30–36, 39, 50, 55, 58–61, 84, 85, 88, 89, 115–117, 132, 134, 139–141, 149–151, 174, 177, 187, 238
incrassatus, *Mytilaster incrassatus* 12, 18, 51, 114, 131, 134, 149, 153
incurvatum, *Cerastoderma* 134
incurvatum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 18, 52, 61, 74, 165
inflatum, *Cerastoderma* 71, 134

inflatum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 17 61, 72, 75, 165
inflatum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *inflatum* 52, 75
ingratum, *Cerastoderma obsoletum* 114, 133
ingratum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *obsoletum* 19, 52, 58, 59
ingulzense, *Cerastoderma* 84, 85
ingulzense, *Parvicardium* 89, 92, 187, 209, 239
ingulzensis, *Congerina panticapaea* 101, 102, 140, 211, 241
inopinatum, *Cerastoderma* 23, 131
inopinatum, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) 11, 14, 53, 55, 76
inornatus, *Nassarius* 100, 188
insculpta, *Odostomia* 27, 34, 35, 84, 87–89, 117, 141, 177, 178, 248
intermedius, *Donax* 64, 114, 151
intermedius, *Donax* (*Paradonax*) 64
interstincta, *Chrysallida* 87–89, 117, 189, 248
irregulare, *Limnocardium* 67
irschavensis, *Hauerina* 38
Irus 65, 191
irus, *Irus* 191, 240

jammense, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*) *plicatum* 14, 52, 71, 154, 158, 161, 233
jammense, *Cerastoderma plicatum* 132, 156, 164
janoscheki, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) 14, 55, 76, 77
janoscheki, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) *janoscheki* 53, 77

karabugasicum, *Cerastoderma* 132
karabugasicum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 53, 55, 74, 165, 234
karagiense, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 53, 55, 73, 165, 234
kaundense, *Cerastoderma kaundense* 132
kaundense, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 55, 73, 75, 163–165, 235
kaundense, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *kaundense*, 52, 75, 164
kavarnense, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *beaumonti* 52
kelterborni, *Hydrobia* 104
kerchensis, *Mohrensternia multicostata* 33–36, 38, 84, 86, 90, 107, 139, 177, 180, 217, 245
kerchensis, *Pseudamnicola* 30, 35, 36, 107, 214
kerchensis, *Pseudamnicola* (*Barassia*) 40 86, 87, 103, 110, 144, 214, 244
kishinevense, *Cerastoderma* 134
kishinevense, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 53, 61, 74
kolesnikovii, *Cerastoderma* 71
kolesnikovii, *Mytilaster incrassatus* 59, 60
Kolesnikovia 68
konkensis, *Chione* 132
konkensis, *Chione* (*Parvivenus*) 111, 120
konkensis, *Mactra basteroti* 13, 50, 107, 113–115
konkensis, *Mactra* (*Eomactra*) *basteroti* 54, 56, 79, 107, 153, 157
konkensis, *Venus* 113

- ronshini*, *Ceratoderma* 173
kosovens, *Conger* 6, 52, 83
Kubanocardium 67
- labordei*, *Gari* 50, 55, 125, 126, 128, 148, 153
labordei, *Gari labordei* 114, 151
lactea, *Alvania* 189
lacteus, *Loripes* 92, 93, 149
laevigatoloweni, *Cardium* 67
laevigatoloweni, *Cerastoderma* 71, 134
laevigatoloweni, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 17, 53, 61, 73, 151
lajonkaireana, *Acteocina* 35, 39, 87–89, 117, 140, 188, 248
lamarcki, *Cerastoderma edule* 204
lamellosa, *Ostrea* 89
laminatocarinata, *Hydrobia* 104
Laphos 82
lapidosa, *Membranipora* 22
latisulcum, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*)
plicatum 14, 52, 71, 161, 233
latisulcum, *Cerastoderma plicatum* 132, 154–156, 158, 164
lepidosum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 53, 61, 72, 206, 235
Leptocythere 11, 21, 26, 27, 41, 46, 119, 123
lessitchenense, *Cardium* 68
lessitchinense, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*)
barboti 53, 78
leucippe, *Conger* 100
levinae, *Cerastoderma* 68
Limnocardium 46, 67, 121, 123
Limnocythere 21, 41
lineatus, *Mytilaster* 139, 149, 204
Lithoglyphidae 86, 88, 104
lithopodolicum, *Cerastoderma* 71
lithopodolicum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*)
obsoletum 14, 52, 57, 59, 163, 233
lithopodolicum, *Cerastoderma obsoletum* 114, 131, 132
littoralis, *Cyprideis* 27, 31, 34, 41, 42
littoralis, *Prosodacna* (*Prosodacna*) 47, 111, 121, 146
Littorina 95, 122, 138, 144
Littorinidae 86, 98, 143
Littorinopsis 95
Loripes 31, 34, 38, 45, 56, 93, 122, 127, 131, 138, 140, 142, 148, 183, 184, 187, 190, 196, 200
loweni, *Cardium* 67
loweni, *Cerastoderma* 18, 23, 71, 134
loweni, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 17, 22, 61, 73, 75, 150, 165
loweni, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *loweni* 53, 75
Loxoconcha 11, 27, 41, 42, 46, 119, 123
lucidus, *Donax dentiger* 114
lucidus, *Donax* (*Paradonax*) *dentiger* 18, 51, 64, 65
lucidus, *Formosulus* 54, 62, 82, 148, 153
lucidus, *Mytilaster incrasatus* 59, 60
Lucinidae 50, 51, 85, 88, 136
lupinus, *Dosinia* 92, 149, 151, 183, 184
Lutrar 134
Lymnaea 42, 87, 88, 107
Lymnaeidae 87, 88, 109
Lymnocardinae 68
- macarovici*, *Maetra* 61
macarovici, *Maetra* (*Sarmatimaetra*) 53, 61, 80
macellum, *Elphidium* 37, 41, 46
Maetra 7, 16, 17, 19, 25, 37, 38, 79, 119, 122, 129, 131–135, 152, 167–170, 187, 189, 190, 196–198, 200
Maetridae 50, 53, 79, 81, 85, 88, 106, 143
maeotica, *Articulina tenella* 27
maeotica, *Emmericia* 87, 107, 108, 215, 243
maeotica, *Dosinia* 27, 30, 32–37, 39, 84, 85, 89, 92, 138, 139, 141, 149, 151, 174, 175, 177, 178, 180, 183, 239
maeotica, *Gibbula* 27, 34, 39, 84, 85, 89, 95, 117, 141, 241
maeotica, *Helix* 38
maeotica, *Leptocythere* 31, 34
maeotica, *Ostrea edulis* 85, 88, 141, 149, 151, 180, 238
maeotica, *Pseudamnicola* 36, 107
maeotica, *Pseudamnicola* (*Staja*) 86, 87, 109, 213, 244
maeotica, *Quinqueloculina seminulum* 27, 41
maeotica, *Xestoleberis* 31, 34
maeoticum, *Cerastoderma* 179
maeoticum, *Cerithium comperei* 34, 84, 87, 90, 91, 118, 140, 141, 176, 180–182, 247
maeoticus, *Modiolus* 84, 85, 89, 92, 140, 141, 205, 239
maeoticus, *Trochus* 116
Maeotidia 109, 123, 201
mamedzadei, *Pholas sinzovi* 54
margarita, *Hydrobia* 103, 191
margarita, *Pseudamnicola* 106
margarita, *Pyrgula* 104, 186
margaritaeformis, *Pseudamnicola* 30, 32, 33, 35, 36, 103, 105–107, 110
margaritaeformis, *Pseudamnicola* (*Barassia*) 40, 84, 86, 103–105, 109, 110, 144, 185, 214, 244
margaritaeformis, *Pyrgula* 102, 104, 106, 214
marginatus, *Brachidontes* 33, 50, 51, 55, 56, 84, 85, 88, 89, 113, 114, 117, 126, 140, 148, 151, 153, 239
Marginellidae 87, 88
Martesiinae 82
maximus, *Musculus* (*Musculus*) *sarmaticus* 51, 63
maximus, *Musculus sarmaticus* 12, 17, 150
mediocarinata, *Conger* 83
mediosarmatica, *Paphia vitaliana* 52, 66, 134, 152
melanieforme, *Cerithium comperei* 31, 38, 84, 87, 90, 91, 118, 141, 180–182, 186, 247
Melanopsis 37, 123
Melaraphe 95
membranacea, *Rissoa* 189
Mesodesmatidae 50, 54, 85, 88, 106, 136, 143
michailowi, *Cerastoderma* 51, 133–135
michailowi, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 53, 61, 72, 165
micra, *Hydrobia* 26, 27, 30, 33–37, 84, 86, 89, 95, 96, 117, 139, 242
Micromelania 102, 104
Micromelaniidae 98, 104
milashevici, *Abra* 57
Miliolidae 16
millelocum, *Cerastoderma fischeriforme* 132
millelocum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *fischeriforme* 14, 52, 75, 234
Miltha 137
minima, *Odosomia pallida* 87, 91, 181, 248

- minor*, *Mohrensternia multicosata* 217
minuta, *Ervilia pusilla* 27, 30–37, 39, 60, 84, 85, 90, 143, 174, 175, 178, 180, 240
miopliocenica, *Anadara* 84, 187
miopliocenica, *Arca* 187
mircești, *Congerina* 83
mirum, *Cerastoderma* 173
mithridatis, *Cardium* 179
mithridatis, *Cerastoderma arcella* 30, 32–39, 84, 85, 139–141, 143, 144, 174, 177, 179, 180, 182
mithridatis, *Cerastoderma* (*Cerastoderma*) *arcella* 27, 31, 89, 149, 151, 239
modesta, *Paphia* 66, 115
Modioliformes 83
Modiolus 92, 122, 138, 205
modiolus, *Modiolus* 92, 205, 238
Mohrensternia 42, 96, 97, 122, 138, 216
moldavica, *Congerina* 83, 134, 185
moldavica, *Congerina moldavica* 52, 83
Monodacna 67, 125, 204
montagui, *Alvania* 34, 37, 84, 86, 88, 89, 117, 118, 177, 188, 199, 245
multicosata, *Mohrensternia* 89, 90, 116–118, 217
multicosata, *Mohrensternia multicosata* 245
multicosatus, *Musculus* (*Musculus*) *sarmaticus* 51, 63
multicosatus, *Musculus sarmaticus* 134
Murex 137
Musculus 16, 63, 134, 150, 196
mutabilis, *Sphaeronassa* 110
mutabilis, *Sphaeronassa mutabilis* 110, 120
Myidae 88
Mytilaster 31, 34, 38, 45, 122, 134, 138, 139, 141, 142, 150, 174, 187, 190, 200
Mytilidae 50, 51, 85, 88, 136, 205
Mytiliformes 83
mytilopsis, *Congerina* 100

naliivkini, *Cerastoderma* 134
naliivkini, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 52, 61, 74, 150
naliivkini, *Maetra* 157
nana, *Zostera* 141
nargiavagicum, *Limnocardium* 173
Nassariidae 87, 88, 143
Nassarius 122, 142, 187, 190
nasyrica, *Mohrensternia* 27, 34–36, 38, 39, 84, 86, 89, 97, 98, 117, 141, 177, 188, 216, 218, 245
Naticidae 87, 88
natjurus, *Donax* (*Paradonax*) 65
navicula, *Congerina* 184
navicula, *Congerina amygdaloides* 30–33, 35–37, 39, 41–43, 45, 84, 85, 100, 101, 119, 144, 184, 185, 241
navicula, *Congerina navicula* 184
naviculata, *Paphia* 14, 52, 55, 61, 66, 94, 132–135, 149, 197
naviculoides, *Musculus* (*Musculus*) *sarmaticus* 51, 63
naviculoides, *Musculus sarmaticus* 12, 13
naviculus, *Musculus* 115, 150, 151, 153
naviculus, *Musculus* (*Musculus*) 63
nebula, *Bela* 189
nefandum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *obsoletum* 17, 52, 58, 59
nefandum, *Cerastoderma obsoletum* 18, 23, 114, 133

neritea, *Cyclope* 189
Neritidae 86, 88, 212
Neritina 107, 212
Neritodonta 103
neumayri, *Congerina* 83, 134
neumayri, *Congerina neumayri* 52, 83
nevesskajae, *Cerastoderma* (*Planacardium*) 53, 61, 64, 65, 78, 133, 150, 208, 235
nevesskajae, *Donax* 61, 133, 149, 152
nevesskajae, *Donax* (*Paradonax*) 51, 210, 235
nevesskae, *Dreissenomya* 107
nigrum, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) *subfittoni* 11, 14, 53, 78
nigrum, *Cerastoderma subfittoni* 22, 23, 133, 134, 197
niveus, *Loripes dentatus* 12, 50, 51, 56, 113, 114, 131, 149, 151, 153
nobile, *Limnocardium* 173
Nonionidae 16
novorossica, *Congerina* 83
novorossica, *Congerina amygdaloides* 37, 47, 100, 110, 111, 120, 128, 145
novarossica, *Didacna* (*Pontalmyra*) 111, 121
novorossicum, *Cerithium* 91, 176
Nubecularia 16
nucleolus, *Congerina* 83
Nucula 187

obliquoobsoletum, *Cerastoderma* 18, 134
obliquoobsoletum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 52, 61, 74, 150
oblonga, *Congerina navicula* 184
obscura, *Nodobacularella* 27
Obsoletiforma 12, 17, 68–72, 133–135, 152, 154, 163–168, 171, 172, 196, 206, 232, 233
obsoletiforme, *Cerastoderma* 134
obsoletiforme, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 61, 73, 151
Obsoletiformes 67, 71, 206
obsoletum, *Cardium* 67, 68, 179
obsoletum, *Cerastoderma* 50, 71, 134, 165, 173
obsoletum, *Cerastoderma obsoletum* 13, 18, 22, 23, 51, 114, 132–134
obsoletum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 12, 50, 55, 57, 59, 61, 71, 74, 132, 133, 150, 163, 165, 206, 234, 235
obsoletum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *obsoletum* 14, 52, 59, 151, 154, 164, 232, 233
obsoletum, *Cerastoderma obsoletum* 164
ochetophorum, *Limnocardium* 121
odessae, *Limnocardium* (*Tauricardium*) 47, 111, 121
Odostomia 37, 122
Omalogyra 122, 138
Omalogyridae 87, 88
oncescui, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 53, 61, 74
orthezensis, *Tornus* 34, 87–89, 117, 118, 246
ossovinarum, *Hydrobia* 30–36, 38, 40, 84, 86, 102–105, 107, 140, 143, 144, 185, 242
Ostrea 42, 122, 187, 190
Ostreidae 50, 51, 85, 88, 136
ovata, *Abra* 57, 58, 92, 93, 149

pagoda, *Hydrobia* 103, 191
pagoda, *Pseudamnicola* 111

- pagoda*, *Pseudamnicola* (*Barassia*) 244
pagodaeformis, *Pyrgula* 102, 104
pagodaeformis, *Pseudamnicola* 35, 39, 107, 110
pagodaeformis, *Pseudamnicola* (*Barassia*) 86, 87, 103, 104, 109, 244
pallasi, *Theodoxus* 144
pallida, *Ostomia* 89, 91, 117, 141, 177, 189
pallida, *Ostomia pallida* 91
panticapaea, *Congeria* 30–43, 45, 83–85, 100–102, 106, 119, 121, 140, 142, 144, 180, 185, 211, 241
panticapaea, *Congeria panticapaea* 101, 102, 184
panticapaea, *Hydrobia* 30–36, 84, 86, 102–104, 107, 144, 242
Paphia 17, 65, 66, 93, 95, 122, 131, 133–135, 138, 140–142, 150, 152, 187, 188, 190, 196, 197, 200
papilio, *Musculus* 61, 134
papilio, *Musculus* (*Musculus*) 51, 63, 64
papyracea, *Thracia* 189
Paradacna 46, 121, 123
Paradonax 64, 210
parva, *Mohrensternia* 97, 98, 216
Parvicardium 121, 122, 138, 209
Parvivenus 121, 145
parvula, *Eulimella* 87–89, 116, 117, 248
parvula, *Nuculana fragilis* 84, 187
parvulus, *Donax* (*Paradonax*) *dentiger* 51, 64, 65
parvum, *Cerastoderma* (*Planacardium*) 55, 78, 209, 235
paucicostatum, *Acanthocardia* 189
Peneroplidae 16
perversa, *Triphora* 189
pesanseris, *Cryptomacra* 16, 23, 50, 54, 62, 81, 134, 197
pestis, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) *pium* 77, 207
pestis, *Cerastoderma pium* 53
Petricola 192
phaseolinus, *Modiolus* 189
philippii, *Gibberula* 34, 37, 84, 87–89, 117, 118, 177, 188, 248
Pholadidae 50, 54, 81, 82
Pholas 82, 150, 152, 170
Phyllocardium 48, 67
Pirenella 45, 91, 99, 117, 122, 138, 140, 180, 187, 190, 218, 248
pium, *Cerastoderma* 23, 133, 134, 197
pium, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) 11, 14, 22, 55, 61, 77, 207
pium, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) *pium* 53, 77, 207
Plagiadacna 16, 111, 121, 123
Planacardium 17, 68, 69, 133, 135, 162, 166, 171, 196, 207
Planorbidae 87, 88
Planorbis 26, 42, 177
planorbis, *Skeneopsis* 30, 87–89, 117, 187, 246
planus, *Donax* 61, 149, 152
planus, *Donax* (*Paradonax*) 51, 64, 65, 211, 236
Plicatiforma 12, 17, 68–70, 113, 133–135, 152, 154–156, 158–167, 171, 172, 196, 232, 233
Plicatiformes 67, 68
Plicatocardium 67, 78
plicatofittoni, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*) *plicatum* 17, 19, 52, 71, 161, 162, 233
plicatofittoni, *Cerastoderma plicatum* 18, 23, 51, 154, 156, 173
plicatum, *Cardium* 67, 162
plicatum, *Cerastoderma* 62, 152, 154, 158
plicatum, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*) 50, 55, 61, 69, 70, 133, 150, 151, 154, 158, 161–163
plicatum, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*) *plicatum* 14, 52, 71, 154, 161, 232
plicatum, *Cerastoderma plicatum* 13, 18, 22, 23, 51, 132, 133, 155, 156, 158, 163, 173
podolica, *Macra* 18, 23, 62, 129, 133, 135, 148, 167–169
podolica, *Macra* (*Sarmatimacra*) 19, 21, 24, 50, 54, 80, 149, 167, 236, 238
poenensis, *Congeria neumayri* 52, 83
Polinices 122, 137, 138, 142, 187, 190, 199
politioanei, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) 11, 55, 61, 77
politioanei, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) *politioanei* 53, 77
politioanei, *Congeria* 83
politioanei, *Congeria moldavica* 52, 83
Politiitapes 95, 188
politus, *Theodoxus* 185, 103, 212
politus, *Theodoxus politus* 119
polymorpha, *Dreissena* 30, 33, 35, 84, 85, 100, 101, 119, 121, 144, 177, 184, 185, 241
ponderosa, *Paphia* 17, 18, 22, 23, 50, 52, 61, 66, 94, 133, 149, 151, 152, 171, 188
Pontalmyra 123
Pontoniella 42, 46, 123, 124
poroschini, *Pseudomacra* 54, 62, 81, 135, 168
poroshini, *Spirolina* 27
Potamididae 87, 88, 136, 218
praefischerianum, *Cerastoderma* 134
praefischerianum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 53, 61, 73, 150, 165
praeforme, *Cerastoderma* (*Planacardium*) *doengingki* 53, 79
praeoblonga, *Congeria* 100
praeoblonga, *Congeria amygdaloides* 101, 119
praeplicatum, *Cardium* 68
praeplicatum, *Cerastoderma* 23, 50, 131, 132, 152, 161, 164
praeplicatum, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*) 50, 55, 57, 69, 70, 132, 149, 151, 162, 163
praeplicatum, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*) *praeplicatum* 14, 52, 57, 69, 70, 153, 154, 162, 163, 232, 235
praeplicatum, *Cerastoderma praeplicatum* 13, 51, 113, 114, 131, 132, 152, 154–156, 161
praepodolica, *Ervilia pusilla* 60, 90
praepontica, *Littorina* 34–36, 84, 86, 89, 95, 107, 117, 242
priscus, *Donax* 55, 61, 149, 151
priscus, *Donax* (*Paradonax*) 64
priscus, *Donax* (*Paradonax*) *priscus* 51, 64, 65
Prophyllocardium 68
Prosodacna 46, 121, 123, 173
protractiforme, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *quadripartitum* 53, 76

- Protractiformes* 67, 71
protractum, *Cardium* 67
Psammobiidae 50, 54
pseudalvania, *Alvania* 27, 36, 84, 89, 96,
 97, 117, 141, 176–178, 180–182, 215
pseudalvania, *Alvania pseudalvania* 84, 86,
 97, 181, 245
pseudalvania, *Mohrensternia* 34, 116
Pseudamnicola 27, 43, 102–106, 109, 123,
 125, 137, 145, 184–186, 190,
 191, 201, 213
pseudangulata, *Mohrensternia* 97
Pseudocatillus 46, 121, 123
pseudocatillus, *Pseudocatillus* 47, 111, 121,
 146, 202
pseudocuneata, *Quinqueloculina* 27
pseudofischerianum, *Cerastoderma* 134
pseudofischerianum, *Cerastoderma* (*Obsole-*
tiforma) 53, 61, 73
pseudoinflatum, *Cerastoderma* (*Obsoletifor-*
ma) 53, 61, 74
Pseudomactra 19, 79, 81, 129, 168, 171,
 196, 203
pseudomichailovi, *Cerastoderma* (*Obsoleti-*
forma) *gatuevi* 52, 75
pseudonivea, *Lucina* 116
pseudoniveus, *Loripes* 27, 33–37, 39, 56,
 84, 85, 89, 92, 93, 149, 151, 174, 175,
 177, 184, 239
pseudoplicatum, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*)
praeplicatum 14, 52, 57, 70, 158, 162,
 232
pseudoplicatum, *Cerastoderma praeplicatum*
 13, 114, 131, 156, 161
pseudosarmatica, *Mohrensternia* 97, 188, 216
pseudosemisulcatum, *Cerastoderma* 173
pseudosemisulcatum, *Cerastoderma* (*Obsole-*
tiforma) 53, 61, 72, 165
pseudotellina, *Cryptomactra* 11, 14, 54, 55,
 61, 81, 133, 134, 168
pseudovariabilis, *Pseudamnicola* 30, 32, 33,
 35, 36, 103, 107
pseudovariabilis, *Pseudamnicola* (*Staja*) 37,
 41, 42, 84, 86, 106, 109, 144, 186, 214
pseudovariabilis, *Valvata* 106
pulla, *Tricolia* 189
pullastra, *Paphia* 95
punctillata, *Cyprideis* 42
purpurina, *Pseudamnicola* 35, 36, 43, 103, 107
purpurina, *Pseudamnicola* (*Barassia*) 86, 87,
 103–106, 110, 144, 186, 244
purpurina, *Pyrgula* 102, 104
pusanovi, *Chondrus* 38
pusilla, *Ervilia* 50, 55, 60–62, 89, 90, 116,
 117, 140, 151
pusilla, *Ervilia pusilla* 60, 90, 114
Putilla 33–35, 84, 88, 117, 122, 139, 246
Pyramidellidae 87, 88, 142
Pyrgula 47, 102–104, 111, 191
Pyrgulidae 86, 88, 104
quadripartitum, *Cerastoderma* 51
quadripartitum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*)
 61, 74, 76, 165
quadripartitum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*)
quadripartitum, 53, 76
quarispinosa, *Coelacanthia* 33, 35, 36, 86,
 87, 89, 98, 116, 182, 183, 199, 246
radiatum, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*)
janoscheki 53, 77
raricostata, *Alvania pseudalvania* 84, 86,
 97, 180, 181, 215, 245
rarilineata, *Gibbula* 95
rarilineatus, *Trochus* 95
raram, *Cerastoderma* (*Planacardium*) 53, 61,
 78, 150, 208, 235
reflexa, *Abra* 11, 13, 14, 23, 50, 54–58,
 61, 62, 92, 113–115, 131–134, 148–151,
 153, 170
Replidacna 68
reticulatum, *Bittium* 27, 30–39, 84, 87–89,
 99, 107, 117, 139, 140, 177, 188,
 189, 246
reticulatus, *Nassarius* 189
retowskii, *Nassa* 116
retowskii, *Nassarius* 37, 84, 87, 89, 99,
 100, 116, 177, 188, 248
retowskii, *Nassarius* (*Phrontis*) 99
rhomboidea, *Congeria* 48
rimopora, *Loxoconcha* 34
ringeiseni, *Cerastoderma obsoletum* 114, 173
ringeiseni, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*)
obsoletum 52, 58, 59, 163
ringeiseni, *Congeria* 100
Rissoa 122, 138–140, 187, 190
Rissoidae 86, 88, 98, 136, 142, 143, 183,
 215
rissoides, *Odostomia* 91
rostriformis, *Dreissena* 144, 177
Rotaliidae 16
rubiginosum, *Cerithium* 90, 99, 188
rubiginosum, *Cerithium rubiginosum* 90
rugata, *Paphia* 149
rumanus, *Lithoglyphus* 86, 88, 103, 106, 107
rustovense, *Cerastoderma fittoni* 23, 134,
 173
rustovense, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*)
fittoni 52, 71, 161, 233
ruthenicum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*)
obsoletum 12, 14, 52, 57, 59, 69, 132,
 151, 153, 154, 163, 164, 232, 234
ruthenicum, *Cerastoderma obsoletum* 13,
 23, 51, 113–115, 131, 132, 164, 165
rutrum, *Donax* (*Paradonax*) 65
rutrum, *Donax* 64, 115
sallomacensis, *Donax* (*Paradonax*) 65
Sandria 109
sarmatica, *Congeria* 52, 83, 100, 119
sarmatica, *Crassostrea gryphoides* 12, 50,
 51, 55, 113, 114, 132, 149, 152, 197
sarmatica, *Gastrana fragilis* 54, 57, 113,
 114, 148, 151
sarmatica, *Gari labordei* 12, 54, 55, 113,
 114, 125, 126, 135, 148, 151
sarmaticum *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*)
 12, 52, 55, 61, 74, 165
sarmaticus, *Musculus* 55, 61, 115, 131, 134,
 149–151
sarmaticus, *Musculus* (*Musculus*) 50, 63, 64
sarmaticus, *Musculus* (*Musculus*) *sarmati-*
cus 51, 63
Sarmatimactra 79, 80, 119, 129, 157, 167–
 170, 196
sartasense, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*)
 53, 61, 74

- savuli*, *Congerina* 83, 134
savuli, *Congerina savuli* 52, 84
 Scaphandridae 87, 88
Schonni, *Nassarius* 110
Scrobicularia 92
 Scrobiculariidae 50, 54, 85, 88, 106, 111, 136, 143
scythica, *Abra alba* 50, 54, 56, 113–115
secunda, *Paphia* 94
semiplicatus, *Theodoxus crenulatus* 104
semistriatus, *Nassarius* 99
semistriatus, *Nassarius* (*Amyclina*) 99
simplex, *Dreissena* 47, 110, 111, 121, 146
simulans, *Neritina* 103
sinzovi, *Pholas* 62, 82
sinzovi, *Pholas sinzovi* 54
sinzovi, *Mytilaster incrassatus* 51, 59, 114, 134, 150
sinzowi, *Turricaspia* (*Turricaspia*) 104, 108
sinzowi, *Turricaspia* 33, 35, 37, 39, 41–43, 84, 86, 103, 107, 144, 185, 243
sinzowii, *Pyrgula* 102, 104, 108
 Skeneopsidae 87, 88
Skeneopsis 122
Solen 24, 130, 150
 Solenidae 50, 54
Spaniodontella 203
Sphenia 122, 138, 141, 175, 187, 190
Sphaeronassa 122
Spirolina 16
squamatum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *loweni* 53, 75
Staja 103, 104, 106, 109, 125, 186, 213
starobogatovi, *Caspiohydrobia* 30, 31, 33, 36, 41, 84, 86, 103, 105, 107, 140, 144, 212, 213, 242
stefanescui, *Theodoxus* 30, 31, 33, 35–37, 39, 41–43, 84, 103, 104, 107, 119, 144, 185, 242
stefanescui, *Theodoxus* (*Calvertia*) 86, 103
Steromphala 95
striata, *Micromelania* 104, 108
striata, *Pseudamnicola* 32, 33, 35, 36, 107
striata, *Pseudamnicola* (*Staja*) 37, 41, 42, 84, 86, 103, 104, 109, 144, 186, 214, 243
striata, *Pyrgula* 102, 104
striatocarinata, *Hydrobia* 31, 35, 36, 40, 84, 86, 102–105, 107, 144, 185, 242
striatulum, *Cerithium* 31, 33, 84, 87, 89, 98, 99, 117, 140, 188, 247
subangulata, *Rissoa* 34, 35, 37, 84, 86, 89, 96, 116, 176, 199, 244
subbasteroti, *Congerina* 100
subbotinae, *Hauerina* 27, 37
subcarinata, *Congerina* 121
subclaviformis, *Congerina* 100
subgranosus, *Porosonion* 19
subfittoni, *Cerastoderma* 135
subfittoni, *Cerastoderma subfittoni* 23
subfittoni, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) 55, 61, 76, 77
subfittoni, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) *subfittoni* 53, 78
subfragilis, *Solen* 13, 19, 50, 55, 57, 61, 62, 113–115, 131, 133, 135, 148, 150, 151, 153, 171, 196, 197
subhispidum, *Parvicardium* 92, 210
subinflata, *Rissoa* 27, 31, 33–39, 84, 86, 89, 96, 98, 104, 107, 116, 139, 140, 175–177, 182, 183, 187, 188, 245, 246
subodessae, *Limnocardium* (*Euxinocardium*) 47, 111, 121
subringeiseni, *Cerastoderma* 173
subtruncata, *Spisula* 157, 189, 237
suense, *Cerastoderma* 69
suense, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*) 52, 61, 70
suessi, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) 53, 55, 61, 77
suessiforme, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) *politioanei* 53, 77
sultanensis, *Mytilaster incrassatus* 59
superstes, *Mactra* 33, 37, 43, 84, 85, 106, 107, 110, 119, 120, 143, 144, 149, 151
superstes, *Mactra* (*Mactra*) 42, 107, 119, 240
tacutai, *Congerina* 83
tacutai, *Congerina elongata* 52, 84
talischensis, *Musculus sarmaticus* 150
talischensis, *Musculus* (*Musculus*) *sarmaticus* 51, 64
tamanensis, *Caspiohydrobia* 30–33, 35, 40, 42, 84, 86, 103, 105, 107, 144, 213, 243
tanaica, *Donax* (*Paradonax*) *dentiger* 64, 65
Tapes 65
tapesoides, *Mactra* 62, 134
tapesoides, *Mactra* (*Sarmatimacra*) 54, 80
 Tapetinae 65
tarchanensis, *Donax* (*Paradonax*) 64
taurica, *Paphia* 66, 94, 151
taurica, *Ostrea edulis* 88, 149
Tauricardium 67, 121, 123
tauriminima, *Putilla* (*Pseudosetia*) cf. – 86, 89
 Tellinidae 50, 54
tellinoides, *Abra* 26, 27, 30–39, 43, 47, 57, 58, 84, 85, 89, 92, 93, 110, 111, 120, 123, 140, 141, 143–146, 149, 151, 174, 175, 178, 201, 240
tenuissima, *Dreissena* 47, 110, 111, 120, 146
Terebralia 219
testae, *Alvania* 96, 97
testae, *Alvania* (*Actonia*) 96
Theodoxus 26, 31, 32, 41, 47, 111, 123, 144, 145, 184, 212
timida, *Mactra* 23, 62, 135
timida, *Mactra* (*Sarmatimacra*) 21, 54, 81
 Tornidae 87, 88
Tornus 37, 122, 138, 187
tortuosus, *Theodoxus* 119
touroueri, *Congerina* 101
touroueri, *Congerina panticapaea* 101, 102
touzini, *Congerina* 100
Trachycaspia 103
Trachyleberis 11, 31, 34
transcarpaticum, *Cardium* 67
trapeceoida, *Loxococoncha* 34
tricuspsia, *Paphia* 50, 52, 55, 61, 62, 66, 94, 149, 151, 152, 188
trigonula, *Ervilia pusilla* 13, 54, 60, 90, 113–115, 131
 Trochidae 85, 88
trochus, *Hydrobia* 104
trunculus, *Donax* 149
tubercularis, *Cerithiopsis* 189
tuberculifera, *Pirenella* 188
Turbo 137
turkmena, *Mactra* (*Sarmatimacra*) *vitaliana* 17, 54, 81, 237

- turkmena*, *Maetra vitaliana* 22, 23
Turricaspia 102–104, 108, 123, 125, 136, 137, 144, 145, 184–186, 190
turricula, *Rissoa* 96, 117, 188
turricula, *Turricaspia* 108
Turritella 137
turritissima, *Micromelania* 102, 104
turritissima, *Turricaspia* 33, 36, 86, 87, 103, 107, 108, 243
turritissima, *Turricaspia* (*Turricaspia*) 104, 108
tzankovi, *Cerastoderma* 69
tzankovi, *Cerastoderma* (*Plicatiforma*) 52, 61, 70

uiratamense, *Cardium* 51
uiratimensis, *Hydrobia* 96
ukrainikum, *Cerastoderma mithridatis* var. 179
Unio 26, 31, 41, 45, 47, 177
unioides, *Dreissenomya* 84, 85, 106, 107
urupense, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *bajarunasi* 53, 75
urupica, *Maetra* 23, 55, 61, 134, 197
urupica, *Maetra* (*Sarmatimactra*) 16, 22, 54, 79, 80

vagina, *Solen* 189
Valenciennius 46, 47, 123, 146
Valvata 26, 86, 87, 107, 248
Valvatidae 86, 88
variabilis, *Valvata* 106
vasluensis, *Congeria savuli* 52, 83
vasoevitshi, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) 53, 61, 76
Veneracea 192
Veneridae 50, 52, 65, 85, 88, 111, 136
Venerupis 95, 188
venestum, *Cerastoderma* 71, 133, 173
venestum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 52, 61, 73

ventricosa, *Rissoa* 33–37, 84, 86, 88, 89, 117, 177, 199, 244
ventrosa, *Hydrobia* 27, 34–36, 38, 39, 84, 86, 88, 89, 117, 139, 140, 177, 189, 242
Venus 137
venustus, *Donax* 149
vindobonense, *Cerastoderma obsoletum* 23, 51, 114, 173
vindobonense, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *obsoletum* 12, 14, 52, 58, 59, 163, 234
vitaliana, *Maetra* 61, 134, 167–169, 171
vitaliana, *Maetra* (*Sarmatimactra*) 17–19, 22, 50, 79, 81, 149, 167
vitaliana, *Maetra* (*Sarmatimactra*) *vitaliana* 54, 81, 236, 238
vitaliana, *Maetra vitaliana* 13, 14, 18, 23, 51, 133
vitaliana, *Paphia* 18, 22, 23, 50, 55, 61, 62, 65, 66, 94, 113, 115, 131, 132, 149, 151
vitaliana, *Paphia vitaliana* 12, 13, 52, 66, 114, 131, 153
Viviparus 41, 86, 88, 123, 177
Viviparidae 86, 88
volhynicum, *Cerastoderma kaundense* 131, 165
volhynicum, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) *kaundense* 12, 52, 75, 164, 234, 235
volhynicum, *Cerithium* 116, 118
vulgatum, *Cerithium* 189

widhalmi, *Chione* (*Parvivenus*) 47, 111, 120, 145, 146, 201
wiesenense, *Cerastoderma* (*Inaequicostata*) 14, 53, 55, 77

Xestoleberis 11, 27, 41, 46, 119, 123

Zagrabica 47, 111, 123
zardabii, *Pholas* 54, 62, 82
zhizhchenki, *Cerastoderma* (*Obsoletiforma*) 53, 61, 72
zitteli, *Mohrensternia* 97

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава I	
ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БАСЕЙНОВ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ПАРАТЕТИСА В ПОЗДНЕМ МИОЦЕНЕ И РАННЕМ ПЛИОЦЕНЕ	6
Сарматский этап	-
Мэотический этап	25
Понтический этап	46
Глава II	
СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ	49
Сарматский бассейн	-
Мэотический бассейн	84
Понтический бассейн	110
Глава III	
ПРОИСХОЖДЕНИЕ И СТАНОВЛЕНИЕ ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ В ПОЗДНЕМ МИОЦЕНЕ – РАННЕМ ПЛИОЦЕНЕ	112
Сарматский век	-
Мэотический век	116
Понтический век	120
Глава IV	
УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ МОЛЛЮСКОВ В ПОЗДНЕМИОЦЕНОВЫХ И РАННЕПЛИОЦЕНОВЫХ БАСЕЙНАХ. ДОННЫЕ МОЛЛЮСКОВЫЕ СООБ- ЩЕСТВА И ИХ СМЕНА ВО ВРЕМЕНИ И ПРОСТРАНСТВЕ	125
Сарматский бассейн	-
Мэотический бассейн	135
Понтический бассейн	144
Глава V	
ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМО- И ВИДООБРАЗОВАНИЕ У САРМАТСКИХ И МЭОТИЧЕСКИХ МОЛЛЮСКОВ	147
Сарматский бассейн	148
Мэотический бассейн	174
Глава VI	
ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ЧЕРТЫ РАЗВИТИЯ МОЛЛЮСКОВ В УСЛОВИЯХ ЗАМКНУТЫХ И ПОЛУЗАМКНУТЫХ БАСЕЙНОВ ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА – РАННЕГО ПЛИОЦЕНА	193
ОПИСАНИЕ НОВЫХ ВИДОВ	205
ЛИТЕРАТУРА	220
ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ	232
ТАБЛИЦЫ I–XXVIII.	249
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	277

CONTENTS

INTRODUCTION	5
Chapter I	
HISTORY OF DEVELOPMENT OF BASINS IN THE EASTERN PART OF PARATE- THYS IN LATE MIOCENE AND EARLY PLIOCENE	6
Sarmatian stage	-
Maeotian stage	25
Pontian stage	46
Chapter II	
SYSTEMATIC COMPOSITION	49
Sarmatian basin	-

Maeotian basin	84
Pontian basin	110
Chapter III	
ORIGIN AND FORMATION OF FAUNAL ASSEMBLAGES IN LATE MIOCENE –	
EARLY PLIOCENE	112
Sarmatian age	-
Maeotian age	116
Pontian age	120
Chapter IV	
LIVING CONDITIONS OF MOLLUSCS. BENTHONIC MOLLUSCAN ASSEMBLA-	
GES AND THEIR CHANGE IN TIME AND SPACE	125
Sarmatian basin	-
Maeotian basin	135
Pontian basin	144
Chapter V	
VARIABILITY AND SPECIATIONS OF SARMATIAN AND MAEOTIAN MOLLUSCS	147
Sarmatian basin	148
Maeotian basin	174
Chapter VI	
DISTINCTIVE FEATURES OF DEVELOPMENT OF MOLLUSCS IN CLOSED	
AND SEMICLOSED BASINS DURING LATE MIOCENE – EARLY PLIOCENE . . .	193
DESCRIPTIONS OF NEW SPECIES	205
REFERENCES	220
EXPLANATION OF PLATES	232
PLATES I–XXVIII	249
INDEX	277

Любовь Борисовна Ильина
Лидия Александровна Невеская
Нина Петровна Парамонова
ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ МОЛЛЮСКОВ
В ОПРЕСНЕННЫХ БАССЕЙНАХ НЕОГЕНА ЕВРАЗИИ

Труды Палеонтологического института,
том 155

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор А.А. Шевырев. Редактор издательства Д.В. Петрова
Художественный редактор С.А. Литвак, Технический редактор Г.П. Каренина

Подписано к печати 29/1 – 76 г. Т-03426. Усл. печ. л. 25,2+0,18 вкл.
Уч-изд.л. 28,2. Формат 70×108 1/16. Бумага офсетная № 1. Тираж 1000 экз
Тип. зак. 748 Цена 3 р. 17 к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука", 103717 ГСП, Москва, К-62, Подсосенский пер., 21
1-я типография издательства "Наука", 199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

35. 7к.

Л.Б.ИЛЬИНА, Л.А.НЕВЕССКАЯ, Н.П.ПАРАМОНОВА