

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО
СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ СССР
МИНИСТЕРСТВО НАРОДНОГО ОБРАЗОВАНИЯ МОЛДАВСКОЙ ССР
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ «ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫХ
ОРГАНИЗМОВ»

ТИРАСПОЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
ИМЕНИ Т. Г. ШЕВЧЕНКО.

ТЕЗИСЫ

ДОКЛАДОВ ВТОРОГО ВСЕСОЮЗНОГО
СИМПОЗИУМА ПО МОРФОЛОГИИ, СИСТЕМЕ,
ФИЛОГЕНИИ И ЭКОГЕНЕЗУ ДВУСТВОРЧАТЫХ
МОЛЛЮСКОВ

ТИРАСПОЛЬ, 1978

РЕДКОЛЛЕГИЯ:

Невесская Л. А. [ответственный редактор]

Собецкий В. А., Янакевич А. Н.

А. А. Али-Заде, Г. М. Мамедьярова

РАЗВИТИЕ МАКТРИД НА КОНЕЧНОМ ЭТАПЕ ИХ СУЩЕСТВОВАНИЯ В КАСПИЙСКОЙ ОБЛАСТИ

1. В Каспийской области мактры после значительного перерыва (ранний-средний плиоцен) вновь появились в начале позднего плиоцена — в акчагыльском бассейне. В течение акчагыльского века они претерпели ряд морфологических изменений, достигли расцвета и вымерли.

2. Главным и решающим фактором, оказавшим влияние на морфологическую трансформацию мактрид в акчагыле явилась смена условий обитания. При этом для них условия экологического оптимума сложились не сразу.

3. В истории развития мактрид акчагыльского бассейна прослеживаются следующие основные этапы, отражающие основные этапы изменения геобиохимической обстановки бассейна:

а) в самом начале раннеакчагыльского времени, когда в Каспийскую область, заполненную пресными водами балаханского бассейна, проникли морские воды с акчагыльской фауной, наблюдалось обеднение видового состава мактрид, уменьшение их размеров и утонение раковин. Однако скоро произошло повышение солености вод, что привело к широкому расселению мактрид по всей площади бассейна;

б) в среднеакчагыльское время вновь произошло некоторое опреснение бассейна, в силу чего условия обитания для всех акчагыльских моллюсков, в том числе и для мактрид, оказались неблагоприятными. Мактриды в это время были редки и характеризовались мелкими размерами;

в) третий этап в истории развития мактрид в акчагыльское время был этапом расцвета их, когда наблюдались интенсивная вспышка видообразования (в позднем акчагыле насчитывается

около 40 видов), а также увеличение абсолютных размеров. Этот этап был в основном обусловлен осолонением акчагыльского бассейна до оптимальных величин;

г) однако этап расцвета оказался недолговечным, и в начале апшеронского века, который ознаменовался новым сильным опреснением бассейна, отмечались лишь единичные угнетенные реликтовые формы мактрид, которые вскоре полностью исчезли.

4. Состав акчагыльских мактрид был сходен с составом предковых миоценовых форм, отражая тем самым генетическую связь с последними. Весьма показательно наличие среди мактрид акчагыля представителей рода *Лютрариа*.

Л. С. Белокрис

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ МАКТРИД В ПОНТО-КАСПИЙСКОМ БАСЕЙНЕ В НЕОГЕНОВОМ ПЕРИОДЕ

В связи со стадийностью геологического развития Понто-Каспийского бассейна в неогеновом периоде развитие мактрид в нем (как и ряда других органических групп) носило прерывистый характер. Устанавливается несколько независимых этапов развития мактрид: 1) сакараульский, 2) тархан-чокракский, 3) конкско-сарматский, 4) мэотический, 5) акчагыльский (куяльницкий). Каждый из этих этапов характеризуется проникновением в Понто-Каспийский бассейн мактр (в составе иммигрировавших морских фаун), их существованием в течение какого-то времени и последующим вымиранием. Слои, отложенные в промежутках между названными этапами, не содержат представителей мактрид, которые могли бы связывать виды этого семейства в единую филогенетическую последовательность.

Выдающимися этапами в эволюции мактрид в Понто-Каспийском бассейне были конкско-сарматский и акчагыльский, в течение которых эта группа претерпела интенсивное формо- и видообразование. Другие этапы характеризуются лишь более или менее кратковременным существованием 1 — 2 видов мактр, по-видимому, представлявших собой мало изменившихся дериватов средиземноморских.

Биометрическое изучение сарматских мактр (Белокрис, 1963; Сидорова, 1959) позволило упростить их систематику, исключив, как недействительные, большинство ранее описанных «видов» и «вариететов», и получить ряд объективных морфометрических характеристик популяций мактр, сравнительный анализ которых (в со-

четании с изучением общих биологических и геологических изменений в бассейне) позволил подойти к выяснению закономерностей их формо- и видообразования.

При изучении систематики и филогении сарматских мактр, учитывая их массовое нахождение в отложениях, представилось возможным исходить из следующих положений:

1. Видом (или подвидом) могут считаться такие формы мактр, которые известны по популяциям (т. е. встречены в массовом количестве хотя бы в одной области бассейна), но не только по редко и единично находимым экземплярам.

2. Массово встречающиеся совместно (в слое, осадок которого, очевидно, был грунтом биотопа) формы мактр, отчетливо разделяющиеся по какому-либо морфологическому или морфометрическому признаку на 2 — 3 группы (практически без переходных форм между ними), представляли собой разные виды. Совместное сосуществование таких видов могло быть возможным только в случае их экологической разобщенности.

3. Формы мактр, не встречавшиеся совместно, могли представлять собой как подвиды одного вида, так и разные виды. Таксономический ранг таких форм должен оцениваться с точки зрения того, насколько отличающие их признаки могут отражать разное биологическое (экологическое) качество. Нахождение переходных (по отличающему признаку) популяций свидетельствует в пользу подвидового ранга таких форм (аллопатрические и аллохронные подвиды).

Существование и изменчивость мактр в сарматском бассейне контролировались физическими (солевой режим вод, характер грунтов, глубины и др.) и биологическими (состав и структуры биоценозов, межвидовые отношения и др.) факторами. Изменчивость физических факторов в пределах, допускавших существование мактр, влияла на их эволюцию двояко: а) обуславливая элиминацию других моллюсков, высвобождала ранее занятые экологические ниши, создавая потенциальные возможности адаптивной экспансии мактр в процессе перестройки биоценозов; б) в определенных, «субкритических» диапазонах условий вызывала нарушение сложившихся физиологических функций и реакций видов, что приводило к определенным изменениям и их фенотипов. Влияние биотических факторов определялось характером межвидовых отношений в биоценозах и прежде всего — конкуренцией за место и пищу в биотопах. О характере этих связей по ископаемому материалу можно судить предположительно, основываясь на возможной в

ряде случаев оценке биологической значимости морфологических признаков у двустворок и наблюдениях совместной встречаемости разных моллюсков, что позволяет приблизиться к пониманию структур бывших биоценозов и их смен («эволюции вне биоценозов не бывает»). При тенденции к экологической экспансии вида (биологически целесообразной как способствующей его распространению и процветанию), отражением чего, по-видимому, и является широкая индивидуальная и популяционная морфологическая изменчивость, при благоприятных условиях неизбежна экологическая дифференциация популяций и как следствие — возникновение новых таксонов у мактр.

У ранне-среднесарматских мактр выделяются следующие основные направления формо- и видообразования, обусловленные их экогенезом и действием естественного отбора.

1. Увеличение размеров раковин и степени их выпуклости, уменьшение их удлинненности и углубленности их мантийного синуса, усиление килевого перегиба вплоть до развития гребневидного кыля как результат приспособления к обитанию у поверхности грунта (ряд *Mastra eichwaldi eichwaldi*—*M. eichwaldi crassa*—*M. pallasi pallasi*—*M. pallasi fabreana*). Этот процесс приспособления протекал прерывисто-непрерывно и приводил к возникновению аллохронных подвидов и в отдельных случаях (достижение нового экологического уровня) — к образованию новых видов (*M. pallasi*).

2. Уменьшение размеров и выпуклости раковин, увеличение их удлинненности и углубленности их мантийного синуса, выполаживание закилевого поля и сглаживание кыля вследствие приспособления к относительно более глубокому зарыванию. Этот процесс осуществлялся быстро, скачкообразно и, очевидно, завершался репродуктивной изоляцией обособившихся частей одновременно существовавших популяций (отсутствие переходных форм), т. е. возникновением новых видов (*M. podolica*, *M. vitaliana*).

Особую экологическую ветвь представляют виды *Cryptomastra*, возникшей от *M. eichwaldi eichwaldi* вследствие ее адаптации к жизни на топких илистых грунтах.

Характерно, что молодь некоторых видов сарматских мактр обладает менее выпуклыми раковинами, чем их взрослые особи. Нельзя исключить возможность использования этого признака (малой выпуклости раковин юных особей) при видообразовании путем экологической изоляции части популяций, занимавших в биотопах более глубокие ниши. Этот признак, как полезный и соответствующий новым экологическим условиям, мог удерживаться на

все более поздних стадиях онтогенеза, пока не закреплялся окончательно и у взрослых особей (видообразование путем частичной неотении).

Непосредственное влияние условий абиотической среды на отмеченные особенности морфогенеза сарматских мактр было, по-видимому, несущественным, так как, судя по другим сопутствующим моллюскам, колебания условий абиотической среды в ранне-среднем сармате (когда реализовались эти варианты морфогенеза) происходили, очевидно, в удовлетворительных для мактр пределах. Изменения абиотической среды явились главной причиной мелко-рослости мактр позднего сармата. Предваряющее этот этап сходное формообразование отмечено среди южноукраинских мактр еще в раннюю половину среднего сармата в диманном (?) водоеме на северо-востоке Борисфенского залива. Однако эти мактры являвшиеся сильно измененными морфами *M. rotolica* и *M. pallasi*, к настоящим позднесарматским мактрам никакого генетического отношения не имеют.

Позднесарматские мактры в своем морфогенезе в определенной степени следуют уже «проторенными» путями; им присущи два основных типа раковин: несколько удлиненные и уплощенные, приспособленные, вероятно, к относительно более глубокому зарыванию (тип *M. caspia*), укороченные и более выпуклые с круто поставленным закилевым полем, приспособленные к обитанию у поверхности грунта (тип *M. bulgarica*).

Зубной аппарат сарматских мактр был подвержен изменчивости, лишенной строгой направленности, что было обусловлено, вероятно, влиянием абиотических условий среды (прежде всего солености).

Таким образом, формо- и видообразование среди сарматских мактр в процессе их приспособительной эволюции находились под непосредственным контролем естественного отбора и носили в основном экогенетический характер.

Ачкагыльские мактры обладают во многих случаях большим морфологическим сходством с сарматскими, что является, очевидно, следствием их конвергентного развития в общем по тому же экогенетическому плану, по которому эволюционировали сарматские мактры. Важнейшим обстоятельством, предопределившим такие пути развития ачкагыльских мактр, было прежде всего наличие свободных экологических ниш. Однако темпы их освоения мактрами (и соответственно темпы формообразования и реализации возможных адаптаций) в этих бассейнах были, по-видимому, разными в связи с неодинаковыми биономическими условиями.

В ранне-среднесарматском бассейне возможные варианты адаптаций мактр сдерживались конкуренцией других представителей инфауны, а позднесарматский бассейн был неблагоприятным для мактр по солевому режиму, изменения которого в конечном итоге и вызвали полное их вымирание. В акчагыльском же бассейне мактры практически не встретили конкурентов, что сделало возможным бурную вспышку их адаптаций. Но систематика акчагыльских мактр нуждается, очевидно, в уточнении с позиций типической концепции вида.

Богданова Т. Н.

БЕРРИАСКИЕ И ВАЛАНЖИНСКИЕ УСТРИЦЫ МАНГЫШЛАКА

1. Морские мелководные отложения берриаса и валанжина Мангышлака содержат большое количество разнообразных устриц. Прослой ракушняков-устричников являются надежными маркирующими горизонтами, важными для корреляции разрезов внутри района. Так, в основании мангышлакского берриаса прослеживаются ракушняки с *Arctostrea rectangularis* (Roem), по находкам которой Н. И. Андрусов (1889) выделял так называемый «алектриониевый горизонт» (по прежнему родовому названию *Alectrionia*). Раковины этого вида являются надежным репером при отнесении той или иной пачки пород к нижней лоне берриаса даже в изолированных выходах мела. В песчаниках нижнего валанжина найдено большое количество раковин *Arctostrea* ex gr. *macroptera* (Sow.), присутствие которой дает возможность уверенно определять в пределах Мангышлака принадлежность вмещающих отложений к лоне *Buchia keyserlingi* (Луппов, Богданова, Лобачева, 1976).

2. В систематическом отношении мангышлакские устрицы представлены 10 видами, относящимися к 8 родам и двум семействам¹. Из семейства *Ostreidae* Lamarck, 1818 определены следующие роды и виды: *Liostrea* Douville, 1904 (*L. germaini* Coq.), *Deltoidium* Rollier, 1917 (*D. delta* Smith), *Lopha* Bolten, 1798 (*Lopha* sp.), *Arctostrea* Pervinquière, 1910 (*Arctostrea* ex gr. *macroptera* Sow., *A. rectangularis* Roem.), *Pycnodonte* Fischer de Waldheim, 1835 (*Pycnodonte* sp. nov.) а из семейства *Exogyridae* Vyalov, 1936—*Ceratostreon* Bayle, 1878 (*C. minos* Coq., *C. (?)* sp. nov.),? *Exogyra* Say, 1820 (*Exogyra* (?) sp.) *Amphigyra* gen. nov. [(*A. tombeckiana* (Orb.)].

¹Систематика устриц в целом дана по Н. А. Чельцовой (1969), а экзотип — по Х. Х. Миркамалову (1966).

3. Обилие материала и прекрасная сохранность его дают возможность изучить большинство признаков, в том числе и те, которые имеют значение для современной систематики (строение связочной площадки и внутренняя поверхность раковины), что позволяет внести некоторые уточнения в существующую классификацию и выявить филогенетические отношения ряда таксонов.

а) Экзогиры вида „*Rhynchostreon*“ *tombeckianum* Orb., найденные в берриасских отложениях, характеризуются небольшими размерами раковин, отсутствием радиальной скульптуры, наличием нередуцированного заднего валика связочной площадки и развитием на правых створках сзади макушки выростов (платформ), покрытых червеобразными хоматами. До сих пор этот вид отнесен к роду *Rhynchostreon*. Однако, крупные раковины этого поздне мелового рода обладают настоящей экзогиридной связкой (то есть валики полностью редуцированы) и гладкими краями (хоматы отсутствуют). Внешние признаки раковины сближают экзогир вида „*Rhynchostreon*“ *tombeckianum* с юрским родом *Nanogyra*, с одной стороны, и с меловым родом *Amphidonte* — с другой. Но у *Nanogyra* еще более примитивная экзогиридная связочная площадка (с двумя нередуцированными валиками) и полное отсутствие хомат, а у настоящих экзогир рода *Amphidonte* сформировавшийся экзогиридный замок, и хоматы развиты по всему краю створок. Таким образом, по морфологическим признакам раковин и по стратиграфическому положению экзогиры вида „*Rhynchostreon*“ *tombeckianum* занимают промежуточное положение между юрскими палеогиринами (род *Nanogyra*) и меловыми экзогиринами (род *Amphidonte*) и заслуживают выделения в самостоятельный род *Amphigyra* gen. nov.

б) В берриасе и валанжине Мангышлака найдены изящные тонкостенные устрицы, обладающие всеми признаками рода *Pycnodonte*. До сих пор в списках видов, составляющих объем этого рода, указывались лишь поздне меловые формы (Ренгартен, 1964; Чельцова, 1969). Долгое время самостоятельность рода *Pycnodonte* и его происхождение было не ясно. Многие авторы включали пикнодонт в род *Gryphaea*. Значительная разобщенность во времени существования обоих родов явилась для В. П. Ренгартена одним из доводов для сохранения самостоятельности рода *Pycnodonte* и для высказывания мнения о различном происхождении этих двух родов. Н. А. Чельцова, также считая род *Pycnodonte* самостоятельным, на основании изучения микроструктуры раковин доказывает, в противоположность В. П. Ренгартену, происхождение рода *Pycnodonte* от рода *Gryphaea* через

поздне меловый род *Gryphaella* Cheltsova, 1969¹. Находки представителей рода *Pycnodonte* в берриасе и валанжине восполняют временной пробел и показывают, что эти два рода — *Gryphaea* и *Pycnodonte* существовали одновременно, но четкие, хорошо сформировавшиеся морфологические признаки рода *Pycnodonte* у мангышлакских устриц не говорят о какой-либо промежуточности их положения между грифеями и поздне меловыми пикнодонтами и не подтверждают их происхождения от грифей. Находки их на столь низком стратиграфическом уровне свидетельствуют лишь о довольно раннем возникновении рода *Pycnodonte*, возможно, генетически связанного с грифеями.

4. Комплекс устриц берриаса и валанжина Мангышлака носит смешанный характер. Впервые, на примере Мангышлака, отмечается присутствие в меловых отложениях найденного до сих пор только в верхней юре вида *Deltoideum delta* (Smith). Вид *Arctostrea rectangularis* (Roem.) характерен как для поздней юры, так и для раннего мела. Но в то же время появление таких форм, как складчатые устрицы типично мелового рода *Ceratostreon* и гладких пикнодонт, а также возможное возникновение в берриасе родоначальника мелового рода *Amphidonte* свидетельствует о том, что берриасский век — это существенно новый этап в развитии устриц, начало которого, вероятно, совпадает с принятой в настоящее время границей юры и мела по началу берриаса.

Л. И. Васильева

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ СОСТАВЕ МАКТРИД АКЧАГЫЛЬСКОГО БАССЕЙНА

В 1902 году Н. И. Андрусов впервые описал несколько видов акчагыльских моллюсков из семейства *Mastridae*, которых он отнес к роду *Mastra* Linne, 1767. При монографическом изучении акчагыльских моллюсков В. П. Колесников (1950), учитывая особенности строения замка акчагыльских мактрин, а именно: вогнутость на латеральных зубах левой створки, утолщенность верхнего конца переднего латерального зуба и наличие длинного, входящего до макушки заднего латерального зуба, отнес всех акчагыльских мактрин к роду *Avimastra* Andrus.

¹ В американских Основах палеонтологии (Treatise) этот род ставится в синониму подрода *Phygraea* Vyalov, 1936 рода *Pycnodonte*.

На основании изучения обширной коллекции акчагыльских мактрид удалось показать, что в целом акчагыльские формы характеризуются погруженной пластинкой, разъединяющей наружную и внутреннюю связи, иногда отсутствующей, слабо раздвоенным или нераздвоенным зубом 2, сохранением рудимента зуба 4b и наличием бороздчатости или бугорчатости верхней поверхности нижних латеральных зубов.

Тем не менее, несмотря на эти общие признаки, среди акчагыльских мактрид явственно выделяются три группы, отличающиеся характером строения замочного аппарата, а также формой раковины. Представляется целесообразным придать этим группам родовой ранг.

Тогда система акчагыльских мактрид выглядит следующим образом:

Род *Aktschagyilia* Starobogatov, 1970

Род *Kirghizella* Andrusov, 1905

Род *Avimactra* Andrusov, 1905

Ниже приводятся диагнозы выделенных таксонов.

Aktschagyilia Starobogatov, 1970

Типовой вид — *Mactra subcaspia* Andrusov, 1902; верхний плиоцен, акчагыльский ярус Среднего Поволжья.

Раковина небольшая, разнообразной формы от удлинненно-эллиптической, иногда с оттянутым задним краем, до округло-треугольной или скошенно-треугольной, тонкостенная или толстостенная, от умеренно выпуклой до сильно выпуклой, с почти центральной или сдвинутой вперед, в различной степени выдающейся прозогирной макушкой. Килевой перегиб от слабого до четко выраженного.

Замочная площадка от слабо до сильно изогнутой. Замок из двух кардинальных зубов в правой створке и одного слабо расщепленного в левой. Сохраняется рудимент зуба 4b. Передние и задние латеральные зубы — парные (иногда может отсутствовать задний верхний латеральный зуб), передние короче задних, при этом нижние — более массивные; передний нижний латеральный зуб в примакушечной части утолщен и крючкообразно изогнут. В левой створке латеральные зубы одиночные, передний латеральный зуб с отогнутым вниз основанием и мозолеобразным утолщением, а задний — длинный, доходящий до макушки. Верхняя поверхность нижних латеральных зубов — бороздчатая, узловатобугорчатая или гладкая. Погруженная пластинка, отделяющая наружную и

внутреннюю связки, присутствует. Отпечатки мускулов-аддукторов неглубокие, округлые. Мантийная линия цельная или с небольшим синусом.

Видовой состав. *A. subcaspia* (Andrusov, 1902) Верхний плиоцен юга СССР.

A. venjukovi (Andrusov, 1902). Верхний плиоцен Юга СССР.

A. naz glebi (K. Ali-Zade, 1932). Верхний плиоцен Юга СССР.

A. acutecarinata (Andrusov, 1902). Верхний плиоцен Юга СССР.

A. inostranzevi (Andrusov, 1902). Верхний плиоцен Юга СССР.

Kirghizella Andrusov, 1905

Типовой вид—*Mastra pisum* Andrusov, 1902; верхний плиоцен, акчагыльский ярус Северного Дагестана.

Раковина очень маленькая, неправильной удлинненно-овальной формы, умеренно тонкостенная, неравносторонняя, выпуклая, со слабовыступающей, сдвинутой вперед прозогирной макушкой. На переднем поле от макушки к заднему краю прослеживается неглубокая депрессия. Килевой перегиб округлый. В правой створке — два кардинальных, почти параллельных зуба и одиночные передний и задний латеральные, в левой створке — один кардинальный зуб и рудимент зуба 4b и одиночные передний и задний латеральные, из них передний — петлеобразно изогнут у основания, а задний доходит до макушки. Верхняя поверхность латеральных зубов поперечно исстрихована. Погруженная пластинка между внутренней и наружной связкой присутствует. Мускульные отпечатки глубокие, чечевицеобразные. Мантийная линия без синуса.

Видовой состав. *K. pisum* (Andrusov, 1902); Акчагыль юга СССР. Типовой вид—*Mastra* (*Avimastra*) *aviculoides* Andrusov, 1905, верхний плиоцен, акчагыльский ярус Туркмении.

Раковина довольно крупная, треугольная или округло-треугольная с крыловиднорасширенными передними и задними полями, тонкостенная, слабовыпуклая, неравносторонняя со слабо выступающей, сдвинутой вперед прозогирной макушкой. Передний и нижний края, ссединяясь, образуют почти прямой угол. Килевой перегиб плавный. Замочная площадка слабоизогнутая, почти прямая. В левой створке один слабо рассеченный кардинальный зуб и по одному гладкому латеральному зубу спереди и сзади. (Иногда может отсутствовать задний латеральный зуб). В правой створке — два тонких латеральных зуба и по одному валиковидному латеральному зубу. Погруженная пластинка между внутренней и наружной связкой присутствует. Отпечатки мускулов-аддукторов округлой формы.

Видовой состав. *A. aviculoides* (Andrusov, 1905.). Верхний плиоцен, акчагыль юга СССР.

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ МАКТРИД ТАРХАНСКОГО И ЧОКРАКСКОГО РЕГИОНА

Мактриды — столь характерная для среднемиоценовых бассейнов Восточного Паратетиса группа двустворчатых моллюсков — в тарханских и чокракских моллюсковых комплексах немногочисленны и играют подчиненную роль. Особенно резко это выступает при сравнении мактрид с другой широко распространенной в тех же бассейнах группой кардидами. Уже в самом начале изменения гидрологического режима бассейнов Восточного Паратетиса, а именно — отклонения его от нормальных характеристик (чокракское время) кардииды быстро эволюционируют, завоевывая различные экологические ниши и господствующее положение в биотопах. Темпы же эволюции мактрид в это время были значительно ниже, и они еще очень далеки от того расцвета, которого достигли в более поздние эпохи (сарматское и акчагыльское время).

Все мактриды тарханского и чокракского регионов относятся к подроду *Mactra* (*Eomacra*) *Cossmann*, 1909. Этот подрод объединяет в бассейнах Восточного Паратетиса *M. (E.) mioaenica* *Doll. et Dautz.*, описанную Харатишвили (1952) из сакаралевского региона Грузии, *M. (E.) basteroti* *May.* из эоцена плиоцена Европы и *M. (E.) bajarunasi* *Koles.* из тарханского и чокракского регионов.

Как оказалось, внутри этого подрода виды наиболее четко различаются по форме раковины, очертаниям створок, особенно характеру сочленения заднего и нижнего краев раковины, ширине заднего поля, степени выраженности концентрических морщинок у макушки. Детали же строения замка, например, указывающие при сравнении *M. (E.) basteroti* и *M. (E.) bajarunasi* степень примыкания зуба 3а к задней ветви замочного края и наличие или отсутствие соединения ямки перед зубом 2 с ямкой перед зубом АП, не выдерживаются в пределах этих видов.

В литературе отмечается присутствие в тархане и чокраке *M. basteroti* *May.*, *M. quasideltoides* (*Zhizh.*), *M. bajarunasi* *Koles.* (Богачев, 1904; Жижченко, 1934, 1936, 1959; Мерклин и Невеская, 1955; Мерклин, Кравченко, Чельцов, 1963; Багдасарян, 1965, 1970 и др.). Изучение литературных данных, а также массового материала по мактридам Крыма, Северного Кавказа, Закавказья, Средней Азии позволили установить пока достоверное наличие для обоих этих регионов лишь одного вида — *Mactra* (*Eomacra*) *bajarunasi* *Koles. M. (E.) basteroti* *May.*

бывшая, возможно, предшественницей *M. bajaronasi*, не найдена пока ни в тарханских, ни в чокракских отложениях Юга СССР, а ссылки на ее присутствие в Закавказье основываются на материале недостаточно хорошей сохранности, лишенном характерных черт этого вида. *M. quasideltoides* представляет собой лишь несколько более укороченные особи *M. bajaronasi*, встречаемые во всех рассмотренных популяциях этого вида и связанные с наиболее распостраненными формами рядом постепенных переходов. К тому же название *M. quasideltoides* является *nomen nudum*.

M. (E.) bajaronasi редка в тарханском регионе, где встречена лишь в глинисто-известковой фации. В чокраке она распространена преимущественно в песчаных, реже песчано-глинистых фациях, наиболее часто встречаясь в сообществах Северного Кавказа, реже — Крыма и Средней Азии, где особи этого вида достигают максимальных размеров (до 35 мм), приобретают значительную сифональную вырезку и становятся даже зияющими, что свидетельствует о значительном развитии сифонов. В глинисто-песчаной фации Закавказья представители вида мельче и несколько более укорочены. Более обильны чокракские мактриды в сообществе с *Cerastoderma bogatchevi* [Koles.] в наиболее опресненных участках моря.

В. А. Горецкий

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАКОВИН *OSTREINA* ИЗ ОТЛОЖЕНИЙ СРЕДНЕГО МОЦИЕНА ВОЛЫНО- ПОДОЛИИ

Вопросы классификации и морфологии раковин сем. *Ostreidae* детально рассмотрены в работах О. С. Вялова (1939, 1948). Выяснению вопросов стратиграфической приуроченности и палеоэкологии миоценовых устриц в западных областях Украины посвящены исследования Л. Н. Кудрина (1953, 1966).

В настоящем сообщении автор приводит данные о морфологических особенностях раковин *Ostreina*, находимых в породах среднего миоцена западных районов Волыно-Подольской плиты. На территории Волыно-Подоллии в миоценовое время располагался сравнительно неглубоководный эпиконтинентальный морской бассейн с благоприятными условиями для развития разнообразных организмов, среди которых наибольшим разнообразием обладали и моллюски, среди которых существенная роль принадлежала устричным, а именно — родам *Ostrea* и *Gryphaea*, жившим преимущественно на сублиторали.

К морфологическим признакам, имеющим значение для установления таксонов родового ранга, относятся характер выпуклости нижней (левой) и верхней (правой) створок и особенности скульптуры наружной поверхности раковины, а именно — наличие или отсутствие радиальной скульптуры.

Представители рода *Ostrea* отличаются выпуклостью створок. Скульптура нижней створки радиальная в виде изгибающихся полос и тонких струек. Верхняя створка концентрически ребристая. Формы, принадлежащие к роду *Gryphaea*, характеризуются выпуклой, лишенной радиальной скульптуры, створкой. Верхняя створка плоская или вогнутая (крышечковидная), гладкая.

Наибольшим разнообразием отличаются представители рода *Ostrea*, среди которых встречаются: *O. digitalina* Dub., *O. lamellosa* Brocc., *O. gryphoides gryphoides* Schloth., *O. gryphoides gingensis* Schloth. Наружная скульптура у первых двух видов радиальная, у последнего — концентрическая.

Раковины упомянутых видов и подвидов встречаются преимущественно в карбонатных породах, иногда в прижизненном положении, но чаще они находятся совместно с раковинами других двустворок и гастропод, а также других морских групп беспозвоночных в переотложенном виде.

Среди находимых раковин имеются аномальные формы; их образование было обусловлено особенностями прикрепления створки к субстрату и последующего роста раковины. Это или искаженные формы, теряющие характерную для них наружную и внутреннюю скульптуру, или повторяющие форму предмета, к которому прикрепляется нижняя створка раковины, приобретающая как бы негативную алломорфную структуру (Вялов, 1948).

Род *Gryphaea* в миоцене Волыно-Подольи представлен двумя подвидами вида — *G. cochlear* [Poli]. Типовой подвид и *G. cochlear navicularis* [Brocchi] находятся в литотамниевых и рифовых известняках, образуя местами устричные банки.

Поверхность раковин устриц могла служить субстратом для прикрепления раковин юных устриц или других прикрепляющихся морских организмов — серпул и др., а также для поселения колоний мшанок и серпул. Нередки случаи находок обрастаний раковин литотамниями. Иногда встречаются раковины устриц со следами жизнедеятельности сверлящих губок [Clione].

Л. А. Дорофеева

В. А. Собецкий

А. В. Хабаков

ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ OSTREOIDEA ПРИКАСПИЙСКОЙ ВПАДИНЫ И СРЕДА ИХ ОБИТАНИЯ

В верхнемеловых отложениях Прикаспийской впадины остатки *Ostreoidea* являются одной из наиболее распространенных групп двустворчатых моллюсков и характеризуются большим разнообразием систематического состава и экологических группировок. Учитывая важность этой группы *Vivalvia* как индикатора возраста и обстановок прошлого было предпринято ее комплексное изучение с целью выяснения особенностей среды их обитания. Палеотемпературы были определены кальций-магниевым методом по кальцитовым раковинам устриц наилучшей сохранности (без следов ожелезнения, окремнения и выщелачивания). Методика измерений заключалась в химико-аналитическом определении содержания кальция и магния в раковинном веществе и вычислении отношений Ca/Mg с последующим пересчетом на температуры (Берлин, Хабаков, 1966, 1970). Разработанный на материале стандартных коллекций современных моллюсков и позднемиоценовых белемнителлид, температуры которых были определены на основе изучения изотопного состава кислорода, кальций-магниевый метод получил подтверждение при исследованиях уровня магнезиальности и температур среды обитания современных двустворчатых моллюсков с кальцитовой раковиной (Берлин, Хабаков, 1970). Химико-аналитические определения выполнены Л. А. Дорофеевой, А. И. Бурлянд и И. В. Азаровой (ВСЕГЕИ). Воспроизводимость результатов составила $\pm 0,5^\circ$. Полевые работы проводились согласно недавно опубликованной методике (Собецкий, 1977), позволяющей в конкретных условиях мелового разреза Прикаспия уже в поле определять биономическую принадлежность изучаемого участка древнего бассейна. Ниже излагаются особенности развития ассоциаций устричных в позднемиоценовых морях Прикаспия.

Сеноманский век. Отложения сеноманского яруса на территории Прикаспия представлены нижнесеноманскими песчаниками, песками, алевролитами и глинами мелководного происхождения. Систематический состав был беден и представлен *Acutostrea deflettei* [Coq.], *Amphidonte conicum* [Sow.], *Gryphaeostrea canaliculata* [Sow.], приуроченными к песчаным осадкам. На глинистых илах устрицы не селились. Определение палеотемператур

сеноманского бассейна оказалось невозможным из-за сильной ожелезненности остатков.

Туронский век. На изученной территории имеются только верхнетуронские отложения, залегающие на размывтой поверхности нижнего сеномана и представленные глинистыми, глинисто-алевритистыми и песчанистыми глауконит содержащими известняками и известковистыми глинами. Систематический состав устричных турона был значительно разнообразнее сеноманского и представлен *Pycnodonte nikitini* [Arkh.], *Acutostrea delectrei* [Coq.], *Gryphaeostrea canaliculata* [Sow.] и тремя новыми видами. Однако распределение этих видов было весьма неравномерным: их основная часть тяготела к наиболее мелководным карбонатно-песчанистым осадкам, накапливавшимся в условиях повышенной подвижности вод и достаточно хорошей прогреваемости. Палеотемпературы позднетуронского моря Прикаспия изменялись от 16,7 до 22,2°C при средних значениях 19,0°C.

Коньякский век. На территории Прикаспийской впадины присутствуют лишь отложения нижнего коньяка, представленные преимущественно известняками с различной степенью примеси терригенного материала. Систематический состав *Ostreioidea* был значительно беднее туронского. Здесь отмечаются единичные *Cerathostreon pliciferum* [Duj.], *Gryphaeostrea lateralis* [Nilss.], и один новый вид. В отличие от позднего турона, когда мелкие *Pycnodonte nikitini* [Arkh.] на мелководье образовывали скопления, в раннем коньяке плотность поселений устриц была исключительно мала, что и не позволило выполнить палеотемпературный анализ.

Сантонский век. Отложения сантона на востоке Прикаспия сложены преимущественно терригенными породами — песками, песчаниками, карбонатными алевритами и глинами. На западе они представлены тонкозернистыми разностями глинистых известняков и прослоями пшечега мела. В отложениях нижнего сантона систематический состав устриц был еще беден. Здесь встречены редкие *Pycnodonte clavatum* [Nilss.] *Acutostrea acutirostris* [Nilss.]. Резкое обогащение видового состава *Ostreioidea* наблюдалось в позднем сантоне, когда здесь существовали *Pycnodonte hippopodium* [Nilss.], *P. proboscideum* [Arkh.], *P. clavatum* [Nilss.],

Acutostrea acutirostris [Nilss.], *A. crenulimarginata* [Gabb.], *A. sarumensis* [Woods], *A. curvirostris* [Nilss.], *A. proteus* [Reuss], *Gryphaeostrea lateralis* [Nilss.]. Перечисленные виды в основном известны как из мелководных фаций, где они жили на песках и алевритах, так и из относительно глубоководных, где они обитали на вторичном субстрате. Температуры бассейна в позднем сантоне были несколько ниже туронских: по раковинам *Pycnodonte hippopodium* получены значения от 16,5 до 21,5°C при среднем значении 18,2°C, по раковинам *Pycnodonte* sp. — 19,7°C.

Кампанский век. Отложения кампанского яруса на территории Прикаспия представлены на востоке мелководными песками, карбонатными алевритами и алевритистыми черными глинами; на западе — относительно глубоководными тонкозернистыми известняками, глинистыми известняками и сильно известковистыми глинами. В истории развития ассоциаций *Ostreoidea* Прикаспия кампанский век характеризовался максимумом разнообразия их систематического состава и экологических группировок. В раннекампанском бассейне на карбонатных и карбонатноглинистых илах псевдоабиссали существовали *Pycnodonte hippopodium* [Nilss.], *P. vesiculare* [Lam.], *P. proboscideum* [Arch.], *Acutostrea acutirostris* [Nilss.], *A. proteus* [Reuss.], *Gryphaeostrea lateralis* [Nilss.]. В позднем кампане этот список значительно пополнился: *Pycnodonte hippopodium* [Nilss.], *P. vesiculare* [Lam.], *P. praesinzovi* [Arkh.], *Acutostrea acutirostris* [Nilss.], *A. trinacria* [Coq.], *A. boucheroni* [Coq.], *Margostrea mercei* [Coq.], *M. pristiphora* [Coq.], *Quadrostrea tetragona* [Bayle], *A. monmouthensis* [Weller], *A. falcata* [Morton], *Lopha semiplana* [Sow.], *Gryphaeostrea lateralis* [Nilss.] и четыре новых вида. Распределение перечисленных видов на дне бассейна характеризовалось резко выраженной неравномерностью. На востоке, где располагалась мелководная сублитораль, резко преобладали крупные формы, среди которых преимущественное распространение имели *Pycnodonte*, иногда образывавшие маломощные банки. На западе, где находилась относительно глубоководная псевдоабиссаль, устрицы отличались мелкорослостью и малой плотностью популяций. Температура вод бассейна в течение кампана не была постоянной. В раннем кампане палеотемпературы, определенные по образцам *Pycnodonte vesiculare* [Lam.] и *P. proboscideum* [Arkh.], изменялись от 13,5 до 21,8°C при среднем значении 17,5°C, тогда как в позднем кампане — от 14,2° до 23,1°C при средних значениях 19,0°C.

Маастрихтский век. Отложения маастрихта, как и кампана, на востоке региона сложены мелководными сильно карбонатными алевритами и алевритистыми известняками; на западе — относительно глубоководными глинистыми тонкозернистыми известняками, писчим мелом и мелоподобными известняками. В отложениях нижнего маастрихта присутствуют *Pycnodonte hippopodium* [Nilss.], *P. vesiculare* [Lam.], *P. proboscideum* [Arkh.], *P. praesinzovi* [Arkh.], *Acutostrea acutirostris* [Nilss.], *A. boucheroni* [Coq.], *A. falcata* [Mort.], *Lopha semiplana* [Sow.], *Gryphaeostrea lateralis* [Nilss.] и пять новых видов. Примерно такое же число видов наблюдается и в орнитокомплексах верхнего маастрихта, где обнаружены *Pycnodonte hippopodium* [Nilss.], *P. vesiculare* [Lam.], *P. proboscideum* [Arkh.], *P. mirabile* [Roussieu], *P. praesinzovi* [Arkh.], *Acutostrea acutirostris* [Nilss.], *A. boucheroni* [Coq.], *Agerostrea falcata* [Mort.], *Lopha semiplana* [Sow.], *Gryphaeostrea lateralis* [Nilss.]. Основные закономерности распределения устриц на дне маастрихтского бассейна были те же, что и в кампане: большая плотность популяций и преобладание крупных форм на востоке, где располагалась мелководная сублитораль, и мелкорослость и малая плотность популяций на западе, где существовала относительно глубоководная псевдоабиссальная обстановка. Температуры в раннемаастрихтском море, судя по материалам изучения *Pycnodonte transcaspicum* были от 15,2 до 17,6°C при средних значениях 16,4°C. В позднем маастрихте они были несколько выше. На материале изучения *Lopha semiplana* [Sow.] их минимальное значение было 16,9°C, максимальное — 20,1°C при среднем значении 18,4°C.

Таким образом, в истории развития позднемеловых ассоциаций устриц Прикаспия наблюдается общая тенденция увеличения разнообразия систематического состава от сеноманского века к маастрихтскому с максимумом в позднем кампане и некоторым уменьшением числа видов в маастрихте. Их развитие происходило в условиях умеренно-тепловодного бассейна без существенных сезонных колебаний температур, с плавным их падением от турона к маастрихту и их небольшим повышением в кампане, с которым связано максимальное разнообразие устричных. Дисперсия значений температур по материалам изучения кальций-магниевого соотношений на примере одних и тех же видов не превышает 7°C, что, возможно, объясняется сезонными колебаниями и различиями в глубине обитания отдельных изученных особей. Палеотемпературы по исследованным позднемеловым устрицам оказались на 3 — 6°C выше белемнитовых палеотемператур, определенных методом изотопной палеотермометрии для одновозрастных образцов (Найдин и др.,

1966) Прикаспия, что, по-видимому, обусловлено существенными различиями условий обитания этих моллюсков. Устрицы являются прикрепленными формами, населяющими мелководные, наиболее прогреваемые участки морского дна, наращивающими раковину преимущественно в теплое время года, тогда как свободно плавающие белемниты наращивали ростры круглогодично и населяли моря на глубине 100 — 200 м, где температуры были ниже (Найдин, 1969).

На распространение устриц поздне меловых бассейнов Прикаспия весьма существенное влияние оказывало распределение донных осадков и батиметрических и гидродинамических обстановок. Их наиболее плотные популяции, характеризовавшиеся максимальными размерами особей тяготели к подвижной мелководной среде сублиторали; в условиях спокойной карбонатно-илистой псевдоабиссали развивались изреженные популяции мелкорослых форм.

В. А. Захаров

АРКТИЧЕСКИЕ МЕЗОЗОЙСКИЕ УСТРИЦЫ

1. Мезозойские устрицы Арктики представляют интерес в нескольких отношениях. Во-первых, из верхнего триаса (карния) Северо-Востока СССР известны самые древние находки бесспорных грифей. Таким образом, возможно, что триасовые моря Арктики были центром происхождения и расселения одного из двух крупных стволов устриц, а именно сем. *Gryphaeidae* Vyalov, 1936 (Stenzel, 1971). Во-вторых, в переходное между юрой и мелом время, когда на севере Западной Европы господствовал неустойчивый морской режим, на шельфах арктических морей продолжали существовать последние представители *Gryphaea*, *Deltoideum*, *Praeoxuga* и *Liostrea* (Захаров, 1961, 1972, 1974). Этот факт изменяет представления в том, что указанные роды не переходят границу юры и мела (Stenzel, 1971). В третьих, в позднеюрских и раннемеловых арктических и субарктических морях устрицы дали несколько чрезвычайно своеобразных видов автохтонного происхождения, что свидетельствует о биогеографической специфике арктического бассейна этого времени. Наконец, устрицы являются лучшим объектом для разнообразных палеобиогеохимических и палеобиохимических исследований в целях выявления количественных характеристик таких факторов среды, как температура и соленость вод палеобассейнов, а также для определения конкретных фаций (Захаров, Радостев, 1975; Захаров, Радостев, Базавлук, 1976).

2. На севере СССР до настоящего времени известны 15 видов из 3 — 4 родов. Наиболее древние находки относятся к роду *Груп-*

наеа Lamarck, 1801: *G. [Gryphaea] arcuataeformis* (Кипарисова, 1936, стр. 100, табл. IV, фиг. 1, 2, 4, 6 — 10; Кипарисова, Бычков, Полуботко, 1966, стр. 157, табл. XXVII, фиг. 14 — 17); верхний триас, Северо-Восток СССР и Приморский край; *G. [G.] keilhausi* Voehm (1903, стр. 16, табл. 1, фиг. 35, 37, 38, 44 — 46, 50 — 52; Вялов, 1946, стр. 44, табл. III, фиг. 5 — 9; Кипарисова, Бычков, Полуботко, 1966, стр. 158, табл. XXVIII, фиг. 1 — 11), верхний триас, Арктическая Канада и Восточная Пасифика; *G. [?] Bilobissa dilatata* [Sow.] (Стратиграфия юрской системы севера СССР, 1976), верхний оксфорд, бассейн реки Печоры; *Gryphaea [?] Bilobissa* sp. (Захаров, Месежников, 1974, стр. 150, табл. XXXII, фиг. 2), средневожский подъярус, Приполярный Урал; *G. [Gryphaea] sp.*, (Захаров, 1966, стр. 115, табл. XXXVII, фиг. 3), средневожский подъярус, север Средней Сибири; *G. [?] Bilobissa borealis* (Захаров, 1966, табл. X, фиг. 3, 6), нижний валанжин, север Средней Сибири.

Вторая группа видов характеризуется субтреугольными (дельтоидальными) очертаниями, крупной и толстой раковиной, большой площадкой прирастания на левой створке. Вероятно, часть этих видов или они все принадлежат к роду *Deltoideum* Rollier 1917: *D. taimyrense* (Захаров, Шурыгин, 1974, стр. 118, табл. X, фиг. 2), верхний аален, север Средней Сибири; *D. edul forme* [Schloth.], (Стратиграфия юрской системы севера СССР, 1976), келловей, бассейн р. Печоры (р. Ижма); *Deltoideum [?] sp.* (Захаров, 1966, стр. 133); верхний келловей, север Средней Сибири; *D. cf. deltum* Smith (Стратиграфия юрской системы, 1976, верхний оксфорд, бассейн р. Печоры (р. Ижма); *D. deltum* [Smith], (Захаров, 1966, стр. 101, табл. XXVII, фиг. 2; табл. XXVIII, фиг. 1); *D. ex gr. deltum* (Захаров, 1966, рис. 23), кимеридж Северо-Востока СССР (определения Г. П. Паракецовой, 1974); нижневожский подъярус севера Средней Сибири; *D. uralense* (Захаров, 1972, стр. 225, табл. XLI; XLII фиг. 9), нижний берриас, Приполярный Урал; *D. siccubitum* (Захаров, 1966, стр. 111, табл. XLI, фиг. 1 — 2; табл. XLII, фиг. 1).

Третья группа видов имеет относительно тонкую узкую, более или менее прогнутую только концентрически скульптированную раковину и небольшую площадку прирастания на макушке левой створки. Предполагается, что эти виды принадлежат роду *Praeexogyra* Charles et Mauberge, 1952: *P. praeae barenensis* (Захаров, 1963, стр. 50, табл. 7, фиг. 1 — 4; 1966, стр. 103, табл. XXXVIII, фиг. 3 — 6; табл. XXXIX, фиг. 1 — 2; табл. X, фиг. 1 — 2), средне- и верхневожский подъярус, север Средней Сибири; *P. siberica* (Захаров, Месежников, 1974, стр. 145, табл. XXX,

фиг. 1 — 13), верхневолжский подъярус Приполярного Урала, нижний берриас севера Средней Сибири; *P. Iuaripensis* (Захаров, 1972, стр. 227, табл. XLII, фиг. 1 — 8), берриас, Приполярный Урал; *P. aff. anabarensis* (Захаров, 1972, стр. 223) берриас, север Средней Сибири; *P. Anabarensis* (Бодылевский, 1949, стр. 157, табл. 39, фиг. 5; Захаров, 1966, стр. 108, табл. XXXIX, фиг. 3; табл. XL, фиг. 4—5; табл. XLII, фиг. 4 — 5), валанжин — нижний готерив, север СССР.

Систематическое положение трех видов неясно. Ранее они описаны в составе рода *Liostrea* Douville, 1904: *L. [?] plastica* Trautschold (Захаров, 1966, стр. 112, табл. XXXVII, фиг. 4; табл. XXXVIII, фиг. 2; Захаров, Месежников, 1974, стр. 149, табл. XXX, фиг. 14—15), нижний кимеридж на севере Средней Сибири; верхний кимеридж — средневолжский подъярус в бассейне р. Печоры (Стратиграфия юрской системы, 1976), средневолжский подъярус Приполярного Урала — представители этого вида прикреплялись при жизни к раковинам аммонитов и принимали их форму: *L. [?] gibberosa* (Захаров, Месежников, 1974, стр. 147, табл. XXXI, фиг. 1; табл. XXXII, фиг. 1), нижневолжский подъярус, Приполярный Урал — характеризуется резкой радиальной складкой на левой створке и соответствующей ложбиной на правой, а также слабыми радиальными ребрами; *L. [?] planconvexa* (Захаров, Месежников, 1974, стр. 148, табл. XXXIII, фиг. 1), средневолжский подъярус, Приполярный Урал — очень крупная плосковыпуклая раковина со складкой на нижнем крае.

Представители рода *Exogyra* Say, 1820 указываются из верхнего бата — нижнего кимериджа Восточной Гренландии. Из верхней юры — нижнего мела этого района определены также несколько видов гладких устриц, но не дано их изображений [Допован, 1957].

3. Впервые появившиеся в карнийском арктическом море представители *Gryphaea* s. str. существовали до конца триаса, а затем, вероятно, мигрировали к югу [Stenzel, 1971]. В нижнеюрских отложениях арктического региона устрицы не найдены. Вторичное появление их отмечается в средней юре (поздний аален). Однако массовая колонизация устрицами морей Арктики началась с келловоя. Мы связываем ее с расширением Северной Атлантики и влиянием Палеогольфстрима. Наиболее теплолюбивые устрицы [*Exogyra*] проникали к берегам Гренландии, но на севере Евразии обитали преимущественно представители *Delfoideum*. Настоящие грифеи играли заметную роль в биоценозах лишь на севере Европейской части СССР, в Сибири же грифеи появились лишь с волжского века и были случайными формами в донных со-

обществах. В конце юры (волжский век) на севере СССР впервые появились *Præехоуга* и дали несколько своеобразных видов, составлявших в волжских и ранненеокомских морях на севере Сибири ядра донных сообществ. Параллельно развивалась другая ветвь рода *Delloideum*, но представители этого рода занимали второстепенные позиции в сообществах донных моллюсков.

4. На севере Сибири устрицы населяли только прибрежные мелководные участки палеобассейнов (Захаров, Юдовный, 1974). Температурный режим морей приближался к субтропическо-нижнебореальному. Среднегодовые температуры воды по данным изотопного анализа составляли 10 — 15°C (Сакс, Нальшиева, 1978; «Граница юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе», 1972). Соленость вод на местах обитания устриц колебалась в пределах от 30‰ до 36‰ (Захаров, Радостев, 1975). Устрицы процветали на песчано-алевритовых и алевритовых грунтах в условиях умеренной аэрации придонных вод. Лишь некоторые виды *Præехоуга* были реофильными.

М. С. Зиновьев

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ РАКОВИН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДОТРЯДА *OSTREINA* В ПАЛЕОЦЕНОЗЕ МИОЦЕНОВЫХ ГОРИЙСКИХ УСТРИЧНИКОВ

Изменчивость раковин представителей подотряда *Ostreina* чрезвычайно велика, что создает очень большие трудности при систематике, так как наряду с морфологическими особенностями раковин остреин, которые могут быть использованы в качестве родовых и видовых признаков, существуют значительные внутривидовые различия раковин, характеризующие отдельные подвиды и экологические морфы или отражающие индивидуальную изменчивость.

Последние характерны и для остреин «горийских устричников», под которыми принято понимать толщу пород, состоящую из средне- и грубозернистых известковистых песчаников, перемежающихся с подчиненными прослоями глин и известняков, и содержащую, наряду с остатками других двустворок, многочисленные раковины крупных устриц. Устричники прослеживаются в Горийском районе Восточной Грузии, где залегают между коцахурским и чокракским горизонтами и являются, по нашим данным, мелководной фацией тарханского горизонта (Зиновьев, 1952, 1953, 1963).

В палеоценоз горийских устричников входит ряд видов из подотряда *Ostreina*, описанных нами (1953), а затем З. В. Сахелашвили, а именно: *Ostrea lamellosa* Brocc., *Crassostrea gryphoi-*

des [Schloth.] Neopycnodonte cochlear [Poli] и *N. caucasica* [Zinov.].

Они заслуживают внимания, так как являются примером существования в одном биоценозе нескольких видов одного и того же рода, что подтверждает точку зрения некоторых специалистов о возможности симпатрического (без пространственной изоляции) видообразования которое произошло в данном случае, вероятно, вследствие некоторых различий в образе жизни популяций в пределах устричных банок (характер субстрата, пищевая специализация, различные сроки полового созревания, положение в устричной банке и т. п.).

Интересны эти виды и потому, что они обладают весьма большой изменчивостью раковин, причем, наряду с индивидуальной изменчивостью наблюдается более или менее устойчивая групповая изменчивость, охватывающая многие экземпляры, вследствие чего нами, как и многими предыдущими авторами, в составе этих видов выделялись «разновидности» или «варианты», обозначавшие внутривидовые категории, широко использовавшиеся до начала 60-х годов.

Таковыми разновидностями в составе рассматриваемых видов, кроме номинативных форм, являются: *Ostrea lamellosa* Brocc. var. *boblayei*, Desh., *Crassostrea gryphoides* Schloth. var. *angustata* Serres, *C. gryphoides* Schloth. var. *ponderosa* Serres, *C. gryphoidea* Schloth. var. *minor* Zinov, и *C. gryphoides* Schloth. var. *goriense* Zinov.

Все они представлены большим количеством экземпляров и имеют широкое географическое распространение в миоцене СССР и Западной Европы, за исключением *O. gryphoides* Schloth. var. *minor* Zinov, встреченной только в горийских устричниках, и *O. gryphoides* Schloth. var. *goriense* Zinov., известной из горийских устричников и миоцена Азербайджана (Султанов, 1955). Поэтому следует заняться детальным изучением причин такой групповой изменчивости, чтобы выяснить истинный характер внутривидовых подразделений (подвид, экологическая морфа) или установить, что отдельные варианты являются самостоятельными видами и исключить из употребления термин «вариетет» или «разновидность», являющийся термином свободного пользования, не рекомендованным к употреблению Международным зоологическим конгрессом.

Имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет высказать некоторые предположения по этому поводу.

Так, например, *O. lamellosa* Brocc. var. *boblayei* Desh.

отличается от типовой формы значительно большей толщиной и массивностью левой створки, причем последняя имеет примерно равную толщину повсеместно, а не утолщена только в области связочной площадки, как у типа вида. В отличие от типа левая створка var. *boblayei* сильнее изогнута, более углубленная и обладает более многочисленными крупными неправильными радиальными ребрами. Связочная площадка ее более крупная, со связочным желобком, равным по ширине боковым валикам. Правая створка более толстая, чем у типовой формы, и обладает более резкими уступами роста.

Все это позволяет предположить, что данная разновидность является экологической морфой вида *O. lamellosa* Brocc., приспособленной к жизни в условиях более интенсивного движения воды, т. е. в краевых частях устричных банок, в то время как типовая форма является второй его экологической морфой, обитавшей внутри устричных банок, чем и объясняется меньшая массивность и скульптурированность ее раковины.

Отличия *Crassostrea gryphoides* var. *gingensis* [Schloth.] от типа вида более значительны, чем у двух только что рассмотренных форм. В частности, у var. *gingensis* раковина грушевидная, с высотой, превышающей ширину в 1,5 раза, в то время как у типовой формы высота больше ширины в 2 раза, а раковина удлиненно-овальная. Макушка левой створки у разновидности слегка загнута вперед, а на наружной поверхности створки наблюдается слабо выраженная радиальная складчатость, тогда как у типовой формы макушка сильно загнута и радиальная складчатость отсутствует. Связочная площадка левой створки варьета сравнительно короткая и широкая, с неглубокой связочной ямкой, которую ограничивают уплощенные боковые валики, а у типа вида связочная площадка узкая и удлиненная с глубокой связочной ямкой, ограниченной высокими боковыми валиками.

Учитывая эти различия, вероятно, целесообразно возвратиться к первоначальной точке зрения о самостоятельности видов *C. gryphoides* [Schloth.] и *O. gingensis* [Schloth.] (Schlotheim, 1813) и рассматривать их как самостоятельные виды, являющиеся видами-близнецами.

Раковины других варьетов вида *C. gryphoides* [Schloth.] имеют менее существенные морфологические отличия от раковины типовой формы.

В частности, var. *angustata* Serres отличается от типовой формы более вытянутой в высоту и более узкой и массивной раковиной, на левой створке которой располагается более широкая связочная площадка со сравнительно неглубокой связочной ямкой.

Раковины второй разновидности — *var. ponderosa* Serres, сходные по общему облику с раковинами предыдущей разновидности, характеризуются еще большей массивностью створок и большей их высотой, достигающей 30 см.

Разновидность *var. minor* Zinov., хотя и имеет раковину, в целом сходную с раковиной типовой формы, отличается от нее существенно меньшими размерами, а также значительной загнутостью раковины и наличием слабых непостоянных радиальных складок на наружной поверхности левой створки.

Раковина *var. goriense* Zinov, по сравнению с раковиной типа вида, значительно меньше и более узкая. Левая створка ее имеет сильно заостренную макушку с узкой связочной площадкой, на которой располагается очень глубокий и узкий связочный желобок, а по бокам его протягиваются еще более узкие и весьма выпуклые связочные валики. Внутренняя полость левой створки, в отличие от таковой у типичной формы, очень углубленная лодочкообразная.

Рассмотренные морфологические особенности раковин вариантов вида *C. gryphoides* [Schloth]—*angustata* Serres, *ponderosa* Serres, *minor* Zinov, и *goriense* Zinov., не имеют, по нашему мнению, видового значения и вызваны вероятнее всего большим разнообразием условий существования острейн в устричных банках, связанным с различием в характере движения воды в области мелководья, разнообразием цементного прикрепления раковин, их положением в устричных банках и др. Поэтому указанные варианты являются скорее всего внутривидовыми категориями типа экологических морф, однако для выяснения этого вопроса требуются еще специальные дополнительные исследования.

А. И. Кафанов

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ АСПЕКТЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ РАКОВИНЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Радиальные сечения створок раковин двустворчатых моллюсков обычно рассматриваются как результирующие кривые, образующиеся при геометрическом сложении изменяющихся приблизительно с равной скоростью радиального R и поперечного P компонентов роста. Нарастания R и P в медиальной части створок приводит к росту раковины в высоту H , а в передней A и задней частях — к увеличению длины L раковины. Выпуклость B створок при этом зависит от темпов изменения R и P в процессе роста.

Скорость изменения R и P в различных частях створки различна, и, как это предполагает аллометрическая зависимость, L , H , A и B оказываются связанными друг с другом простыми выражениями вида

$$y = ax^b,$$

где a и b — постоянные. Соотносительный рост L и длины нимфы p также надежно описывается аллометрической зависимостью.

Коэффициенты корреляции r между величинами (и их логарифмами) L , H , A , B и p весьма велики. По данным биометрического анализа 266 случайных выборок (объем от 12 до 260 вариантов) для 15 видов каридид r составляют в среднем $+0,996 \pm 0,001$ с граничными значениями от $+0,882 \pm 0,069$ до $+1,000 \pm 0,000$. В пределах отдельных выборок r характерны для rLn и $rlnLn$ (92% случаев), а минимальные — для rLn и $rlnLn$ величины rLA , $rlnLnA$, rLB и $rlnLnB$ приблизительно одинаковы. Высокие значения коэффициентов корреляции обуславливают большую степень достоверности межпопуляционных различий при статистическом сравнении линий регрессии H , A , B и p на L .

При аппроксимации радиального сечения или профиля фронтального сечения створки логарифмической спиралью становится возможной рациональная геометризация раковины двустворчатых моллюсков, основанная на соотношении выпуклости створки к ее высоте — V/H . Ранее автором (Кафанов, 1975) было показано, что величина постоянного угла α логарифмической спирали однозначно связывается с величиной индекса V/H . Последний легко вычислять, и для характеристики степени выпуклости створок он гораздо предпочтительней, чем угол d .

Величина индекса V/H определяет характер многих количественных и качественных признаков раковины двустворчатых моллюсков. С увеличением V/H изменяется положение точки максимальной выпуклости на фронтальном сечении створок, повышается степень выступания и наклона макушек, увеличивается апикальный угол. Макушки при этом нависают над замочным краем раковины и препятствуют размыканию створок. Как следствие, увеличивается степень прозогирности (или опистогирности) макушек, и плоскость максимальной выпуклости створок смещается к заднему краю раковины. В противном случае у старых особей с выпуклыми раковинами макушки истираются в плоскости смыкания створок. Повышение механической нагрузки на замок, в частности, смещение центра тяжести раковины к заднему ее краю, может приводить к гипертрофии зубов: у выпуклых раковин редукция элементов

замка наблюдается весьма редко, и зубная формула наиболее соответствует исходному типу для семейства, подсемейства или рода. Со степенью выпуклости створок нередко связаны также их толщина, положение, величина и форма мускульных отпечатков, размеры лигамента и нимфы и целый ряд других признаков.

Бесконечное многообразие форм спиралей, описывающих раковины фораминифер, брахиопод, двустворчатых, брюхоногих и головоногих моллюсков, можно удовлетворительно аппроксимировать немногими типами алгебраических и трансцендентных плоских кривых, используемых в аналитической геометрии или сводимых к последним. Для двустворчатых моллюсков наиболее пригодна логарифмическая спираль

$$\rho = ae^{ctg\alpha\varphi},$$

где φ — произвольный угол поворота полярного радиуса ρ , α — постоянный угол логарифмической спирали, a — постоянная интегрирования.

Вывод формулы логарифмической спирали предполагает, что за время $d\tau$ относительный прирост полярного радиуса составляет $d\rho/\rho$ и при этом происходит его поворот на угол $d\varphi$. Последний является функцией времени роста. В этом случае из уравнения логарифмической спирали ($d\rho = dH$) легко видеть, что выпуклость створок, определяемая через α или V/H , может служить характеристикой относительной скорости линейного роста

моллюсков: скорость линейного роста $\frac{dH}{d\tau}$ у менее выпуклых

раковин выше, чем у более выпуклых, а за одинаковое время $d\tau$ первые достигают больших линейных размеров. Кроме того, можно показать, что у менее выпуклых раковин за один и тот же угол φ поворота полярного радиуса ρ конечные радиальный R и поперечный P компоненты роста оказываются больше, чем у более выпуклых раковин. Следует заметить, что все выводы о связи скорости линейного роста с величиной угла L или индекса V/H справедливы только для случаев, когда профиль фронтального сечения створок с достаточной надежностью может быть аппроксимирован логарифмической спиралью. В действительности это условие далеко не всегда выполняется.

Результаты аналитического моделирования спиралей с монотонно изменяющимся углом α , определения аллометрических экспонентов в эмпирических выборочных регрессиях $\ln H$ на $\ln V$, непосредственные определения изменений V/H в процессе роста

индивидуальных раковин свидетельствуют о возможных изменениях величины угла α со временем (или, что то же самое, с возрастанием угла поворота φ полярного радиуса ρ). Обширные биометрические данные обнаруживают, что строгая аппроксимация логарифмической спиралью профиля фронтального сечения створок возможна лишь в приблизительно 66% случаев. В остальных 34% случаев чаще всего индекс В/Н увеличивается по мере возрастания длины раковины, что может говорить об уменьшении скорости линейного роста в онтогенезе. Учитывая тесную взаимосвязь между параметрами, определяющими характер изменений длины, высоты, выпуклости, длины передней части и длины нимфы друг с другом, автор считает возможным заключить, что аллометрические экспоненты в формулах аллометрического роста в ряде случаев представляют функции индивидуального возраста организмов. Вид этих функций может быть определен либо путем аппроксимаций, либо путем теоретических рассуждений.

Постоянство угла α логарифмической спирали вызвало и вызывает известную фетишизацию свойств этой кривой. Это выразилось как в выводе чрезмерно широких обобщений (Милович, 1912), так и в построении концепций откровенно мистического толка (Lartique, 1930). В последние годы в отечественной малокологической литературе довольно часто появляются работы, в которых кривизна фронтального сечения створки рассматривается как важнейший таксономический признак (Логвиненко и Старобогатов, 1971). Методически процедура исследования сводится к следующему: с помощью стереоскопического микроскопа и рисовального аппарата на кальке изображают радиальные сечения створок, а затем визуальным методом «наложения кривых» сравнивают полученные шаблоны. Материал из одной выборки разбивают на «феноны», различающиеся по степени выпуклости створок, и анализируют их обычными конхологическими методами.

Целый ряд соображений заставляет нас усомниться в корректности подобной таксономической практики и предостеречь от ее использования в дальнейшем.

1). Число выделяемых «фенонов» прямо пропорционально увеличению микроскопа. Точное нахождение полярного центра кривой далеко не всегда возможно, особенно у раковин с корродированными макушками. Определение степени совпадения или несовпадения кривых произвольно. Требование стандартизации методики аналогично требованию конвенционалистского определения вида у двустворчатых моллюсков.

2). Выше была показана тесная связь многих количественных и качественных признаков раковины со степенью выпуклости ство-

рок. Поэтому «феноны» выделенные по степени кривизны радиального сечения, заведомо будут отличаться и по некоторым другим признакам. Иное дело, что при несовершенной методике «феноны» могут быть выделены из совокупностей с непрерывно распределенными величинами угла .

3). При значениях угла от 0° до 65° , т. е. при таких значениях, которые характерны для подавляющего большинства двустворчатых моллюсков, зависимость индекса В/Н от величины угла α лишь незначительно отличается от линейной, поэтому, согласно закону линейного преобразования одномерной случайной величины, характер распределения по L в выборке сходен с таковым по индексу В/Н. Нет никаких данных, указывающих на то, что характер распределения и масштабы варьирования индекса В/Н существенно отличаются от таковых индексов Н/Л, А/Л и В/Л. Средние значения коэффициентов корреляции $r_{\ln L \ln H}$, $r_{\ln L \ln B}$, $r_{\ln L \ln A}$ и $r_{\ln L \ln P}$ практически не различаются: соответственно $+0,998 \pm 0,001$, $+0,996 \pm 0,001$, $+0,993 \pm 0,002$ и $+0,983 \pm 0,004$.

4). У значительной части раковин индекс В/Н изменяется в онтогенезе. Для них правило «постоянства кривизны фронтального сечения», равно как и основанный на последнем метод «наложения кривых», непригодны.

Проблемы функциональной морфологии раковины двустворчатых моллюсков и связанные с ними вопросы систематики, экологии и физиологии настоятельно требуют широкого привлечения количественных методов исследования. Одну из попыток возможного подхода к задаче представляет данное сообщение.

А. П. Кузнецов

О РОЛИ ДВУСТВОРЧАТЫХ В СОСТАВЕ МОРСКОГО ДОННОГО НАСЕЛЕНИЯ И ИХ ТРОФОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

Двустворчатые — одна из наиболее многочисленных и процветающих групп морских донных беспозвоночных.

С девона [Treatise on Invertebrate Paleontology, 1969] двустворчатые играют существенную биогеохимическую роль в морских водоемах. В составе современного донного населения морей насчитывается около 30 тысяч видов двустворчатых. Многие из них входят в населяющие дно морей сообщества в качестве массовых, определяющих структуру и метаболизм сообществ компонентов.

Из 177 проанализированных нами сообществ (что составляет не менее 80% всех известных донных сообществ Мирового океа-

на) в 70 наиболее массовыми, руководящими видами являются двустворчатые моллюски.

Многие моря и прибрежные области океана, такие как Азовское, Аральское, Балтийское, Каспийское, Белое, Норвежское моря, западное побережье Европы, Гренландские воды, Исландские, Фарерские и многие другие представляют собой подлинные «царства двустворчатых».

Двустворчатые — преимущественно обитатели шельфовой зоны и склона континентальной ступени. Основным фактором, определяющим их распределение является трофический. По характеру и механизации питания в составе класса выделяются 4 категории видов: 1 — депозитофаги, питающиеся органическим веществом донных осадков, посредством собирания пищевых частиц с поверхности дна, 2 — сестонофаги, отфильтровывающие пищевую взвесь из придонной воды, 3 — плотоядные, поедающие мелких беспозвоночных, улавливаемых из тока проходящей через бранхиальную септу воды [Septibranchia] 4 — использующие в качестве пищевого материала целлюлозу древесины (древоточцы). Основными в составе морского зообентоса являются первые две группировки.

Выделение названных групп двустворчатых базируется на обширном объеме накопленных и непрерывно растущих данных по их питанию и образу жизни (обзор см. Кузнецов, 1975). Однако среди этих данных отсутствует количественная оценка строения органов системы питания, в частности — размеров и соотношения жабр и лабиальных пальп, как механизма добывания и сортировки пищи. Между тем, такая оценка могла бы служить объективным критерием суждения о характере и развитии пищевых адаптаций (механизмов питания) у двустворчатых к использованию существующих в море пищевых ресурсов, основой их экологической (трофологической) классификации. С этой целью нами был начат анализ строения и размеров жабр и лабиальных пальп у видов различных групп класса.

Было проанализировано 14 видов из датских вод [*Nucula nucleus*, *N. nitidosa*, *Nuculanà pernula*, *Abra albà*, *Macoma baltica*, *Tellina tenuis*, *Cultellus pellucidus*, *Astarte montagui*, *Venus striatula*, *Arca islandica*, *Spisula subtruncata*, *Corbula gibba*, *Pecten opercularis*, *Mytilus edulis*] и около 25 — из прибрежной зоны Японии (*Yoldia notabilis*, *Macoma tokyensis*, *M. contabulata*, *Moerella jedoensis*, *Thora lubrica*, *Ensisculus cultellus*, *Solen strictus*, *Fulvia hungerfordi*, *Megacardita ferruginosa*, *Meretrix Iusoria*, *Placomen taira*, *Ruditapes philippinarum*, *Cladoconcha japonica*, *Maetra veneriformis*, *M. chinensis*, *Limopsis tajimae*, *Pandorella otukai* и др.). Рассчитывалась поверхность жабр

и лабиальных палъп и их соотношение (в процентах от их суммарной поверхности). При этом возрастная зависимость в пределах видов имела линейный характер $y = xa + C$.

Проанализированные виды относились к семействам Nuculidae, Nuculanidae, Tellinidae, Semelidae, Donacidae, Psammobiidae, Cultellidae, Cardiidae, Carditidae, Undulinidae, Limopsidae, Mytilidae, представлявшие три основных подкласса двустворчатых системы Пелсенера — Protobranchia, Filibranchia и Eulamellibranchia.

На основании имеющихся качественных описаний жаберно-пальпового аппарата и других органов системы питания все Protobranchia и Tellinacea из Eulamellibranchia объединяются в одну экологическую группу — собирающих детритофагов. Все остальные Eulamellibranchia и Filibranchia известны как фильтраторы — сестонофаги. Результаты проведенного нами количественного анализа позволяют уточнить эту классификацию. Protobranchia, у которых поверхность жабр — наименьшая из всех двустворчатых и составляет $< 50\%$ (в среднем не более 30%) от суммарной жаберно-пальповой поверхности, а поверхность лабиальных палъп — наибольшая — $> 50\%$ (в среднем не менее 70%) — мы рассматриваем как истинных детритофагов-собираателей.

Все Eulamellibranchia и Filibranchia за исключением Tellinacea, имеющие обратное соотношение поверхностей жабр и палъп (чаще всего около 90% и 10% соответственно) — составляют группу истинных сестонофагов-фильтраторов.

Соотношение поверхностей жабр и палъп у различных представителей Tellinacea колеблется в пределах $40 - 60\%$. Эти моллюски составляют переходную и следовательно более пластичную по сравнению с двумя первыми группами группу двустворчатых. Все они обладают раздельными, способными к вытягиванию и сокращению сифонами. С их помощью они собирают детрит с поверхности дна и в силу необходимости могут «засасывать взвесь» подобно фильтраторам.

Приведенные данные хорошо укладываются в рамки известных представлений об образе жизни и распределении двустворчатых. В то же время они возбуждают уже не новые, но неизменно острые вопросы о филогении, адаптивной радиации и конвергентной эволюции двустворчатых.

Если Protobranchia действительно первая и наиболее древняя ветвь двустворчатых, о чем свидетельствует сравнительно-морфологический анализ и палеонтологическая летопись, то вопрос о первичности детритофагии, как способа питания, в классе решается однозначно. Как известно, у этой группы моллюсков ктени-

дий — простейший, наименьших размеров и не связан с питанием, выполняя только одну респираторную функцию. Лабиальные пальпы, наоборот, — наиболее крупные и обеспечивают полностью всю сортировку пищевого материала, поставляемого непосредственно к ним придатками пальп.

В этом случае *Tellinacea* и остальных *Eulamellibranchia* и *Filibranchia* следует рассматривать как ветви, отделившиеся от исходных *Protobranchia* и пошедшие по пути освоения взвешенной в воде пищи и колонизации всех других биотопических разновидностей дна. При этом истинные сестонофаги утратили связь с детритофагией, редуцировав предельно лабиальные пальпы и максимально развив поверхность жабр для осуществления ими дыхания и получения и сортировки пищевого материала.

Л. А. Медведева.

РАЗВИТИЕ ЛИЧИНОЧНОЙ РАКОВИНЫ У МАКТРИД

Описаны изменения личиночной раковины и ее замка в семействе мактрид на примере сахалинской спизулы.

Сахалинская спизула — вид, широко распространенный на побережье Охотского и Японского морей. Личинки этого вида образуют важный элемент в планктоне прибрежных вод. Информация по личиночному развитию, годная для определения видовой принадлежности личинок, явно недостаточна. В литературе есть данные о строении раковины личинок лишь перед оседанием и на отдельных стадиях онтогенетического развития, но из-за возможного сходства в строении раковины у личинок разных видов на одной произвольно взятой сравниваемой стадии нельзя с уверенностью говорить о принадлежности личинок к тому или иному виду. Только получая личинок от известных родителей, можно проследить развитие раковины и замка на всех стадиях планктонной жизни и метаморфоза. Описание этих изменений дает возможность определить личинку в планктоне на любой стадии.

Нами выращены личинки сахалинской спизулы от оплодотворения до метаморфоза. В сосудах с личинками ежедневно обновлялась вода и поддерживалась температура 20 — 21°C. Через две недели после оплодотворения личинок начинали подкармливать мелкими жгутиковыми водорослями. Сделаны микрофотографии и рисунки личиночной раковины и ее замка на разных стадиях развития. На стадии трохофоры появляется раковинная железа, расположенная на спинной стороне и имеющая вид неглубокого впячивания крупных клеток. На этой стадии начинает выделяться вещество раковины. Вскоре раковинная железа выворачивается, образуя на спинной стороне личинки слабовыпуклую пластинку. На

вторые сутки после оплодотворения личинка имеет раковину, состоящую из двух створок с прямой замковой линией, длина раковины 60 — 70 мкм; лигамент расположен в центре провинкулума.

К концу третьей недели жизни велигер достигает в длину 100 — 130 мкм; начинает формироваться макушка раковины, которая слегка сдвинута к заднему краю; форма раковины изменяется: передний конец становится длиннее и более заострен, чем задний; плечи округлые и плавно наклонены; переднее плечо длиннее, чем заднее; задний край несколько срезан; специальный замочный аппарат не сформирован.

На четвертой неделе жизни раковина становится более вытянутой; максимальная ее длина 130 — 170 мкм; замочный аппарат представлен широкими прямоугольными зубами, расположенными в середине замочного края правой створки, а в левой створке — в передней части этого края; лигамент находится у заднего края провинкулума; «специальные» зубы не сформировались. Достигшая в длину 240 — 250 мкм личинка уже имеет развитую ногу и способна активно передвигаться. В это время начинается рост раковины за счет образования диссоконха. Замочный аппарат претерпевает изменения, начинается формирование «специальных» зубов. Когда длина личинки достигает 300 мкм, личиночный замок уже вполне сформирован; в правой створке в середине и в левой створке в передней части расположено по одному прямоугольному зубу, внутренняя поверхность которого снабжена мелкими пилообразными зубчиками; имеются латеральные зубы. В переднем конце дорзальной кромки левой створки находится крупный лопатообразный «специальный» зуб, в правой створке — боковой зуб. Такой вид имеет замковый аппарат у личинки, вступающей в метаморфоз. Претерпевая ряд сложных изменений, личинка, наконец, приобретает черты взрослого животного. Замочный аппарат у взрослой особи имеет в правой створке два кардинальных зуба, а в левой — лямбдовидный кардинальный зуб, входящий между зубами правой створки. Боковые зубы хорошо развиты: в правой створке — парные, в левой одиночные спереди и сзади.

Л. В. Миронова

О ВИДОВОМ СОСТАВЕ И ИЗМЕНЧИВОСТИ УСТРИЦ ИЗ НИЖНЕГО ПАЛЕОГЕНА СЕВЕРНОЙ ФЕРГАНЫ

1. Палеогеновые отложения Средней Азии широко охарактеризованы комплексами устриц, многие виды которых являются руководящими и используются для стратиграфического расчленения разрезов.

2. В бухарском горизонте Северной Ферганы раковины устриц

встречаются в изобилии и принадлежат видам *Ostrea kalizkyi* Vial., *O. bellovacina* Lam., *O. aff. hemiglobosa* Rom., *Pycnodothe errara* [Vial.], *P. camelus* Burac.

3. Эти устрицы образуют две группы, в которых отдельные виды связаны между собой постепенными переходами настолько тесно, что зачастую отнесение крайних, уклоняющихся от наиболее распространенных форм к тому или иному виду становится условным.

4. В первую группу входят виды *Ostrea kalizkyi* Vial., *O. bellovacina* Lam., *O. hemiglobosa* Rom. Виды этой группы распространены в бухарских и сузакских отложениях, причем *Ostrea kalizkyi* Vial. известна только из бухарского горизонта, *Ostrea bellovacina* Lam. широко распространена в бухарских, но иногда встречается и в сузакских отложениях, а *Ostrea hemiglobosa* Rom. характерна только для сузакского горизонта, хотя в бухарских отложениях встречаются формы, очень близкие к *Ostrea hemiglobosa* Rom.

У *Ostrea kalizkyi* Vial, нижние створки раковин слабо-выпуклые, овальные или яйцевидные с резкими concentрическими кольцеобразными линиями нарастания и маленькой слегка заостренной макушкой. Верхние створки несколько менее выпуклые, с отчетливыми кольцеобразными линиями нарастания. На некоторых экземплярах вблизи макушки наблюдается едва заметная волнистость линий нарастания, что создает впечатление слабой ребристости. Такие экземпляры являются переходными к *Ostrea bellovacina*.

У *Ostrea bellovacina* Lam., нижние створки раковин слабо-выпуклые, вытянутые, овальные, с характерной радиальной ребристостью, гофрировкой или волнистостью, которая проходит почти по всей створке; макушка у них обособленная, заостренная. Верхняя створка выпуклая с отчетливыми concentрическими линиями нарастания.

При просмотре большого количества раковин *Ostrea bellovacina* Lam. можно наблюдать, что на некоторых экземплярах ребристость очень слабая или совсем исчезает и остается лишь едва заметная волнистость пластинчатых линий нарастания. Одновременно с ослаблением ребристости происходит увеличение выпуклости раковины до вздутой, однако верхние створки, особенно у макушки, всегда остаются слабо выпуклыми. Такие формы являются переходными от *Ostrea bellovacina* Lam. к *Ostrea hemiglobosa* Rom., у которых нижние створки в отличие от *Ostrea kalizkyi* Vial. и *O. bellovacina* Lam. массивные, сильно выпуклые, обычно округлые, гладкие. Лишь у некоторых экземпляров наблюдается

тонкая ребристость у самой макушки. Макушки не обособленные, округленные или притупленные. Верхние створки также массивные, выпуклые, округлые.

5. Вторая группа образована видами *Pycnodonte camelus* [Burač] и *P. errata* [Vial.], распространенными в бухарских и сузакских отложениях, причем *Pycnodonte errata* [Vial.] является эндемичной формой и известна только в Северной Фергане, а *P. camelus* [Burač] широко известна в сузакских отложениях Средней Азии и в нижнеэоценовых отложениях Крыма.

Раковины *Pycnodonte errata* [Vial.] массивные, узкие, вытянутые, сильно выпуклые, образующие килевидный перегиб; макушка заостренная, отогнута назад; задний край выпуклый, крыловидные отростки отсутствуют, раковины большей частью несимметричные, однобокне, с наибольшей выпуклостью, смещенной к задней части; падение выпуклости раковины к заднему краю крутое, а к переднему — более пологое.

Раковины *Pycnodonte camelus* [Burač.] массивные, узкие или широкие, горбатые с резким массивным килем; макушка у них прямая, маленькая, слабовыступающая, задний край выпуклый, в задней части раковины наблюдается небольшой желобок, отделяющий крыловидно-расширенную часть раковины. Как правило, раковины симметричные, киль расположен почти посредине раковины. Наблюдается ряд форм менее сильно выпуклых, со слабо развитым килем, которые очень трудно отличить от *P. errata* [Vial.]. Вероятно, они являются переходными формами от *P. errata* [Vial.] к *P. camelus* [Burač].

6. *Pycnodonte camelus* [Burač] из разрезов Северной Ферганы по ряду признаков отличаются от того же вида из сузакских отложений Таджикской депрессии. Северо-Ферганские представители *P. camelus* [Burač] более мелкие и имеют более массивную раковину с более глубокой внутренней полостью; по этому признаку они сближаются с *P. pomada* [Vial.] из сулуктапинской свиты Мангышлака. Кроме того, у них слабее выражен и киль: он не такой массивный и менее острый. Возможно, что эти формы вообще близки к *P. pomada* (Vial.), хотя, конечно, они более близки к типовым представителям *P. camelus* (Burač). Возможно их следует выделить в новый вид.

С. М. Никифоров.

СКОЛЬКО ВИДОВ УСТРИЦ В ВОДАХ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ?

К настоящему времени имеются различные точки зрения относительно числа видов устриц в прибрежных водах Приморья. Разин (1934) называет три вида — *Ostrea gigas* Thunberg (с

вытянутой раковиной), *O. laperosi* Shrenck (с треугольно-клиновидной раковиной) и *O. posjetica* (с округлой или округло-клиновидной раковиной), — отличающиеся соотношением длины, ширины и высоты. О. А. Скарлато (1960) предполагает существование в этом районе только одного морфологически весьма изменчивого вида — *Crassostrea gigas* (Thunberg) и объясняет различия в форме раковины различиями в условиях обитания — особенностями грунта, положением моллюсков в друзах, плотностью поселения.

В последнее десятилетие для решения вопросов таксонометрического характера часто применяются данные биохимической генетики. Удобство электрофоретических спектров белков как таксонометрических признаков, помимо их ясной генетической интерпретации, состоит в том, что они часто не подвержены онтогенетической и модификационной изменчивости и поддаются простой количественной оценке.

Задачей настоящей работы является сравнение электрофоретических белковых спектров устриц, которых Разин считал самостоятельными видами — *Crassostrea gigas*, *C. laperosi* и *C. posjetica*.

Были исследованы 200 устриц из Амурского зал., 200 из Уссурийского зал., и 750 из зал. Восток. Для каждого экземпляра измерялись высота раковины — h , ее длина — l — и ширина — s и вычислялись соотношения l/h и s/h .

Гистограммы распределений соотношений этих морфометрических параметров непрерывны и унимодальны, что указывает на отсутствие дискретных форм, различающихся по рассматриваемым параметрам. Но морфологические признаки близких видов могут значительно перекрываться, поэтому в поисках межвидовых генетических различий мы исследовали водорастворимые белки устриц с различающейся формой раковины методом электрофореза в полиакриламидном и крахмальном гелях.

Были исследованы 47 белков, из которых 30 являются ферментами, а 17 — миогенами. 14 ферментов и один из миогенов обнаруживают изменчивость, но этот полиморфизм существует в пределах каждого морфологического типа — „*gigas*“, „*laperosi*“, „*posjetica*“ и представляет собой генетически обусловленную внутривидовую изменчивость. Кроме того, исследование больших выборок позволило выявить соответствие распределений частот белковых фенотипов, по некоторым полиморфным генам, правилу Харди-Вейнберга, что в свою очередь указывает на панмиксию в исследованных популяциях.

Генетически мономорфные неизменяемые белки, по мнению некоторых авторов (Алтухов, 1969; 1974; Алтухов и Рычков, 1972),

маркируют наиболее существенные видовые свойства генома, реорганизация которых ведет к видообразованию. В случае, если бы наши выборки представляли смесь видов, мы должны были обнаружить различия в электрофоретических спектрах мономорфных миогенов, — но их нет. Что же касается мономорфных ферментов, то, хотя они могут быть гомологичны у разных видов, они никогда не бывают полностью идентичны. Даже виды двойники, по данным Аялы и Пауэлла, а так же Хабби и Трокмортон (Ayala and Powell, 1972; Hubby and Throckmorton, 1965; 1968) имеют в среднем около 50% электрофоретически различающихся ферментных фракций. Наше исследование выявило полную идентичность как ферментных, так и миогеновых спектров у устриц, отчетливо различающихся по форме раковины. Это заставляет предположить генетическое единство морфологически отличающихся особей.

В заключение отметим, что результаты настоящей работы позволяют нам разделить точку зрения Скарлато (1960) о существовании единственного вида устриц *Crassostrea gigas* [Thunberg] в прибрежных водах Южного Приморья.

Н. П. Парамонова

О РОДОВОМ И ПОДРОДОВОМ СОСТАВЕ НЕОГЕНОВЫХ MASTRIDAE ПОНТО-КАСПИЙСКОЙ ЧАСТИ ВОСТОЧНОГО ПАРАТЕТИСА

1. Огромное разнообразие ископаемых и современных *Mastriidae*, а также неясность таксономического значения ряда признаков и иногда недостаточно точное их описание затрудняют определение родовой и подродовой принадлежности некоторых форм. По-видимому, родовыми признаками семейства в первую очередь следует считать особенности строения структур для поддержки лигамента и расположения зубов, во вторую очередь — степень развития синуса. При диагностике подродов должны учитываться различия в деталях строения замочного аппарата, форма синуса и раковины, наружная скульптура. Форма раковины (в том числе ее удлиненность, выпуклость, неравносторонность), характер килеватости, степень выраженности синуса являются видовыми признаками.

2. В неогеновых бассейнах Понто-Каспийской области Восточного Паратетиса обитали представители следующих родов и подродов: *Eastonia* Gray, *Lutraria* [Lutraria] Lamarck, *Mactra* L. с подродами: *Mactra* s. str., *Eomactra* Cossmann, *Sarmatimactra* Korobkov и *Chersolimactra* subgen. nov. (типовой вид *M. [Ch.] bulgarica* Toula; для подрода характерны сросшиеся пластинки зуба 2, ослабленные зубы A1 и P1, спрямленный синус; состав

подрода *M. [Ch] caspia* Eichw., *M. [Ch.] balcica* Macar., *M. [Ch.] timida* Zhizh., *M. alata*; *Cryptomactra* Andrusov, *Pseudomactra* Steklov, *Avimactra* Andrusov с подродами: *Avimactra s. str.*, *Kirghizella* Andrusov, *Andrussella* Korobkov и *Aktschagyliia* Starobogatov и род *Caspimactra* A. Ali-Zade.

3. В раннем миоцене в сакараульском бассейне обитали редкие *Mactra [Eomactra [sp.]* (ввиду плохой сохранности их нельзя определить до вида). В среднем миоцене в тарханском, чокракском и конкском бассейнах зомактры в общем комплексе фауны имели уже большее значение (по литературным данным среди них выделяется от 2-х до 4-х видов). Более редко встречались (известно по одному виду) представители *Eastonia* и *Lutraria [Lutraria]*. Перечисленные бассейны находились в открытой связи с Мировым океаном и обитавшие в них мактриды в основном мигрировали из Средиземноморской области.

4. В позднем миоцене в сарматском полуморском замкнутом бассейне мактриды играли очень большую роль в моллюсковых сообществах, нередко являясь руководящими формами. В литературе описано около 50 эндемичных и специфичных видов сарматских мактрид, однако более половины из них являются синонимами. В позднесарматском водоеме они были практически единственными обитателями. Все разнообразные сарматские мактриды (в среднем сармате некоторые виды были раза в 3 крупнее ранне- и среднемиоценовых форм) произошли от конкской *Mactra [Eomactra] basteroti konkensis* Sok., вымершей в самом начале сарматского века. Основная их масса относится к под родам *Sarmatimactra* и *Chersonimactra* рода *Mactra*, 2 вида — к роду *Cryptomactra* и 1 — к *Pseudomactra*. Последние 2 рода отличаются от других родов строением хондрофора и зубного аппарата, поэтому нет основания относить *Cryptomactra* к роду *Mactra* в качестве подрода (Keen, 1969) и считать невалидным род *Pseudomactra* (А. Али-Задэ, 1974).

В позднемэоценом солоноватоводном бассейне довольно редко встречался 1 вид, принадлежащий типовому подроду рода *Mactra*. *M. [Mactra] superstes* David., происхождение которого остается неясным, по-видимому, он также пришел из Средиземноморской области (Ильина и др., 1976).

5. В плиоцене мактриды обитали только в ачкагыльском полуморском замкнутом бассейне, где играли большую роль в моллюсковых сообществах (описано около 60 эндемичных и специфичных видов, хотя многие, несомненно, являются синонимами). По форме раковины нередко они напоминали сарматские, но в целом она у них была еще более разнообразна. По размерам они обычно

не отличались от ранее- и среднемиоценовых форм, некоторые виды были необычно мелких размеров (не более 5 мм). Установление систематического положения акчагыльских мактрид вызывает наибольшие затруднения. Среди них различными авторами в общей сложности выделены представители 8 родов и подродов [Mactra, Avimactra, Kirghizella, Andrussella, Aktschagyliia, Cryptomactra, Lutraria, Caspimactra].

В целом для замка акчагыльских мактрид характерно положение погруженной нимфы на границе с хондрофором, близость латеральных зубов к кардинальным зубам или к макушке, глубокие бороздки между латеральными зубами, почти нацело сросшиеся пластинки зуба 2, нередко зернистая или шероховатая верхняя поверхность зубов A1 и P1 и наличие на зубе AP снизу более или менее ясной вогнутости, нередко придающей примакушечной части зуба вид крючка. Таким образом они не принадлежат к роду Mactra, а образуют, по-видимому, особый род Avimactra с рядом подродов: Kirghizella, Andrussella, Aktschagyliia и, возможно, другими. Вид Avimactra acutecarinata Andrus. не может относиться к роду Cryptomactra (А. Али-Заде, 1967), так как имеет другое строение замка, так же как вид Avimactra andrussovi А. Али-Заде (у которого к тому же очень маленький синус) не относится к Lutraria. Caspimactra А. Али-Заде et Kobakova со своеобразным строением замка и замочной площадки по-видимому, нужно рассматривать как особый род.

Происхождение акчагыльских мактрид остается загадкой. Несмотря на сходство во многих случаях сарматских и акчагыльских видов по форме раковины, они четко различаются по строению замка и положению погруженной нимфы. Поэтому говорить о непосредственной генетической связи акчагыльских мактрид и сарматских (Андрусов, 1928, А. Али-Заде, 1967) невозможно.

6. Таким образом, в неогеновых бассейнах Понто-Каспийской области, находившихся в связи с Мировым океаном, обитали главным образом представители Mactra [Eomactra], мигрировавшие из Средиземноморской области. Разнообразие их было невелико и в общем комплексе фауны они играли второстепенную роль.

В замкнутых полуморских бассейнах, существовавших достаточно длительное время, мактриды, занимая самые различные освободившиеся экологические ниши, в результате усиленного формо- и видообразования становились очень разнообразными и образовывали эндемичные и специфичные роды и подроды. В моллюсковых сообществах они играли большую роль и нередко были руководящими формами палеоценозов.

ОБ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ УСТРИЧНЫХ В ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ МОРЯХ СЕВЕРО-ВОСТОКА СРЕДНЕЙ АЗИИ

Северо-Восток Средней Азии в позднемиловую эпоху представлял собой окраину Среднеазиатского моря, непосредственно примыкавшую к огромному Азиатскому матерiku. Мелкие хорошо прогретые воды Приташкентского, Зеравшано-Гиссарского и особенно Ферганского заливов, богатые пищевыми ресурсами, были чрезвычайно благоприятны для существования разнообразных обитателей дна, в том числе и устричных. Остатки их хорошей сохранности встречаются в большом количестве, буквально переполняя отдельные пласты, и имеют неопределимое значение для стратиграфии. Выяснение причин замещения по площади и по разрезу остатков одних организмов другими составляет неотъемлемую часть детальных биостратиграфических исследований. В связи с этим большую важность имеют работы палеоэкологического направления по устричным — моллюскам, доминировавшим в составе среднеазиатского бентоса.

Как известно, современные устричные — в основном прикрепляющиеся животные. Они обитают в верхней сублиторали, преимущественно при пониженной солености (до 16‰), и часто образуют банки, для развития которых особенно благоприятны места, омываемые течениями.

Банки позднемиловых устричных на Северо-Востоке Средней Азии также формировались на мелководных участках с постоянными течениями. О принадлежности таких участков к верхней сублиторали свидетельствуют сохранившиеся на многих раковинах следы покровительственной окраски, имитирующей солнечные блики или тени от движения водных растений.

Из подсемейства *Ostreinae* от позднего сеномана до раннего кампана в рассматриваемом регионе существовали представители семи видов двух родов [*Ostrea* и *Liostrea*], и почти все они образовывали неосушавшиеся банки. Наиболее мощными были поселения *Liostrea oxiana* [Rom.] по южному побережью опресненного Ферганского залива; развитию их благоприятствовали богатые пищевые ресурсы акватории, наличие течений и существенно карбонатный состав размывавшихся пород суши. В сообществах этих банок входили бесусно прикреплявшиеся модиолусы, тригонарки, ринхостреоны, некоторые зарывающиеся двусторонки (ципримерии, изредка панопе), местами хищные брюхоногие; обычными были полихеты.

Из подсемейства *Gryphaeinae* от позднего сеномана до позднего кампана включительно жили представители семи видов, принадлежащих трем родам [*Gryphaea*, *Fatina*, *Biauris*] Грифеи и фатины селились на более глубоких, чем остреины, участках верхней сублиторали с нормальной морской или близкой к ней соленостью вод, но тоже обычно образовывали банки. Для банок *Gryphaea tuscumcarii* Marcou были характерны некоторые другие грифеины, изогномоны, для банок *Fatina costei* [Соq.] — лиостреи, пликатулы, лимы; тем и другим были свойственны полихеты, губки. Ископаемые поселения биаурисов пока неизвестны. Разрозненные (преимущественно более массивные левые) и беспорядочно ориентированные створки их располагаются в кровле подвергавшихся двустворки (ципримерии), полихеты, губки, изредка морские аурисов, как и других грифеин, располагались на более глубоких участках верхней сублиторали, откуда раковины отмерших моллюсков выносились на мелководье. В отличие от грифей и фатин биаурисы были, видимо, способны переносить сильное понижение солености.

Представители подсемейства *Exogyrinae* были наиболее разнообразны в родовом и видовом отношении. Они включали одиннадцать видов пяти родов [*Ceratostreon*, *Amphidonta*, *Rhynchostreon*, *Exogyra*, *Gyrostrea*]. Амфидонты и экзогиры были, видимо, одиночными, а цератостреоны, ринхостреоны и гиростреи жили большими по площади и плотности поселениями. Наиболее мелководными из них были банки ринхостреонов, временами подвергавшиеся осушению. Среди обитавших там организмов были также биссусно прикреплявшиеся (модиолусы) и зарывающиеся двустворки (ципримерии), полихеты, губки, изредка морские ежи. На банках гирострей, возникавших на топком илу, практически не селились другие моллюски. Отношение к солености у отдельных родов и даже видов экзогирин было, по-видимому, различным.

Из подсемейства *Lophinae* на Северо-Востоке Средней Азии известны представители пяти относительно редко встречающихся видов одного рода. Лишь в более западных районах существовали банки *Lopha falcata* [Mort]. Скорее всего, лофы были наиболее полносолеными из семейства устричных, и это свойство препятствовало широкому развитию их в рассматриваемых акваториях, где соленость только временами и на отдельных участках приближалась к нормальной морской.

Подвижные пески и топкий илистый грунт почти никогда не заселяются современными устричными. Однако многие позднемеловые формы приспособились к обитанию на таком субстрате. Та-

кие раковины удерживались на поверхности благодаря сильно приподнятым краям (*Liostrea Jaxartensis* Sim.), крыловидным расширениям и общей уплощенной форме (некоторые грифены), наличие шипов [*Exogyra olfsiponensis* Sharpe] и т. п.

Л. Ф. Романов

СРЕДИЗЕМНОМОРСКИЕ ЮРСКИЕ УСТРИЦЫ СССР

Рассматривается видовой состав и систематическое положение устриц, распространенных в юрских отложениях Средиземноморской области СССР. Приведенные данные основаны как на материалах автора, так и на литературных источниках. Изученный регион охватывает пространство от Преддобруджского прогиба (МССР) до Памира включительно.

Остатки устриц в юрских отложениях региона часты, однако их сохранность не всегда позволяет установить их точную систематическую принадлежность. Несмотря на большую длительность изучения фауны этого региона, обобщающих работ, посвященных юрским устрицам, пока что не имеется.

Согласно системе, предложенной в справочнике «Основы палеонтологии». (1960), в составе семейства *Ostreidae* Средиземноморской области СССР в юрских отложениях установлены четыре подсемейства (*Ostreinae*, *Gryphaeinae*, *Lophinae* и *Exogyrinae*).

Из состава подсемейства *Ostreinae* Lamarck, 1818 установлены два рода: *Liostrea* Douville, 1904, к которому отнесены *Liostrea acuminata* (Sow.), *L. sowerbyi* (M. et L.), *L. dubiensis* (Contjean), *L. multiformis* (K. et. D.), *L. falciformis* (Goldf.), *L. thurmanni* (Et.), *L. pl. sp. indet.*, а также род *Deltoideum* Rollier, 1917 с двумя представителями: *Deltoideum sp. indet.*, *ex gr. delta* (Smith) *D. insolitum* (Repmn).

Из состава подсемейства *Gryphaeinae* Vialov, 1936 установлены род *Gryphaea* Lamarck, 1801 с представителями *Gryphaea colchidensis* Pcel., *G. roemeri* (Quenst.) и подрод *G. (Bilobissa)* Stenzel, 1971 с представителями: *G. (Bilobissa) bilobata* (Sow.), *G. (B.) dilatata* (Sow.), *G. (B.) lucerna* (Trautschold), *G. (B.) zudacharica* (Kasanski) и *G. (B.) cf. ermoniana* (Et.). В состав этого подсемейства включен род *Catinula* Rollier, 1971 с *C. sandalina* (Goldf.) и *C. knorri* (Voltz).

Очень широко в юрских отложениях Средиземноморской области СССР представлено подсемейство *Lophinae* Vialov, 1936, охарактеризованное двумя родами: *Alectryonia* Fischer de Waldheim, 1807 с *A. marshi* (Sow.), *A. gregaria* (Sow.), *A. rastellaris* (Munst.), *A. solitaria* (Sol.), *A. pulligera* (Goldf.), *A. rugosa*

(Münst.), *A. costata* (Sow.), *A. sculpta* (Pcel.), *A. sp. indet ex gr. vallonia* (Et.) и род *Arctostrea* Pervinquiere, 1910, с *A. hastellata* (Quenstedt), *A. eruca* (Derf.), *A. pyrra* (Lor.)

В состав подсемейства *Exogyrinae* Vialov, 1936 включен монотипный род *Nannogyra* Beurlen, 1958 с *Nannogyra papa* (Sow.) — очень широко распространенным в средне-верхнеюрских отложениях видом и имеющим такую же обширную синонимику.

Род *Exogyra* Say, 1820 представлен многочисленными, распространенными преимущественно в верхнеюрских отложениях, видами: *Ex. reniformis* (Sow.), *Ex. crassa* (Smith), *Ex. virgyla* (Defrance), *Ex. michalskii* Lev., *Ex. vetzleri* (Boehm), *Ex. remesi* Pcel., *Ex. auricularis* (Münst.). Отнесение юрских видов к роду *Exogyra* вызывает некоторые сомнения и требует дальнейшего изучения их систематического положения.

О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатов

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНИЯ УСТРИЦ

Двустворчатые моллюски с характерным обликом устриц принадлежат к нескольким отрядам надотряда *Autobranchia* и возникли явно независимо друг от друга. Процесс образования устрицеподобных форм мы называем острезацией (по аналогии с общеизвестным термином «митилизация»). В основе этого процесса лежит переход форм с биссусным плевротетическим прикреплением к цементации. Это в свою очередь приводит к мономиарии (что характерно для прикрепленных форм вообще), усилению неравностворчатости, при этом прикрепленная створка деформируется в соответствии с неровностями субстрата, а свободная створка в примакушенной части не прикрывает прикрепленную, лигаментная площадка на прикрепленной створке разрастается вдоль направления роста (в связи со смещением свободной створки по мере роста и разрушением более старых слоев лигамента), редуцируется замок (по тем же причинам), исчезает нога, утратив все свои функции и задняя кишка перестает проходить сквозь желудочек сердца. Все эти процессы можно проследить на самых разных устрицеподобных организмах, например, на «пресноводных устрицах» в рядах *Bartlettia* (*Mycetozoidae*)—*Mulleria* (*Mulleriidae*) или в менее полном *Mutela* (*Mutelidae*)—*Etheria* (*Etheriidae*)—*Pseudomulleria* (*Pseudomulleriidae*). Поэтому при обсуждении происхождения «настоящих» (т. е. морских) устриц особенности,

связанные с остреизацией, принимать во внимание нельзя. Из остальных, свойственных «настоящим» устрицам особенностей — часть общие для целого ряда представителей надотряда *Autobranchia* (эуламеллибранхные жабры, отсутствие мантийного синуса; несросшиеся мантийные листки). Более интересны для выяснения происхождения устриц такие их особенности, как опистогирные макушки и прозодетный лигамент — особенности крайне редкие среди *Autobranchia*. Они свойственны в таком сочетании лишь некоторым представителям надсемейств *Arcoidea* (*Litharca* — сем. *Arcidae*, *Noetia*, *Arginopsis*, *Sheldonella* — сем. *Noetidae*) и *Glycimeridoidea*, (*Axinactis* — сем. *Glycimerididae*). Это обстоятельство, вместе с широким распространением биссусного прикрепления среди *Arcoidea*, наличием у них гомолога промиальной полости, а также вместе с заметным сходством в строении желудков устриц и аркоидов и возможностью сопоставления хом (по крайней мере тех, что в примакушечной части) с зубами таксодонтного (аркоидного) замка заставляет именно эту группу, а не *Pseudomolidae* считать предковой для устриц. Димиарность предков устриц косвенно подтверждается еще и тем, что у них сохранился протрактор ноги (квенштедтов мускул), получивший иную функцию; у других анизо-мономиарных форм он редуцируется даже раньше переднего аддуктора.

Различия в строении провинкулумов и в форме продиссоконхов грифеид и остреид не позволяют считать, что эти семейства имеют общего предка, хотя возможно, что их предки принадлежали к одному надсемейству. Это заставляет нас относить *Gryphaeidae* и *Ostreidae* к разным надсемействам. *Echogyridae*, довольно резко отличаются конхологически от остальных *Gryphacoidea*, прежде всего тем, что ось закручивания прикрепленной створки у них не параллельна плоскости смыкания створок, а располагается под значительным углом к ней, что отражается и в характере лигаментной ямки. Это заставляет нас рассматривать эту группу как самостоятельное семейство в составе надсемейства *Gryphaeoidae*. В пределах семейства *Gryphaeidae* род *Huotissa* Stenzel, 1971 заслуживает обособления в самостоятельное подсемейство *Huotissinae* subfam. nov., характеризующееся очень слабо выраженной неравностворчатостью и наличием на обеих створках крупных дихотомически ветвящихся радиальных складок. «Неинкубаторные» (т. е. с нормальным для двустворчатых моллюсков соотношением) *Ostreidae* также заслуживают выделения в самостоятельное семейство *Cirassostreidae*, характеризующееся наличием у его представителей промиальной полости, резко неравностворчатого и неравностороннего продиссоконха, отсутствием приспособ-

лений к вынашиванию яиц и раздельнополостью (или по крайней мере протерандрической сменой пола, не замеченной исследователями).

В итоге система устриц выглядит следующим образом:

- Надсем. *Gryphaeioidea* Vyalov, 1936 — поздний триас — ныне.
- Сем. *Gryphaeidae* Vyalov, 1936 — поздний триас — ныне.
- Подсем. *Gryphaeinae* Vyalov, 1936 — поздний триас — поздняя юра.
- Подсем. *Pycnodontinae* Stenzel, 1959 — ранний мел — ныне.
- Подсем. *Hyotissinae* Scarl. et Star. subfam n. — ранний мел — ныне.
- Сем. *Exogyridae* Vyalov, 1936 — средняя юра — миоцен.
- Подсем. *Exogyrinae* Vyalov, 1936 — средняя юра — поздний мел.
- Подсем. *Gryphaeostreinae* Stenzel, 1971 — ранний мел — миоцен.
- Надсем. *Ostreioidea* Rafinesque, 1815 — поздний триас — ныне.
- Сем. *Crassostreidae* Scarl. et Star., 1978 — ранний мел — ныне.
- Сем. *Ostreidae* Rafinesque, 1815 — поздний триас — ныне.
- Подсем. *Lophinae* Vyalov, 1936 — поздний триас — ныне.
- Подсем. *Ostreinae* Rafinesque, 1815 — ранний мел — ныне.
- Подсем. *Flemingostreinae* Stenzel, 1971 — поздний мел — миоцен.

Наиболее примитивные представители *Gryphaeioidea* — *Gryphaeinae* берут начало от аркоидов со слабо выраженной неравностворчатостью (что отразилось на форме продиссоконха). Цементация приводит к значительному развитию и углублению прикрепленной створки, которая закручивается вокруг оси, расположенной почти параллельно плоскости смыкания створок. Дальнейшая эволюция приводит к *Pycnodontinae* с менее глубокой прикрепленной створкой и, наконец, к *Hyotissinae* с сильно развитой скульптурой. *Exogyridae* пошли по пути еще большего углубления прикрепленной створки (возможно, в связи с повышением плодовитости и увеличением размеров гонады). Это изменило направление закручивания прикрепленной створки. Переход от подсемейства *Exogyrinae* к подсемейству *Gryphaeostreinae* связан с уменьшением емкости прикрепленной створки; закручивание выражено только на ранних этапах жизни.

Среди *Ostreioidea*, судя по типу размножения наиболее примитивно семейство *Crassostreidae*. Это семейство, вероятно, (судя по форме продиссоконха) происходит от резко неравностворчатых аркоидов, в связи с чем ось закручивания прикрепленной створки изначально расположена под значительным углом к плоскости смыкания створок. В противоположность *Gryphaeioidea* тут идет процесс уплощения створок, уменьшающий видимую их спиральность и неравностворчатость (что отражается и на форме продиссоконхов). Причиной этого, наряду с прочим, вероятно, была выработка способов вынашивания яиц, что

характерно для семейства *Ostreidae*. Триасовые и юрские *Crassostreidae* пока не известны, но, возможно лишь потому, что их трудно по раковине отличить от других устриц. Это связано с тем, что в ходе эволюции надсемейства уменьшились емкость прикрепленной створки и утрата скульптуры идут постепенно, а в пределах примитивного подсемейства остреид — *Lophinae* наблюдается даже усиление скульптуры. У *Ostreinae*, выводимых из *Lophinae*, скульптура на свободной створке в значительной мере или полностью утрачивается, а у подсемейства *Flemingostreinae*, производимого от *Ostreinae*, резко ослабляется спиральность, а от скульптуры остается лишь след — теребратулоидная складка.

Независимость происхождения двух надсемейств «настоящих» устриц и явно независимое и многократное возникновение устрицеподобных форм в других отрядах не позволяет выделять устриц в самостоятельный подотряд и заставляет относить два обсуждавшиеся выше надсемейства к подотряду *Mytilina* (= *Arcina*), отряда *Mytilida* (= *Cyrtodontida*).

З. Н. Федкович

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АКЧАГЫЛЬСКИХ МАКТРИД

1. Основное положение среди донной фауны акчагыльского водоема занимали двустворчатые и брюхоногие моллюски. Изоляция бассейна способствовала их сравнительно быстрому темпу эволюции и значительному разнообразию. Окраинные участки бассейна (Северный Прикаспий, Саратовское Заволжье, Оренбургское Приуралье) опреснялись водами рек, о чем свидетельствуют находки унионид, пизидиумов, вальват и других пресноводных форм. Часто наблюдается увеличение популяций пресноводных дрейссен, а среди морских — преобладание крайне эвригалльных *Cerastoderma* ex gr. *dombra* (Andrus.), *Macra subcaspia* Andrus., *M. ossozkovi* Andrus. (Жидовников, Федкович, 1972.)

2. Распространение отдельных видов моллюсков было тесно связано с соленостью вод, характером грунта, газовым режимом, скоростью осадконакопления и другими особенностями абиотической среды, а также с биотическими отношениями внутри биоценозов. В центральной части Прикаспийской впадины были многочисленны кардиниды и мактриды, особенно в среднем акчагыле. Особи обыч-

но мелкне, с тонкими створками. В экологическом отношении это полужарывающиеся фильтраторы. Грунты здесь преобладали илистые, соленость была благоприятной для развития морских эвригаллиных моллюсков, динамика вод слабая.

К северу, востоку и западу, на обширной территории прибортовой части Прикаспийской впадины, наряду с кардидами и мактридами поселялись солоноватоводные и пресноводные моллюски, в основном принадлежащие к подвижным и прикрепленным фильтраторам. Грунты здесь были в основном песчано-илистыми, соленость вод пониженной, глубины небольшими.

Севернее, в окраинных прибрежно-мелководных участках акчагыльского бассейна (Саратовское Заволжье, Оренбургское Приуралье и т. д.), обитали морские крайне эвригаллинные кардииды и мактриды и дрейссены. Это зарывающиеся, полужарывающиеся, ползающие и прикрепляющиеся моллюски, обладавшие довольно толстостенной, часто хорошо скульптурированной раковиной. Грунты здесь были илисто-песчаными, соленость вод пониженная.

3. На мактридах прослеживается усиление внутривидовой изменчивости, обусловленное изоляцией бассейна, его обмелением и опреснением. В раннем акчагыле по всей площади бассейна жили мактриды небольших размеров с раковиной правильных очертаний, без каких-либо морфологических осложнений, со слабым замком. В среднем акчагыле мактриды приобретают разнообразные очертания: у форм из прибрежно-мелководных участков происходит утолщение створок и замка, увеличиваются размеры и т. д. В позднем акчагыле морфологические особенности мактрид сходны с таковыми раннеакчагыльских форм.

4. В результате приспособления мактрид к обмелению и опреснению бассейна в среднеакчагыльское время появились новые виды и подвиды. Так *Mactra gedroitzi volcovaе Fedk.* отличается от типового подвида уменьшением размеров, степенью выпуклости раковины, толщиной створок; замочный край у нее менее изогнут, передние боковые зубы парные. Этот подвид обитал на песчано-илистом и илисто-песчаном грунтах в ассоциации с *Mactra subcaspia Andrus.*, *M. inostranzevi Andrus.*, *M. kolesnikovі A. A.—Z.*, *Cerastoderma pseudoedule (Andrus.)*, *Avicardium nikitini (Andrus.)*.

Mactra striata Fedk. имеет на поверхности крипторадильную струйчатость, обладает вздутой раковиной, округлым килем, оттянутым задне-нижним краем. Этот вид встречался совместно с *Mactra subcaspia Andrus.*, *Cerastoderma ex gr. dombra (Andrus.)*, *Dreissena polymorpha Pall.*, *Potomida lenticularis (Stefan.)*

в прибрежно-мелководных участках с пониженной соленостью вод, на сравнительно плотных песчаных грунтах.

Вид *Maetra zhidovinovi* Fedk. имеет раковину толстостенную, выпуклую с овальными очертаниями, массивными макушкой и замком. Поселялся на поверхности мягкого грунта или зарывался на незначительную глубину в прибрежно-мелководных участках водоема. В Оренбургском Приуралье он встречается в ассоциациях с *Cerastoderma ex gr. dombra* (Andrus.), *C. azerbaijanicum borealis* Fedk., *Avicardium radiiferum* (Andrus.), *Maetra ossoskovi* Andrus., *M. inostranzevi* Andrus., *M. nazarlebi* K. Alz., *M. agalorovae* A. A—Z., *M. balchanica berdjankensis* Fedk. и клессиниолами, В Саратовском Заволжье, где имело место распреснение вод, вместе с этим видом жили дрейссены и вальваты.

Maetra balchanica berdjankensis Fedk. отличается тонкостворчатостью, расширением и выполаживанием заднего поля, сглаживанием кия; вероятно глубоко зарывалась в мягкий грунт. Этот вид встречен в Оренбургском Приуралье (бас. р. Бердянки). Аналогичные примеры экогенетической экспансии мактрид (от прибрежных к глубоководным) приводятся Н. Р. Джикия (1970).

В. А. Собоцкий

ЭВОЛЮЦИЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СИСТЕМЕ И ФИЛОГАНИИ УСТРИЦ

С тех пор, как К. Линней впервые выделил род *Ostrea*, объединив в его составе целый ряд двустворок с неправильной овально-треугольной раковиной, одним мускулом аддуктором и более или менее развитой радиальной скульптурой, развитие представлений о системе и филогении устриц шло по пути разукрупнения систематических категорий и поиска предковых форм этой интересной группы бентонных животных. К моменту установления самостоятельного семейства *Ostreidae* К. Рафинеском, а затем его описанием Ж. Б. Ламарком (*Rafinesque* 1815, *Lamarck*, 1819) из него уже были выделены *Lima*, *Perna* и были известны *Rastellum*, *Lepha*, *Gryphaea*, *Alectryonia* и др. Однако, в системе, предложенной Ж. Б. Ламарком приведены лишь *Ostrea*, *Gryphaea*, *Vulsella*, *Pisacina*, *Anomia*. В дальнейшем, несмотря на выделение многочисленных новых родовых категорий, большинство их, как правило, не находили отражения в крупных палеонтологических руководствах. Даже в таком крупном справочнике, как „*Handbuch der Palaeontologie*“ (*Zittel*, 1885

1910), в состав семейства Ostreidae включены лишь четыре рода: *Ostrea* Linne, *Alectryonia* Fischer de Waldheim, *Gryphaea* Lamarck, *Exogyra* Say, которые, судя по синонимике, понимались широко. В советском переработанном издании этого справочника в состав Ostreidae включен также род *Eligmus* Deslongchamps. И. Тиле (Thiele, 1934), руководствуясь анатомическими и конхологическими признаками, возводит устриц в ранг монотипического надсемейства Ostreacea. В состав семейства Ostreidae он включил лишь один род *Ostrea* Linne, 1758, подразделяемый им на четыре подрода: *Ostrea* s. s., *Crassostrea* Sacco, *Pycnodonte* Fischer de Waldheim, *Lopha* Bolten in Röding. Внутри подрода *Lopha* были выделены две секции *Ostreola* Monterosato и *Lopha* s. s. В синонимике *Lopha* им включены *Rastellum* Lister, *Alectryonia* Fischer de Waldheim, *Dendrostrea* Swainson. Подрод *Ostrea* также подразделен на две секции — *Ostrea* s. s., *Eostrea* Ihering. Во французском „Traite de paleontologie“ (Dechaseaux, 1952) семейство Ostreidae рассматривается в составе оряда Dyscnita и объединяет восемь родов: *Liostrea* Douville, *Licgryphaea* Fischer, *Pycnodonte* Fischer de Waldheim, *Exogyra* Say, *Lopha* Bolten in Röding, *Arctostrea* Pervinquiere, *Ostrea* Linne, *Gryphaea* Lamarck. Весьма существенным вкладом в изучение системы устриц являются труды О. С. Вялова (1936, 1948, 1960). Положив в основу классификации этого семейства такие признаки, как соотношение створок, характер скульптуры и строение макушки, он подразделил всех устричных на четыре группы, которые впоследствии были возведены в ранг подсемейств. Первая группа Ostreinae — объединившая два рода — *Ostrea* Linne, 1753 и *Licstrea* Douville, 1904 — характеризовалась наличием обеих выпуклых створок, из которых нижняя гладкая или ребристая, а верхняя гладкая. В составе рода *Ostrea*, выделяются 10 подродов: *Ostrea* s. s., *Striostrea* Vialov, *Cymbulostrea* Sacco, *Cubitostrea* Sacco, *Turcostrea* Vialov, *Flemingostrea* Vredenburg, *Platygena* Romanovsky, *Crassostrea* Sacco, *Solidostrea* Vialov, *Angustostrea* Vialov. Род *Liostrea* был подразделен на четыре подрода: *Liostrea* s. s., *Deltoideum* Rollier, *Anulostrea* Vialov *Kokanostrea* Vialov. Во вторую группу — *Gryphaeinae* были объединены устрицы, имеющие выпуклую гладкую или ребристую нижнюю створку и плоскую или вогнутую гладкую верхнюю. В состав этой группы включены два рода: *Gryphaea* Lamarck, 1801 и *Fatina* Vialov, 1936. Первый из них объединяет три подрода — *Gryphaea* s. s., *Gigantostrea* Sacco и *Ferganea* Vialov. Столько же выделяется и во втором роде: *Fatina* s. s., *Avia* Vialov и *Vultgryphaea* Vialov. В третьей группе — *Lophinae* — объединены

устрицы с радиальной скульптурой, верхней складчатой створкой и складчатым или волнистым смычным краем. В ее состав включен один род *Lopha* Bolten in Röding, 1798, подразделенный на три подрода: *Lopha s. s.*, *Arctostrea* Pervinquiere и *Ostrela* Monterosato. В четвертую группу — *Exogyrinae* — О. С. Вялов включил устриц со спирально изогнутыми на обеих створках макушками, вершины которых на верхней створке не выходят за пределы последней. Эта группа подразделена на три рода: *Exogyra* Say, 1820, *Ceratostreon* Bayle, 1878, *Amphidonte* Fischer de Waldheim, 1829, Последний род содержит три подрода — *Amphidonte s. s.*, *Aetostreon* Bayle, *Gryphaeostrea* Conrad. Эта классификация впоследствии была принята в «Справочном и методическом руководстве по третичным моллюскам» (Коробков, 1954), а затем в «Основах палеонтологии» (Вялов, 1960), где за перечисленными группами был закреплен ранг подсемейств, а семейству устричных был придан ранг надсемейства, в состав которого были включены *Vulsellidae* с родами *Vulsella* Bolten in Röding, 1798, *Eligmus* Deslongchamps, 1856, *Heligmina* Douville, 1907, *Chalmasia* Stoliczka, 1870, *Malleus* Lamarck, 1799. Сам О. С. Вялов отмечал, что эта классификация является морфологической и на данном этапе изученности не отражает генетических связей между отдельными группами

устриц. В работе Н. А. Чельцовой (1969), посвященной изучению значения микроструктуры раковины как таксономического признака, в состав подсемейства *Ostreinae* включены все представители *Lophinae*, а в *Gryphaeinae* включены роды *Pycnodonte* Fischer de Waldheim, 1835, *Gryphaella* Tscheltsova, 1969. Работы О. С. Вялова оказали большое влияние на развитие систематики устриц не только в СССР, но и за рубежом. В специальном томе „Treatise on invertebrate Paleontology“ Г. Б. Штенцель (Stenzel, 1971) принимает практически все надродовые и большинство родовых категорий, предложенных О. С. Вяловым. В этом руководстве устрицы рассматриваются в качестве подотряда *Ostreina* отряда *Pterocida* и подразделяются на четыре семейства и пять подсемейств. В целом надсемейство *Ostreacea* согласно этой классификации охватывает 52 рода и 13 подродов, из которых семейство *Gryphaeidae* принадлежат 22 рода и 6 подродов; *Ostreidae* — 27 родов и 4 подрода; условно включаемым в надсемейство *Chondrodontidae* — 1 род и 3 подрода и *Lithiotidae* — 2 рода. Согласно этой схеме в семействе *Gryphaeidae* выделяются подсемейства *Gryphaeinae*, *Pycnodontinae* *Exogyrinae*. В семействе *Ostreidae* выделены подсемейства *Ostreinae* и *Lophinae*.

Предложенная Г. Б. Штенцелем классификация построена на данных анатомического строения, признаках внутреннего строения раковины, ее особенностях микроструктуры и сведениях о сопряженности признаков. На сегодняшний день эта работа является единственной сводкой по устрицам, охватывающей материал в мировом масштабе на подродовом уровне. Однако не исключено, что принимаемая в ней система еще потребует своей доработки. В частности, некоторые коррективы в эту схему предложены Х. Х. Миркамаловым.

До последнего времени не существует единой точки зрения и по вопросу таксономического ранга рассматриваемой группы. До появления работы И. Тиле (Thiele, , 1934) устрицы обычно рассматривались как отдельное семейство. В работе И. Тиле им уже придан ранг надсемейства. Этой же точки зрения придерживались И. А. Коробков и О. С. Вялов. Л. Р. Кокс (Cox, 1960) на основе данных о строении ноги, лигамента, характера прикрепления к субстрату, своеобразия продиссоконха, а также высокого уровня организации жаберного аппарата и нервной системы выделяет устриц в самостоятельный отряд *Collocinchiida* в составе подкласса *Ptericmorpha*. В работе Н. Ньюэлла (Newell, 1965) устрицы рассматриваются как подотряд *Ostreina* отряда *Pteroida*. Л. А. Невеская, О. А. Скарлато, Я. И. Старобогатов и А. Г. Эберзин (1971) сохранили за этой группой ранг подотряда, переместив его в отряд *Cyrtodontida*. Несколько позже О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатов (1975) меняют свою точку зрения и предлагают рассматривать устриц на уровне двух отдельных надсемейств подотряда *Arcina*. Мною вслед за Л. Р. Коксом (Собецкий, 1977) устрицы рассматривались как самостоятельный отряд в составе подкласса *Ptericmorpha*.

Значительно меньше работ посвящено происхождению рассматриваемой группы. В переводном издании работы К. Циттеля (1934) указывается возможность их происхождения от пернообразных двустворок. Н. Ньюэлл (Newell , 1960), анализируя онтогенез, морфологию и микроструктуру раковины, а также образ жизни пришел к выводу о происхождении устриц от *Pseudomonotidae*. Он указывает, что редукция ноги устриц является следствием их медленной адаптации к «устричной нише», а переход от прикрепления правой створкой к левой служит примером морфологической инверсии, осуществленной в течение раннепозднего триаса в порядке макромутации. В это же время, по Н. Ньюэллу, произошел и переход от арагонитовой раковины псевдомонотид к кальцитовой раковине устричных. Не исключая возможности происхождения устриц от *Pseudomonotidae*, Г. Б.

Штенцель пишет об их дифилетическом происхождении и, воздерживаясь от указания конкретных предков *Ostreina*, отмечает, что эти животные были биссусными, мономиарными, плевротетическими, неравносторчатыми (правая створка плоская, левая — выпуклая) двустворками, прикреплявшимися с помощью биссуса (Stenzel, 1971). О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатов (1975 и настоящий сборник) сближают устриц с арцидами, считая их возникшими от последних в процессе «остреизации». В качестве важного аргумента они приводят данные об анатомическом строении органов пищеварения и наличии у обеих групп опистогирных макушек в сочетании с прозодетным лигаментом. Однако следует заметить, что приведенные ими роды арок, имеющих указанное сочетание, появились значительно позже устриц. Сходство в строении пищеварительного аппарата могло возникнуть параллельно, как приспособление к определенному способу питания и составу пищи. Доказательств этого сходства у триасовых форм нет и не может быть до появления находок слепков висцерального мешка. Имеются сведения (Degens, 1967), что биохимический состав раковины устриц ближе к таковому у пектиниид, нежели у арок. По своему минералогическому составу раковины устриц тяготеют к пектиноидам, с которыми они одновременно приобрели кальцитовый состав, но не к аркам, у которых он арагонитовый. Не подтверждается их близость и изучением микроструктуры раковины. Весьма спорно и таксономическое значение хом (Вялов, 1948, Чельцова, 1969). Наконец, нельзя не принимать во внимание время и глубину расхождения признаков; именно длительный процесс «остреизации» привел к обособлению этой крупной группы донных организмов, завоевавшей практически космополитный ареал и различные биономические зоны океана от литорали до батии. Все изложенное позволяет рассматривать устриц в качестве самостоятельного отряда *Ostreoida*, а их предков искать среди позднепалеозойских птериоидов, от которых они дивергировали одновременно с пектиноидами.

А. Н. Янакевич

СРЕДНЕМИОЦЕНОВЫЕ УСТРИЦЫ МОЛДАВИИ

1. Среднемиоценовые отложения, широко распространенные в пределах Молдавии, резко выделяются среди осадков неогена и представлены разнообразными морскими породами, фациально замещающимися по площади. Наиболее богаты фаунистическими остатками косовские (верхнебаденские) отложения, обозначавшиеся ранее как «верхний тортон». Среди них выделяются фацция прибрежных песков (кварцевые, известковые, глинистые пески), при-

«В выходы устье много белое
это тоже может быть и т.д.
написан материал Виктору Николаевичу»

фовые фации (литотамниевые, верметусовые, мшанковые, детрито-во-ракушечные, органогенно-обломочные известняки) и фации относительно глубоководных участков моря (глинистые, литотамниевые известняки, литотамниевые глины).

2. Устрицы, наряду с другими формами двустворок, гастропод, лопатоногих моллюсков, морских ежей встречаются почти во всех фациях косовского возраста, хотя представлены относительно небольшим количеством остатков и распространены крайне неравномерно по простиранию.

3. В отложениях прибрежных фаций обнаружены мелкие формы *Ostrea digitalina* Dub. и *O. lamellosa* Brocc., плотность которых, очевидно, была исключительно мала. Морфологические особенности раковин и прикрепление к ним баянусов и других организмов указывают, что они обитали в пределах литорали, прикрепляясь к субстрату или к другим предметам.

4. Систематический состав устриц [*Ostrea digitalina* Dub., *Neopycnodonte cochlear cochlear* Poli., *N. cochlear navicularis* (Brocc.)] рифовых фаций также беден, размеры их намного больше, а их раковины приурочены ко всем типам пород. Здесь эти формы образовывали небольшие банки или в сообществе с другими рифостроящими организмами участвовали в создании рифовых тел. Условия захоронения и степень сохранности раковин свидетельствуют о том, что в большинстве случаев эти остатки синхронны вмещающим породам и автохтонны по отношению к ним.

5. В отложениях относительно глубоководных участков моря, расположенных к западу от рифовых построек, устрицы встречаются крайне редко: здесь обнаружены только мелкие единичные формы *Ostrea digitalina* Dub. Очевидно, существовавшие на этих участках условия не благоприятствовали образованию банок, исключение составляют лишь места, непосредственно примыкавшие к рифам, где устрицы встречаются в большем количестве.

6. Особенности среды не только контролировали расселение тех или иных видов устриц, но и приводили к появлению некоторых адаптивных признаков. Устанавливается тесная связь морфологии раковин с условиями обитания, при этом изменчивость форм, обитавших на рифах, значительно больше, чем у остальных.

7. В систематическом отношении среднемиоценовые устрицы Молдавии представлены тремя видами, относящимися к двум родам из двух семейств.

Одни и те же виды в биогермах (литотамниевые, литотамниво-верьетусовые, литотамниво-мшанковые известняки) достигали большего размера, чем в других обстановках (кварцево-известково-глинистые пески, органогенно-обломочные и литотамниво-глинистые известняки).

Изученные формы наряду с их биостратиграфическим значением могут и должны использоваться для палеоэкологических реконструкций.

СОДЕРЖАНИЕ

А. А. АЛИ-ЗАДЕ, Г. М. МАМЕДЬЯРОВА. Развитие мактрид на конечном этапе их существования в Каспийской области	3
Л. С. БЕЛОКРЫС. Основные закономерности эволюции мактрид в Понто-Каспийском бассейне в неогеновом периоде	4
Т. Н. БОГДАНОВА. Берриасские и валанжинские устрицы Мангышлака	8
Л. И. ВАСИЛЬЕВА. О систематическом составе мактрид акчагыльского бассейна	10
И. А. ГОНЧАРОВА. К характеристике мактрид тарханского и чокракского регионов	13
В. А. ГОРЕЦКИЙ. Морфологические особенности раковин <i>Ostreina</i> из отложений среднего миоцена Вольно-Подольи	14
Л. А. ДОРОФЕЕВА, В. А. СОБЕЦКИЙ, А. В. ХАБАКОВ. Позднемиоценовые <i>Ostreoidea</i> Прикаспийской впадины и среда их обитания	16
В. А. ЗАХАРОВ. Арктические мезозойские устрицы	20
М. С. ЗИНОВЬЕВ. Об изменчивости раковин представителей подотряда <i>Ostreina</i> в палеоценозе горных устричников	23
А. И. КАФАНОВ. Количественные аспекты функциональной морфологии раковины двустворчатых моллюсков	26
А. П. КУЗНЕЦОВ. О роли двустворчатых в составе морского донного населения и их трофологической классификации	30
Л. А. МЕДВЕДЕВА. Развитие личиночной раковины у мактрид	33
Л. В. МИРОНОВА. О видовом составе и изменчивости устриц из нижнего палеогена Северной Ферганы	34
С. М. НИКИФОРОВ. Сколько видов устриц в водах Южного Приморья	36
Н. П. ПАРАМОНОВА. О родовом и подродовом составе неогеновых <i>Macridae</i> Понто-Каспийской части Восточного Паратетиса	38
З. Н. ПОЯРКОВА. Об условиях обитания устричных в позднемиоценовых морях Северо-Востока Средней Азии	41
Л. Ф. РОМАНОВ. Средиземноморские юрские устрицы СССР	43
О. А. СКАРЛАТО, Я. И. СТАРОБОГАТОВ. Происхождение и филогения устриц	44
З. Н. ФЕДКОВИЧ. Некоторые экологические особенности акчагыльских мактрид	47
В. А. СОБЕЦКИЙ. Эволюция представлений о системе и филогении устриц	49
А. Н. ЯНАКЕВИЧ. Среднемиоценовые устрицы Молдавии	53