

**ОБЩИЕ
ВОПРОСЫ
ПАЛЕОБИОЛОГИИ**

АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემია

ИНСТИТУТ ПАЛЕОБИОЛОГИИ им. Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ АН ГССР

იკად. ლ. დავითაშვილის სახ. პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი



პადოგოგორიის ზოგადი საკითხები

ედვენება საქართველოს საბჭოთა სოციალი-
სტური რესპუბლიკისა და საქართველოს
კომპარტიის 60 წლისთავს

„მშენებარა“
თბილისი

1981

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОБИОЛОГИИ

*Посвящен 60-летию Грузинской
Советской Социалистической республики
и Компартии Грузии*

3803

«МЕЦНИЕРЕБА»
ТБИЛИСИ
1981



Рассмотрены вопросы структурно-системного подхода в палеобиологических исследованиях и палеобиоценологии, а также дан обзор основных этапов филогенетического развития некоторых групп мезокайнозойских организмов Грузии.

0 21001 56-81
М 607(06)-81

Издательство
© "Мецниереба", 1981.

ОБ ЭКОСИСТЕМЕ РАННЕПОНТИЧЕСКОГО МОРЯ (ПО МАТЕРИАЛАМ

ИЗ РАЙОНА г.ЕВПАТОРИЯ)

М.Л.Векуа, А.И.Суладзе

В самом начале понтического века в районе нынешнего города, Евпатория отлагался оолитовый известняк, слагающий низы нижнего понта. Изучение разрезов Западного Крыма и соответствующей литературы дало возможность Л.Ш.Давиташвили (1933, стр.113) высказать мысль о возможности выделения нижней части новороссийского подъяруса в качестве самостоятельного горизонта понтического яруса. Таким образом, было введено понятие об евпаторийском горизонте. Более подробно этот вопрос им разбирается в работе, посвященной экологии конхилиофаун морских бассейнов нижнего плиоцена — мзотиса—раннего понта (1937, стр.575—580), где так же дается достаточно полная палеонтологическая характеристика евпаторийскому горизонту. Материалом Л.Ш.Давиташвили послужили как проведенные им полевые наблюдения на обнажениях в окрестностях города Евпатория и Тарханкутского полуострова в Юго-западном Крыму, так и литературные данные — результаты исследований ряда предыдущих ученых нижнепонтических отложений Юга Украины.

Впоследствии, до сравнительно недавнего времени, евпаторийский горизонт не служил предметом специальных исследований, хотя его стратиграфическая самостоятельность и была зафиксирована Стратиграфическим словарем СССР (Волкова, 1956, стр.313). Вместе с тем, некоторыми выдающимися исследователями евпаторийский горизонт признавался стратиграфической единицей (Колесников, 1940, стр.383—384, 405; Эберзин, 1945, стр.476; 1949, стр. 210, 227, 229; 1955, стр.311; 1959, стр.36, 43—44; 1962, стр. 17—18;

1965, стр. II-20; 1967, стр. II-16, 23, 29-30 и др.).

Не останавливаясь здесь на деталях истории изучения евпаторийского горизонта, следует подчеркнуть, что, по общепринятому сегодня мнению, евпаторийский горизонт пользуется широким распространением в различных регионах Центрального и Восточного Паратетиса, в том числе и Черноморско-Каспийской области и, будучи составной частью отложений нижнеплиоценового возраста, представляет собой объект изучения для специалистов, занимающихся соответствующими исследованиями.

Вместе с тем, евпаторий послужил наглядным примером, хорошо иллюстрирующим возможности системного подхода при проведении геолого-палеонтологических исследований.

За последние десятилетия термины "системный метод", "системный подход", "структурно-системный метод" приобрели широкую популярность. Этими понятиями оперируют специалисты по самым различным дисциплинам — как гуманитарии и естествоиспытанию, так и представители точных отраслей знания. На русском языке, кроме ежегодника "Системные исследования", издаваемого Институтом истории естествознания и техники АН СССР, публикуется много работ, затрагивающих различные аспекты (теоретические и прикладные) системного анализа.

Немало публикаций, посвященных структурно-системному методу и его приложению, в биологии. Даже находят возможным писать об отдельных отраслях биологии в сочетании с прилагательным "системный"; например, Ю.Одум (1975, стр. 358) говорит о системной экологии, являющейся, по его словам, провозвестником будущего. Из смежных с палеобиологией областей знания, где находит себе приложение системный метод, надо упомянуть геологию, геохимию

(особенно органическую), географию.

В сравнительно недавно опубликованной статье Л.Ш.Давиташвили (1973) имеются наглядные образцы конкретного применения структурно-системного метода в палеобиологии. Воздавая должное автору "Происхождения видов", Л.Ш.Давиташвили отмечает, что в этом труде четко выражено представление Дарвина рассматривать весь комплекс организмов отдельных геологических периодов как макро-системы. Л.Ш.Давиташвили особо указывает на необходимость сочетания структурно-системного метода с историческим, а как отмечал Н.И.Вавилов (1935, стр.36-38), именно "Дарвин впервые вводит в биологию исторический метод (разрядка авторов - М.В., А.С.). К пониманию биологических процессов он приложил исторический метод".

Настоящее сообщение представляет собой попытку дать, хотя бы в первом приближении, общую картину экосистемы раннепонтического (евпаторийского) бассейна по материалам из Западного Крыма. Здесь отложения евпаторийского возраста представлены толщей небольшой мощности, сложенной оолитовым известняком и характеризующейся соответствующей фауной; в частности, из каридид много представителей группы *Prodosacne littoralis*, из дрейссен - *Congeria novorossica* Sinz., *C.navicula* Andrus.; имеется обилие ядер брекхоногих, в основном из рода *Theodoxus*, а также других - наземных и пресноводных. Особенно богато представлены остракоды: *Caspiolla acronasuta* (Livent.), *Caspiocypris candida* (Livent.), *Candona* sp.(1), *C.sp.*(2), *Cyprina* ?sp.Stančeva, *C.tocoriescui* Hanganu, *Cyprinotus* ex gr. *triangularis* Kasimova, *Pontoniella acuminata* (Zal.), *P. loczyi* (Zal.), *Leptocythere micrilata* (Livent.), *L. praebosqueti* Suz., *L.goitensis* Suz.,

L. praebacuana Livent., *L. bosqueti* (Livent.), *L. collativa* Suz.,
L. pontica Suz., *Loxococoncha eichwaldi* Livent., *L. valiente* Stan-
čeva, *L. ponticus* Agal., *L. sp.*, *Lymnocythere sp.*, *Cyprideis*
littoralis (Brady), *C. punctillata* (Br.), *C. ex gr. torosa*
(Jones), *Medicytherideis praeapatoica* Schweier.

Фораминиферы здесь представ-
лены лишь двумя видами - *Quinqueloculina aff. gracilis* Kerrer,
Elphidium ex gr. macellum (F. et M.), при значительном преобла-
дании раковин первого. В небольшом количестве были обнаружены
также споропочки харовых водорослей.

Вся нижнеплиоценовая толща оолитового известняка пронизана
вертикальными полыми структурами растительного происхождения.
Эти трубчатые вертикальные структуры остались после отмирания
прибрежно-водной и водной растительности во время седиментации
оолитовых известняков. В них Л.Ш.Давиташвили (1937, стр.575) бы-
ли обнаружены известковые образования, которые (условно) им бы-
ли отнесены к водорослям. Понтические породы до сих пор не ис-
следованы на содержание в них остатков нанофитопланктона, кото-
рому ныне уделяется большое внимание и который наверняка был
широко развит в бассейне понтического озера-моря в пределах ис-
следуемого региона в качестве исходного звена трофической цепи.

Дополнительным аргументом, свидетельствующим в пользу расти-
тельного генезиса указанных вертикальных структур, кроме прямых
данных, говорящих об обилии растительности в понтическое время
в этой прибрежной полосе Причерноморья (Дорофеев, 1965, стр.
1017; Щекина, 1965, стр.897), является наличие метагаллуазита в
нерастворимом осадке оолитов. Этот факт дает основание предпо-
лагать и наличие некоторого количества галлуазита, который, ве-

роятно, первоначально имелся в осадке, но вследствие дегидратации перешел в метагаллуазит. Это согласуется с существующими представлениями (Полынов, 1956, стр. 475) о биогенном происхождении глин, нашедшем себе подтверждение в последующих исследованиях (Перельман, 1966, стр. 56; 1968, стр. 29; 1975, стр. 49), показывающих возможность синтеза глинистых минералов за счет жизнедеятельности и отмирания растительности при их разложении. К тому же имеется указание о том, что в числе местонахождений галлуазита имеются и такие, где среда была богата органическими кислотами (Бетехтин, 1961, стр. 447).

С большей долей достоверности можно предполагать в раннепонтическом бассейне наличие рыб. Надо сказать, что нами в понтических отложениях они не были встречены, хотя в бассейнах отложения осадков этого возраста их, вероятно, было немало. Так, для осадочных образований понта Западной Грузии Л.Ш. Давиташвили (1964, стр. 10) отмечал их обилие. О понтических рыбах из указанного района имеются и другие данные, в том числе и опубликованные совсем недавно (Габелая, 1976). В нижнепонтических водах на территории нынешнего Северного Причерноморья рыб, видимо, было также немало (Андрусов, 1963, стр. 302). То, что они не найдены нами, объясняется, во-первых, тем, что исследуемые породы — в основном известняки, которые с точки зрения встречаемости остатков рыб, по имеющимся данным (Шэффер, 1973, стр. 100), являются не очень перспективными; вместе с этим наличие бентоса говорит о том, что тушка рыбы при ее опускании на дно подалась; к тому же, по тем же сведениям, даже слабые течения могут разрушить нежные костные остатки, а изучаемые нами известняки являются оолитовыми, что указывает на активный гидродинамический режим

бассейна. Опытность коллекционера также играет немаловажную роль. Таким образом, с большой вероятностью можно утверждать, что они обитали и в бассейне седиментации изучаемых нами отложений.

Согласно сложившемуся мнению, соленость понтического бассейна и современного Каспийского моря была сходной. Поэтому целесообразно использовать данные, полученные при изучении экологии рецентных остракод Каспия для восстановления экологии близких видов, населявших раннепонтический бассейн. Как отмечает А.В. Каныгин (1975, стр.307), "... именно экосистемный подход ... должен быть положен в основу палеоэкологических реконструкций древних сообществ остракод".

По мнению Н.Н.Найдиной (1970, стр.221-222) и др., первостепенное значение в распределении остракод имеет соленость.

При изучении фауны современных остракод, их систематического состава и распределения в северной части Каспийского моря Н.Н.Найдина (1970) установила закономерность приуроченности отдельных видов к придонной солености и характеру грунтов. По данным названного автора, обилие представителей родов *Leptocythere*, *Cyprideis*, *Loxosoncha*, наблюдаемое в изученном нами комплексе остракод, характерно для водоемов с соленостью 5-9‰. Большинство видов *Leptocythere* обитает на песчаном заиленном грунте, некоторые виды лептоцитер и ципридеисов предпочитают илистые грунты. Все они - обитатели прибрежной полосы моря (до 30м).

Учитывая экологические особенности евпаторийских остракод, встреченных в районе нынешнего города Евпатория, и литологический характер отложений, можно заключить, что евпаторийский водоем в пределах исследуемого региона был мелководным с сильно

пониженной соленостью и с песчано-илистым дном.

При расселении остракод большое значение имеют, по-видимому, и такие факторы, как достаточность пищевых ресурсов, надежность убежищ от нападения врагов и т.д. Однако эти стороны экологии остракод еще недостаточно изучены.

Надо пользоваться также данными, освещающими "соотношение между органической жизнью и ее развитием, с одной стороны, и осадкообразованием, с другой" (Давиташвили, 1951, стр.195). По мере возможности, постараемся воспользоваться теми данными, которые нами получены при выяснении особенностей седиментации евпаторийского горизонта.

Совместное нахождение пресноводных и наземных гастропод с кардидами и микрофауной позволяет весь комплекс ископаемых организмов отнести к обитателям прибрежной зоны водоема. Это можно утверждать с тем большим основанием, что отложения, вмещающие эти ископаемые, сплошь представлены более или менее однообразной толщей оолитового известняка. Согласно же широко распространенному мнению, оолиты являются надежным индикатором береговой линии. У нас есть основание полагать, что глубина бассейна отложения оолитов нижнего плиоцена была незначительной.

А.Г.Эберзин (1959, стр.29; 1967, стр.33) указывает, что прозодакны и псевдокатиллюсы являются обитателями бассейнов небольшой солености, причем их прибрежного мелководья. Весьма низкую соленость раннепонтического озера-моря отметил Л.Ш.Давиташвили (1937, стр.578). Определенное опреснение против нормально-морской воды показывают и наши данные по изотопному анализу оолитов. По имеющимся данным (Тактакишвили, 1966, стр.108; 1973, стр.112), дрейссениды обитают в водоемах с соленостью от 0 до 11‰, изре-

дка до 14‰. Соленость такого же порядка характерна и для мест обитания некоторых изученных нами гастропод (Векуа, Суладзе, Суладзе, 1976, стр.440; Ильина, 1966, стр.32).

В результате изучения остракодовой фауны плиоцена (в который, на наш взгляд, правильно включен и мэотис) Западной Грузии, высказывается мнение о резкой смене гидробиономических условий на границе между мэотисом и понтом (Имнадзе, 1964, стр.367). По нашим представлениям, а также и по высказываниям предыдущих исследователей, с этим положением вряд ли можно согласиться. Определенная преобладание фаун, населявших мэотический и понтический бассейны, отмеченная еще в 1933 г. (Давиташвили, 1933, стр.161), подтверждается и последующими исследованиями, в том числе и по Западной Грузии (Тактакишвили, 1975, стр.740; Шенгелия, 1976, стр.734). Помимо этого, по нашим наблюдениям, существует преобладание самих бассейнов осадконакопления в мэотисе и понте Черноморской области. Наконец, имеется прямое указание Л.Ш.Давиташвили (1937, стр.580) о близости, если не тождественности, биономических условий мэотического и евпаторийского бассейнов. Это подтверждают исследования по отдельным группам организмов. Так, изучение остракод позволило дать максимальную величину солености позднемэотического бассейна в 7-9‰ (Львов, 1967, стр.18). Согласно данным биостратиграфического изучения неогеновых отложений впа Русской платформы по фауне фораминифер (Дидковский, 1964), соленость у побережья среднемэотического моря была 6-8‰, а в позднем мэотисе понизилась. Соленость вод понтического водоема оценивается немногим менее 5‰. Соленость приблизительно такого же порядка устанавливается и для вод позднемэотического бассейна и по другим источникам (Бадзошвили,

1968, стр.18).

Н.И.Андрусов (1967, стр.320), а вслед за ним и А.П.Павлов (1925) допускали холодный климат для районов, примыкающих к понтическому бассейну в пределах нынешней территории России. Однако данные палеоботаники не подтверждают этого (Рамияшвили, 1969, стр.99; Щекина, 1965, стр.899). Кроме имеющихся данных, подтверждающих мнение палеоботаников (Великовская, 1955, стр.1144), ратующих за теплый климат стран, смежных с понтическим бассейном, и опубликованные нами исследования по изотопному составу солей, говорят о том же для бассейна их осаднения. Может быть стоит упомянуть и то, что в литературе есть указание считать солевую карбонатную фацию современных отложений показателем температуры воды в 20-30°C (Фэйбридж, 1970, стр.362).

Экосистему раннепонтического бассейна мы представляем себе как открытую систему, поскольку она являлась переходной от континентальной к собственно водной - озерно-морской и именно в еупаторийское время начались миграции фаун западных бассейнов Паратетиса в Черноморскую область. Внешние воздействия на эту экосистему сочетались с определенными преобразованиями и внутри нее.

ON THE ECOSYSTEM OF THE EARLY PONTIAN SEA IN THE ENVIRONS
CITY OF EUPATORIA

M.L.VEKUA, A.I.SULADZE

S u m m a r y

Some questions of complex structural-systemic analysis of the material collected from the Early Pliocene sediments (Eupatorian) in the environs city of Eupatoria are considered. Special attention has been paid to the interpretation of the structural-systemic method and to the paleoecology of the Eupatorian fossil organisms.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- А н д р у с о в Н.И. 1963. Избранные труды. Т. II. Понтический ярус. Изд-во АН СССР. Москва.
- Б а д з о ш в и л и Ц.И. 1968. Морские моллюски мезотиса Западной Грузии и их значение для стратиграфии. Автореф. канд. дисс. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Б е т е х т и н А.Г. 1961. Курс минералогии. Госгеолтехиздат. Москва.
- В а в и л о в Н.И. 1935. Роль Дарвина в развитии биологических наук. В кн.: Ч. Дарвин. Происхождение видов. ОГИЗ. Сельхозгиз. Москва-Ленинград.
- В е к у а М.Л., С у л а д з е А.И. 1976. К изучению палеобиологической истории раннеплиоценового биоса Черноморской области. Изв. АН СССР, сер. биол., т. 2, № 5.
- В е л и к о в с к а я Е.М. 1955. Красноцветные отложения плиоцена на территории СССР и зарубежной Азии. ДАН СССР, т. 100, № 6.
- В о л к о в а Н.С. 1956. Евпаторийский горизонт. Стратиграфический словарь СССР. Москва.
- Г а б е л а я Ц.Д. 1976. Рыбы плиоценовых отложений Грузии. "Мецниереба". Тбилиси.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1933. Заметки о параллелизации плиоценовых отложений Юго-Восточной Европы. В сб.: Информ. сб. НГРИ, 2.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1933. Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений Крымско-Кавказской нефтеносной провинции. Гос. науч.-техн. нефт. изд-во. Москва-Ленинград.

- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1937. К истории и экологии моллюсковой фауны морских бассейнов нижнего плиоцена (мэотис-нижний понт). Пробл. палеонт., т.2-3. Москва.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1951. К вопросу о положении в советской петрографии осадочных пород. В сб.: К вопросу о состоянии науки об осадочных породах. Изд-во АН СССР. Москва.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1964. К вопросу о классификации ценозов организмов и органических остатков. В сб.: Общ. вопр. эвол. палеобиол., I. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1973. Структурно-системный подход к изучению исторического развития живой природы. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 9.
- Д и д к о в с к и й В.Я. 1964. Биостратиграфия неогеновых отложений юга Русской платформы по фауне фораминифер. Автореф. докт. дисс. Киев.
- Д о р о ф е е в П.И. 1955. О находке понтической флоры на Украине. ДАН СССР, т.102, № 5.
- И л ь и н а Л.Б. 1966. История гастропод Черного моря. Изд-во "Наука". Москва.
- К а н и г и н А.В. 1975. Состояние и задачи палеоэкологии остракод. В сб.: Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. Изд-во "Наука". Москва.
- К о л е с н и к о в В.П. 1940. Понтический ярус. В кн.: Стратиграфия СССР. Т.12. Неоген. Изд-во АН СССР. Москва-Ленинград.
- Л в д ь е в Н.Б. 1967. Остракоды и стратиграфия миоценовых отложений южной Украины. Автореф. канд. дисс. Киев.
- Н а й д и н а Н.Н. 1970. Состав и распределение остракод северного Каспия. Комплексн. иссл. Каспийского моря, вып. I, изд-

-во МГУ.

- О д у м Ю. 1975. Основы экологии. Изд-во "Мир". Москва.
- П а в л о в А.П. 1925. Неогеновые и послетретичные отложения Южной и Восточной Европы. Сравнительная стратиграфия прес - новодных отложений. Мем. Геол.отд. любителей естествозн., ан - тропол. и этнограф., вып.У. Москва.
- П е р е л ь м а н А.И. 1966. Геохимия ландшафта. Изд-во "Высшая школа".
- П е р е л ь м а н А.И. 1968. Геохимия эпигенетических процессов. Изд-во "Недра". Москва.
- П е р е л ь м а н А.И. 1975. Геохимия ландшафта. Изд-во "Высшая школа". Москва.
- П о л ы н о в Б.Б. 1956. Избранные труды. Изд-во АН СССР.Москва.
- Р а м и ш в и л и И.Ш. 1969. Понтическая флора Западной Грузии по данным палинологического анализа. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Т а к т а к и ш в и л и И.Г. 1966. Род *Dreissena*, В кн.: Справочн. по экол. морских двустворок. Изд-во "Наука". Мос - ква.
- Т а к т а к и ш в и л и И.Г. 1973. Плиоценовые дрейссениды За - падной Грузии. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Т а к т а к и ш в и л и И.Г. 1975. Об евпаторийском горизонте Абхазии. Сообщ. АН СССР, т.78, № 3. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Ф э й р б р и д ж Р.В. 1970. Глава 8. Карбонатные породы и па - леоклиматология в биохимической истории планеты. В кн.:Кар - бонатн. породы, т.1. Изд-во "Мир". Москва.
- Ш е н г е л и я Ф.К. 1976. О новом местонахождении отложений

евпаторийского горизонта в Западной Грузии. Сообщ. АН ГССР, т.81, № 3. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.

Ш э ф ф е р Б. 1973. Рыбы. В сб.: Методика палеонтол.иссл. Изд-во "Мир". Москва.

Щ е к и н а Н.А. 1965. Новые данные о растительности юга Ук - раины в понтическом веке. ДАН СССР, т.162, № 4.

Э б е р з и н А.Г. 1945. О фауне понтических отложений района Keschan (Дарданеллы). ДАН СССР, т. L.

Э б е р з и н А.Г. 1949. О происхождении плиоценовых родов кардиид в Эвксинском бассейне. В сб.: Труды палеонтол. ин-та, т.ХХ. Памяти академика А.А. Борисяка. Изд-во АН СССР. Москва-Ленинград.

3803 Э б е р з и н А.Г. 1955. Взаимоотношения плиоценовых фаун пластинчатожаберных моллюсков Эвксина и Каспия. ДАН СССР, т. 103, № 2.

Э б е р з и н А.Г. 1959. Солонатоводные кардииды плиоцена СССР. Ч.3. Изд-во АН СССР. Москва.

Э б е р з и н А.Г. 1962. Солонатоводные кардииды плиоцена СССР. Ч.4. Изд-во АН СССР. Москва.

Э б е р з и н А.Г. 1965. Система и филогения солонатоводных кардиид. В сб.: Моллюски. Вопр. теоретич. и приклад. мала-кологии. Второе совещ. по изуч. моллюсков. Тез.докл. Сб.2. Изд-во "Наука". Москва-Ленинград.

Э б е р з и н А.Г. 1967. Солонатоводные кардииды плиоцена СССР. Ч.5. Изд-во "Наука". Москва.



К ВОПРОСУ О КОЭВОЛЮЦИИ ГИППАРИОНОВОЙ ФАУНЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ
В ПОЛОСЕ ПАРАТЕТИСА

Л. К. Габуня, К. И. Чочиева

Структурно-системный подход в палеобиологии связан с необходимостью тщательного и глубокого исследования древних биогеоценозов. Чрезвычайная сложность такой задачи совершенно очевидна: ископаемый материал обычно настолько скуден, что дает лишь самое общее представление о живой природе в целом и ее связях с абиотической средой. Естественно, поэтому, что на первых порах наиболее целесообразным представляется применение структурно-системного подхода к изучению тех "фрагментов" ископаемых биогеоценозов, по которым имеется относительно больше данных. К числу таких, более или менее охарактеризованных "фрагментов" неогеновых биогеоценозов, относятся, на наш взгляд, экосистемы позднемиоценовых и плиоценовых наземных фаун млекопитающих и растительности полосы Паратетиса и смежных с ней областей.

Мощное воздействие развития травянистой растительности открытых пространств на эволюцию млекопитающих впервые было показано в классических исследованиях В. О. Ковалевского, нарисовавшего впечатляющую картину постепенного приспособления различных копытных к жесткой травянистой пище, вызвавшего весьма значительные изменения в мире животных. Опираясь на весьма скудные данные палеоботаники шестидесятых-семидесятых годов прошлого века, В. О. Ковалевский (1956) сумел все же обосновать положение о том, что растительные формации открытых пространств с относительно низкой влажностью на территории Европы получили широкое распространение приблизительно в середине третичного периода, предваряя развитие

копытных, связанных с жизнью в этой новой для них обстановке.

В.О. Ковалевский показал, что по мере заселения различными группами копытных травянистых равнин и их приспособления к жесткому корму происходили глубокие изменения во всей организации этих животных, наиболее отчетливо проявившиеся в преобразованиях, которые испытывали зубной аппарат, череп, строение конечностей: увеличивалась высота коронок зубов, возникал цемент на зубах, усложнялось строение их перетирающей поверхности, удлинялся череп, изменялось положение глазниц, удлинялись конечности, особенно их дистальные сегменты, сокращалось число пальцев и т.д.

Таким образом, уже в работах В.О.Ковалевского была убедительно доказана тесная взаимосвязь между процессом развития травянистых равнин и теми эволюционными преобразованиями, которые происходили в фауне млекопитающих, заселявшей эти равнины; доказана принадлежность обеих этих крупных группировок, травянистой растительности и питавшихся ею копытных, непарнопалых и парнопалых, к единой экосистеме.

Идея В.О.Ковалевского о коэволюции копытных и травянистой растительности была подхвачена многими авторами, но никто у нас специально не занимался исследованиями этого вопроса. Между тем в последующем накопилось много ценного материала, подтверждающего и уточняющего новые положения В.О.Ковалевского о тесной зависимости эволюции копытных от процессов развития травяных равнин.

Здесь мы вкратце рассмотрим лишь небольшую часть этого материала, относящегося к экосистеме главным образом позднемiocеновых и раннеплиоценовых фаун наземных млекопитающих и растительности полосы Паратетиса (рис. I).

Согласно А.И.Толмачеву (1955), дотретичное возникновение од -

нодольных не вызывает сомнения. Он допускает, что становление и ранние этапы развития даже такой прогрессивной группы, как злаки, приходится на меловой период. Вместе с тем А.И.Толмачев довольно убедительно доказывает, что травянистая растительность современных открытых ландшафтов генетически связана с лесной растительностью и являет собой продукт эволюционного развития травянистых растений под пологом леса.

Не исключено, нам думается, что возникновение злаков и некоторых других травянистых в меловое время было тем важным фактором, который и обусловил экологическую дифференциацию ранних плацентарных. Но если в отношении характера пищи и условий обитания древних кондиляртр могут быть высказаны лишь самые осторожные предположения (Webb, 1977), то о приспособлении к относительно жесткому корму и к жизни в полуоткрытых пространствах и редколесьях некоторых позднепалеогеновых форм наземных млекопитающих (*Plagiolophus*, *Indricotherium*, *Allacerops*, *Ardynia*, *Palaeohypsodontus* и др.) можно говорить уже с большей уверенностью.

Однако травянистая растительность лесов, по-видимому, не могла оказать определяющего влияния на характер эволюции растительной фауны млекопитающих не только в палеогене, но и в самом начале неогена — эпоху, непосредственно предшествовавшую распространению анхитериевой фауны. Хотя следует сказать, что возникновение в начале миоцена (табл.1) некоторых мезогипсодонтных форм указывает все же на то, что в это время питание лесными травами начало оказывать уже формообразующее воздействие на животных, усилившееся, как об этом свидетельствует заметно возросшее число обитателей открытых пространств, в середине миоцена (табл.2).

Основные экологические комплексы млекопитающих низов нижнего миоцена (Флеров, Яновская, 1974; Бендукидзе, 1977)

Обитатели лесов и заболоченных пространств	Обитатели открытых или полуоткрытых пространств и редколесий
<i>Palaeoscapter acridens</i> Matth.	<i>Eumysodon spurius</i> (Arg.)
<i>Propalaeocastor</i> aff. <i>cumbulakensis</i> Lyts.	<i>Protalactaga borissiaki</i> Arg.
<i>Palaeocastor</i> sp.	(Boriss.)
<i>Desmatolagus</i> aff. <i>gobiensis</i> Matth. a. Gr.	<i>Aceratherium aralense</i> Boriss.
<i>Sinolagomys</i> sp.	<i>Aprotodon borissiaki</i> Belj.
<i>Agispelagus simplex</i> (Arg.)	<i>Prodremotherium</i> sp.
<i>Steneofiber</i> sp.	
<i>Eucricetodon</i> aff. <i>deploratus</i> (Shev.)	
<i>Aralomys gigas</i> Arg.	
<i>Conohyus</i> sp.	
<i>Brachypotherium</i> sp.	
<i>Amphitragulus</i> sp.	
<i>Eumeryx</i> sp.	
<i>Lophiomeryx</i> sp.	

Основные экологические комплексы млекопитающих низов среднего миоцена (Габуния, 1973)

Обитатели лесов и заболоченных пространств	Обитатели открытых или полуоткрытых пространств и редколесий
<i>Palaeoscricetus caucasicus</i> Arg.	<i>Percrocota abessalomi</i> Gab.
<i>Amphicyon caucasicus</i> Gab.	<i>Paranchitherium karpinskii</i> Boriss.
<i>Laphyctis</i> sp.	<i>Dicerorhinus caucasicus</i> Boriss.
<i>Pseudaelurus</i> sp.	<i>Chilotherium</i> sp.
<i>Gomphotherium</i> sp.	<i>Palaeotragus</i> sp.
<i>Platybelodon danovi</i> Boriss.	<i>Paratragocerus caucasicus</i> Sok.
<i>Bunolistriodon</i> sp.	<i>Kubanotragus sokolovi</i> Gab.
<i>Dorcatherium</i> sp.	<i>Hypsodontus miocenicus</i> Sok.
<i>Lagomeryx</i> sp.	
<i>Paradicrocerus flerovi</i> Gab.	
<i>Heteroprox</i> sp.	

Касаясь основных экологических группировок третичных наземных млекопитающих, мы вполне сознаем, что судить с уверенностью об образе жизни ископаемых форм, особенно раннекайнозойских, чрезвычайно трудно. И все же отчетливая склонность к развитию мезогипсодонтных зубов у таких форм как, например, олигоценовая *Argyrolia*, у которой коронка коренных несколько выше, чем у большинства его крайне брахиодонтных современников, сочетающаяся с относительной стройностью конечностей, дает достаточно оснований для их отнесения к группе обитателей полуоткрытых пространств, питающихся преимущественно сочными лесными травами. Конечно, мы

не упускаем из внимания, что не все даже вполне мезогипсодонтные и гипсодонтные млекопитающие были травоядными животными (яркий пример тому — своеобразно специализированные аминоконты, парациртерии и др.), но в тех случаях, когда хотя бы незначительное увеличение коронки жевательных зубов сопряжено с явным удлинением дистальных сегментов конечностей и редукцией боковых пальцев, считаем возможным говорить об обитателях открытых или полукрытых пространств, питавшихся травами и древесно-кустарниковыми кормами (*Allacerops*, *Prodremotherium* и др.). Особенно трудно судить о принадлежности к той или иной экологической группировке древних зайцеобразных, грызунов и хищников. В отношении ископаемых представителей этих групп животных нам приходится руководствоваться порой довольно шаткой аргументацией, основанной лишь на сведениях об образе жизни современных форм, с которыми их связывает лишь весьма отдаленное родство. Наконец, существенным недостатком нашего материала является почти полное отсутствие данных по относительному обилию индивидами видов, составляющих рассматриваемые здесь группировки (такими сведениями мы располагаем только по трем-четырем местонахождениям), что ведет, естественно, к заметной нивелировке характеристик. Ведь одно дело указать на присутствие в фауне *Hipparion vegae*, а другое — отметить, что число особей этого вида составляет более 30% общего числа индивидов всех видов данной фауны. Тафономическое единообразие большинства местонахождений, образованных в прибрежных участках древних водоемов, едва ли может служить вполне достаточным оправданием такого упрощения общей картины смены экологического состава фаун наземных млекопитающих, тем более что местонахождения рассматриваемых в этой статье фаун расположены в полосе Парате —

тиса далеко не равномерно: подавляющее их большинство сосредоточено на юге Молдавии и Украины и тем не менее косвенные указания на постепенное увеличение в миоцене роли травянистых, основанные на отрывочных и неполных сведениях о наземных млекопитающих, вполне согласуются с новейшими данными палеоботаники, относящимися к полосе Паратетиса. Таксономически миоценовые флоры Паратетиса являются, пожалуй, одними из наиболее богатых и своеобразных палеофлор Евразии. Содержание элементов вечнозеленых влажно-субтропических флор эоцена и олигоцена во флорах раннего и начала среднего миоцена так велико, что они представляются генетически более тесно связанными с первыми, нежели с флорами позднего миоцена. Со второй половины бадения, однако, наблюдается как сокращение систематического разнообразия этих таксонов, так и постепенное, но неуклонное становление господства мезофильных древесных пород. Естественно, процесс этот отнюдь не одновременно и не с одинаковой скоростью происходил на обширной территории Паратетиса и сопредельных стран. В Закарпатье, например, в низах среднего миоцена остатки вечнозеленых покрытосеменных растений встречаются не только в заметном количестве, но, в ряде случаев (флора Буркало), даже преобладают над листопадными (Ильинская, 1960). Согласно П.И.Дорофееву (1966), в Центральной Европе в середине бадения уже господствовали леса из *Carpinus*, *Fagus*, *Castanea*, *Quercus*, *Liquidambar*, но *Laurus* и *Cinnamomum* были еще повсеместны. Со среднего миоцена мезофильные летнезеленые леса становятся, пожалуй, господствующим типом растительности Паратетиса. Судя по все возрастающему, вплоть до преобладания в отдельных спорово-пыльцевых комплексах (Ананова, 1974; Brezinova, Gabriellova, 1974), участию в миоценовых флорах рассматриваемой тер-

ритории *Abies*, *Tsuga*, *Picea*, *Cedrus*, *Pinus*, в это же время здесь происходило, видимо, становление и горных флор (Альпы, Карпаты, Кавказ), с их более дробной как пространственной, так и высотной дифференциацией. Наконец, в недрах миоцена же зарождались, видимо, многие из таксонов травянистых растений, участие которых в сложении растительного покрова Паратетиса значительно варьирует во времени и пространстве. Так, в нижнемиоценовых (верхний май - коп) отложениях Восточного Предкавказья наряду с обильной и разнообразной пылью *Gymnospermae* и *Amentiferae* и единичными пыльцевыми зернами вечнозеленых покрытосеменных найдена пыльца *Gramineae*, *Rosaceae*, *Chenopodiaceae*, *Labiatae*. Но, как отмечает А.Н.Гладкова (1956), она встречается редко и в небольшом количестве. В незначительном количестве наблюдалась пыльца травянистых (*Chenopodiaceae*, *Gramineae*, *Compositae*, *Potamogetonaceae*, *Sparganaceae*) и в нижнемиоценовых спорово-пыльцевых спектрах Окско-Донской низменности (Грищенко, Глущенко, 1965). Согласно М.Н.Грищенко (1966), лишь в верхнем миоцене в палинологических спектрах этой области заметно возрастает содержание пыльцы *Gramineae* и *Chenopodiaceae*. В Прикарпатье появление незначительного количества пыльцы *Gramineae*, *Chenopodiaceae*, *Cyperaceae* и других травянистых отмечается лишь с верхнего бадения. Это позволяет Н.А.Щекиной (1960) высказать предположение о незначительности, на общем фоне лесов, участков с ксерофильной травянистой растительностью и нехарактерности степных ландшафтов для миоцена Прикарпатья. В Закарпатье, видимо, та же картина - леса и сопутствующие им травянистые. Последние прослежены здесь пока что с верхнего бадения - нижнего сармата у с.Горбки: *Alismataceae*, *Hydrocharitaceae*, *Sparganaceae*, *Gramineae*, *Cyperaceae* (Щекина, 1960). Вместе с тем,

характерно, что в нижнемиоценовых флорах Тургайской области (Бойцова, Покровская, 1956; Корнилова, 1960) травянистые представлены довольно большим как количеством пыльцы (от 6 до 32% от общего состава спектра), так и таксономическим разнообразием травянистых: *Cruciferae*, *Umbelliferae*, *Gramineae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Caryophyllaceae*, *Leguminosae*, *Plumbaginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Artemisia*.

Предполагаем, что преобразование растительного покрова и сопряженные с ними приспособительные изменения наземных млекопитающих находились в тесной зависимости от тектонических процессов, имевших место на протяжении миоценового времени (Немков и др., 1979) и значительно изменивших географическую обстановку всей обширной полосы Паратетиса. Воздымание гор, увеличение расчлененности рельефа, изменение конфигурации бассейнов, составлявших Паратетис, возникновение новых площадей литорали и связей ранее разобщенных участков суши и другие изменения абиотической среды способствовали, видимо, значительной дифференциации растительного покрова, возникновению многообразия типов растительных группировок, включая становление ассоциаций травянистых. Так, о существовании лесо-луговых ландшафтов, например, можно не без уверенности, как мы предполагаем, заключить по присутствию в широко распространенной в это время анхитериевой фауне мезогипсодонтных бовин и некоторых других обитателей открытых пространств. С таким предположением вполне согласуются данные и о чокракской и караганской флорах Восточного Предкавказья (Гладкова, 1956) и юга Украины (Мицул, 1973а). В спорово-пыльцевых комплексах первой из них содержание травянистых (*Chenopodiaceae*, *Gramineae*) растений колеблется от 2 до 22%, во второй — достигает 17%. Резкое увели-

чение в чокраке и карагане кустарниковой и травянистой растительности, по А.Н.Гладковой (1956), было, видимо, вызвано увеличением площади литоралей, на которых, согласно точке зрения, получившей развитие и обобщение в трудах М.М.Ильина (1937, 1946), с глубокой древности происходило формирование пустынно-ксерофитных и галофитных представителей флоры.

Элементы травянистой растительности отмечаются также в раннем бадении Центрального Паратетиса, однако здесь они играли, видимо, меньшую роль, чем в среднем миоцене Восточного Паратетиса. Тесная связь травянистой растительности с пологом леса, его опушками и прогалинами, сохранялась, по-видимому, и в начале позднего миоцена. Так, на юго-западе Украины господство в спорово-пыльцевых спектрах древесных пород отмечается до середины среднего сармата Северного Кавказа, Грузии и некоторых других районов Паратетиса. Неудивительно, поэтому что анхитериевая фауна с ее преимущественно лесными формами продолжала существовать в позднем бадении и в раннем сармате (табл. 3,4). Это не означает, однако, что в это время на территории Паратетиса не было еще безлесных ландшафтов — злаковых равнин, служивших основой существования многих представителей распространившейся в среднем сармате гиппарионовой фауны.

Надо думать, что развитие злаковых равнин в некоторой мере предвляло заселение их травоядными животными, и отрезок времени, в течение которого происходило это заселение, а одновременно и формирование гиппарионовых фаун, мог быть ошутим даже геологически. Впрочем, заметное увеличение содержания травянистых, как уже было сказано, намечается в среднем, а по некоторым данным — с середины среднего сармата, т.е. с того момента, когда в Парате —

тисе появилась уже гиппарионовая фауна (табл. 5,6). Так, по данным Е.З.Мицул (1973а,в), для второй половины сармата и почти всего мезотиса на территории Молдавии было характерно сочетание лесных и безлесных ландшафтов. Для Левобережной Украины преобладание безлесных ландшафтов, по Н.А.Щекиной (1978), прослеживается также с конца среднего сармата. Создается впечатление, что расселение фаун нового типа могло происходить одновременно с изменением ландшафта. Так или иначе все это указывает на тесную зависимость эволюции травоядных млекопитающих от развития открытых пространств, занятых травянистой растительностью.

Имеются указания на то, что в западных областях Восточного Паратетиса и в Центральном Паратетисе мезофильные древесные продолжали господствовать и во второй половине среднего сармата, когда впервые появились здесь гиппарионы и некоторые из их бли-

Таблица III

Основные экологические комплексы млекопитающих среднего миоцена
(Thenius, 1959; Павлович, 1969)

Обитатели лесов и заболоченных пространств

Обитатели открытых или полукрытых пространств и редколесий

Tungurictis sp.

Gobicyon macrognathus Colb.

Gomphotherium angustidens Cuv.

Percrocuta miocenica Pavlov et

Taucanamo sansaniensis (Lart.)

Then.

Listriodon michli (Parask.)

Anchitherium aurelianense (Cuv.)

Lagomeryx sp.

Eotragus sansaniensis (Lart.)

Giraffokeryx punjabensis

Hypsodontus serbicus Pavlov.

Pilgr.

Основные экологические комплексы млекопитающих нижнего сармата
(Thenius, 1959; Дуброво, Капелист, 1979)

Обитатели лесов и заболоченных пространств	Обитатели открытых или полуоткрытых пространств и редколесий
<i>Deinotherium aff. giganteum</i> (Кауп)	<i>Machairodus</i> sp. <i>Anchitherium aurelianense</i> (Cuv.)
<i>Gomphotherium angustidens</i> Cuv.	<i>Miotragocerus monacensis</i> (Kr.)
<i>Brachypotherium brachypus</i> Lart.	<i>Protragocerus chantrei</i> Dep.
<i>Listriodon splendens</i> Meyer	<i>Gazella</i> sp.
<i>Dicrocerus</i> sp.	

Таблица V

Основные экологические комплексы млекопитающих низов среднего сармата (Година, Давид, 1973; Дуброво, Капелист, 1979)

Обитатели лесов и заболоченных пространств	Обитатели открытых или полуоткрытых пространств и редколесий
<i>Ictitherium</i> sp.	<i>Citellus</i> sp.
<i>Deinotherium aff. giganteum</i> Кауп	<i>Percrocuta</i> sp. <i>Eomellivora</i> sp.
<i>Choerolophodon pentelici</i> (Gaud. et Lart.)	<i>Hipparion sarmaticus</i> Lungu <i>Dicerorhinus</i> sp.
<i>Schizochoeerus vallesiensis</i> Crusaf. et Lav.	<i>Aceratherium aff. incisivum</i> Кауп
<i>Lagomeryx flerovi</i> Lungu	<i>Palaeotragus expectans</i> (Boriss.)
<i>Cervavitus bessarabiensis</i> Lungu	<i>Miotragocerus pannoniae</i> (Kr.)

Основные экологические комплексы млекопитающих верхов среднего сармата (Година, Давид, 1973; Дуброво, Капелист, 1979)

Обитатели лесов и заболоченных пространств	Обитатели открытых или полукрытых пространств и редколесий
<i>Ictitherium tauricum</i> Boriss.	<i>Percrocuta</i> sp.
<i>Deinotherium</i> aff. <i>giganteum</i> Kaup	<i>Hipparion sebastopolitanum</i> Boriss. <i>Hipparion</i> sp.
<i>Choerolophodon</i> sp.	<i>Aceratherium zernovi</i> Boriss.
<i>Gomphotherium</i> sp.	<i>Dicerorhinus</i> sp.
<i>Zygodon</i> sp.	<i>Palaeotragus expectans</i> (Boriss.)
<i>Lagomeryx flerovi</i> Lungu	<i>Tragocerus</i> sp.
<i>Dicrocerus</i> sp.	<i>Miotragocerus leskevitschi</i> (Boriss.) <i>Tragoceras</i> sp.

жайших спутников (низы паннона Центрального Паратетиса). Тем не менее, явно возросшая роль травянистой растительности с несомненностью свидетельствует о том, что она уже занимала довольно значительные пространства даже в этих западных областях (Berger, Zabusch, 1953). Такой дифференциации ландшафтов соответствует присутствие в составе среднесарматских комплексов млекопитающих как относительно низкорослых и массивных форм гиппарионов, с которыми могли сосуществовать в относительно влажных стациях анхитерии и некоторые другие члены среднемиоценовой фауны млекопитающих, так и более гипсодонтных и стройных форм, скорее всего, связанных с открытыми ландшафтами (Габуня, 1959, 1970).

В позднем сармате для многих районов Паратетиса отмечается

уже господство травянистой растительности. Так, например, в спорово-пыльцевых комплексах верхнего сармата Доно-Сал-Маньчских степей содержание пыльцы травянистой и кустарниковой растительности достигает 97% (Ананова, 1954). Очень высокий процент (до 95%) пыльцы трав отмечается также в Молдавии (Мицул, 1973а) и других районах. Однако для той же Молдавии, Северного Кавказа и, в особенности, Закавказья отмечаются также комплексы с высоким содержанием древесных пород, указывающие на значительную обсеменность и, соответственно, влажную обстановку, характеризующую некоторые участки рассматриваемой территории. В отдельных случаях, в частности, на Северном Кавказе (Дорофеев, 1964) и Восточном Закавказье (Джабарова, 1967, 1976; Фаталиев, 1964) эти комплексы, по-видимому, могут отвечать лесной флоре, свойственной горным странам с их разнообразием экотопов. В других — в Молдавии и на Украине — они, возможно, произрастали в долинах рек, в некотором отдалении от которых могли находиться открытые равнинные пространства, покрытые травянистой растительностью. Следует отметить, что гиппарионовая фауна позднего сармата (табл. 7), как правило, отражает обстановку лесо-степи. В ее состав, наряду со многими несомненно лесными формами, как херолофодон, гомфотерий, микроситоникс и другие, входят также представители иной экологической группировки, свойственной открытым безлесным ландшафтам (гиппарионы, газели, страусы и др.). При этом в некоторых позднесарматских местонахождениях ведущая роль явно принадлежит представителям лесных сообществ, отражая, по-видимому, какие-то особые, локальные условия. Так обстоит дело, в частности, в Эльдаре, в Восточной Грузии, где преобладание лесных форм совершенно очевидно. Здесь даже гиппарион представлен формой, близкой к

Основные экологические комплексы млекопитающих верхнего сармата
(Габуня, 1959; Короткевич, 1970; Година, Давид, 1973; Дуброво,
Капелист, 1979)

Обитатели лесов и заболоченных пространств	Обитатели открытых или полукрытых пространств и редколесий
<i>Mesopithecus pentelici</i> Wagn.	<i>Orycteropus gaudryi</i> F.Maj.
<i>Ictitherium robustum</i> Nord.	<i>Percrocuta eximia</i> (Roth.et Wagn.)
<i>Ictitherium hipparionum</i> (Gerv.)	<i>Hipparion verae</i> Gab.
<i>Deinotherium</i> sp.	<i>H. Giganteum</i> Gab.
<i>Gomphotherium</i> sp.	<i>Dicerorhinus</i> sp.
<i>Choerolophodon pentelici</i> (Gaud. et Lart.)	<i>Aceratherium</i> sp.
<i>Zygalophodon</i> sp.	<i>Chilotherium berislavicus</i> Korot.
<i>Tetralophodon longirostris</i>	<i>Procapreolus</i> sp.
Kaup	<i>Palaeotragus berislavicus</i> Korot.
<i>Ancylotherium</i> sp.	<i>Samotherium</i> sp.
<i>Microstonyx major</i> (Gerv.)	<i>Miotragocerus leskevitschi</i> Boriss
<i>Cervavitus sarmaticus</i> Korot.	<i>Tragocerus</i> sp.
<i>Protragelaphus</i> sp.	<i>Procarpa brevicornis</i> Roth. et Wagn.
	<i>Gazella schlosseri</i> Pavl.
	<i>Grecoryx</i> sp.
	<i>Tragoreas</i> sp.

наиболее архаическому *H. primigenium*, характеризующемуся относительно низкоронковыми зубами и массивными метаподиями, указывающими на связь с влажной обстановкой (Габуня, 1959). Приме-

чительно, что данные палеоботаники по верхнесарматским отложениям Междуречья Куры и Иори указывают, по Р.А.Фаталиеву (1964), на климат с повышенной влажностью воздуха, с обильными осадками и без резко выраженной сезонности, что достаточно хорошо увязывается с особенностями эльдарской фауны. Впрочем, согласно Х.С.Джабаровоу (1967), картина здесь резко меняется во второй половине позднего сармата, о чем свидетельствуют спорово-пыльцевые комплексы Чобандага, в которых содержание травянистых достигает 67%. Это резкое изменение обстановки, возможно, отражает гиппарион из верхнего горизонта эльдарской толщи (Габуния, там же), относительно длинный протокон верхних коренных которого явно указывает на приспособленность к жесткому корму.

К концу сармата и в мэотисе на большей части территории Паратетиса широкое развитие открытых пространств, занятых травянистой растительностью, уже не подлежит сомнению. В спорово-пыльцевых комплексах мэотиса Молдавии, по данным Е.З.Мицул (1973а), пыльца травянистых колеблется в пределах 35-95%. В мэотисе юга Украины, по Н.А.Щекиной (1966, 1973), травянистые также играли уже важную роль (пыльца травянистых в соответствующих комплексах составляет в сумме 18-50%) и их значение явно возрастает в восточных районах этой страны. Проследившая в общих чертах эволюцию растительного покрова территории Украины на протяжении мэотиса, автор отмечает, в частности, что если в начале мэотиса на юге Украины травянистая растительность не занимала еще достаточно обширных площадей, то к концу века травяные равнины получили уже относительно широкое развитие, а климат стал более аридным, чем был в раннем мэотисе.

Очень интересны, с этой точки зрения, показания спорово-пыльцевых спектров раннеплиоценовых отложений Северного Причерноморья

(Кармишина, Коваленко, 1976). Процентное содержание пыльцы трави-
нистых (47%) превосходит в них содержание таковой древесных.
При этом значительную часть спектра (22%) составляют *Chenopodi-*
aceae. Остальные - *Gramineae* (3%), *Compositae* (6%), *Artemisia* -
(3%), *Scrophulariaceae* (1%), *Sparganiaceae* (1%) - пред-
ставлены значительно беднее. Высокое содержание пыльцы трав в спо-
рово-пыльцевых спектрах Керчи отмечается и И.В.Масловой (1961).
Аналогичная картина наблюдается в Северном Приаралье, Мангышлаке,
Северном Прикаспии (Валуева, 1973; Тимошина, 1973) и некоторых
других районах Восточного Паратетиса и прилегающих областей (Пу-
лятова, 1972; Пахомов, Пенькова, 1978).

С широким развитием с мэотиса травяных равнин связан, должно
быть, расцвет гиппарионовой фауны, достигшей в это время исклю-
чительного разнообразия и распространения (табл.8). В составе
мэотических комплексов гиппарионовой фауны представители экологи-
ческой группировки обитателей травяных равнин приобретают уже
ведущую роль. Помимо страусов и весьма многочисленных гиппарио-
нов, это - газели, прокобусы, палеориксы, проториксы, палеореасы,
ойоцерусы и другие (Година, Давид, 1973; Дуброво, Капелист, 1979).

Здесь следует отметить, что богатый материал по гиппарионовой
фауне, происходящий из разных горизонтов мэотиса (табл.9,10), по-
зволяет проследить ее эволюцию на протяжении мэотического време-
ни (Габуня, 1959, 1970). Выясняется, что не только гиппарионы,
но и другие группы млекопитающих испытывали изменения, направлен-
ные в сторону все более совершенного приспособления к жизни в
открытых ландшафтах. Эти наблюдения над мэотическими комплексами
млекопитающих вполне согласуются с указанными данными по соответ-
ствующим спорово-пыльцевым спектрам.

Примечательно, что в Центральном Паратетисе среднепаннонские фауны млекопитающих (Thenius, 1959), коррелируемые с маэотическими, представлены главным образом ассоциациями лесных форм, указывающих на некоторую консервативность обстановки, что подтверждается также имеющимися у нас сведениями по ранне- и среднепаннонской флоре, отражающей условия влажной обстановки (Рыбакова, 1966, 1977).

Таблица VIII

Основные экологические комплексы млекопитающих нижнего маэотиса
(Година, Давид, 1973; Дуброво, Капелист, 1979)

Обитатели лесов и заболоченных пространств

Обитатели открытых или полукрытых пространств и редколесий

Mesopithecus ucrainicus Grem.
Ictitherium hipparionum Gerv.
Promephitis maetica Alex.
Perunium ursogulo Orl.
Plesiogulo sp.
Metailurus boodon Weit.
Deinotherium giganteum Kaup
Tetralophodon longirostris Kaup
Microstonyx major (Gerv.)
Cervavitus sp.
Protragelaphus skouzesi Weit.

Procrotonea eximia (Chom.)
Alilepus lascarevi Chom.
Lepus sp.
Orycteropus gaudryi F.Maj.
Percrocuta eximia (Roth. et Wagn.)
Machairodus cultridens Cuv.
Hipparion verae Gab.
Hipparion giganteum Grom.
Aceratherium incisivum Kaup
Chilotherium schlosseri (Web.)
Palaeotragus rouenii Gaud.
Procarpa brevicornis (Roth. et Wagn.)
Procarpa deperdita (Gerv.)

Основные экологические комплексы млекопитающих среднего маотиса
(Година, Давид, 1973; Дуброво, Капелист, 1979)

Обитатели лесов и заболоченных
пространств

Обитатели открытых или полуот-
крытых пространств и редколе-
сий

Ictitherium hipparionum Gerv.

Lycyaena parva Chom.

Promephitis sp.

Deinotherium giganteum Kaup.

Zygodon turicensis

(Schin.)

Tetralophodon longirostris

(Kaup)

Microstonyx major (Gerv.)

Cervavitus variabilis (Alex.)

Protragelaphus sp.

Percrocuta eximia (Roth. et Wagn.)

Machairodus schlosseri Neit.

Hipparion moldavicum Grom.

Hipparion platygeny Grom.

Aceratherium incisivum Kaup.

Dicerorhinus sp.

Diceros pachygnathus (Wagn.)

Procacpreolus ucrainicus Korot.

Palaeotragus rouenii Gaud.

Samotherium boissieri F. Maj.

Tragocerus amaltheus Gaud.

Procarpa deperdita (Gerv.)

Procobus brauneri Chom.

Oriotherium argaloides F. Maj.

Grecoryx sp.

Tragoreas cryxoides Schl.

Palaeoryx majori Schl.

Основные экологические комплексы млекопитающих верхнего мезотиса
(Година, Давид, 1973; Дуброво, Капелист, 1979)

Обитатели лесов и заболоченных пространств	Обитатели открытых или полукрытых пространств и редколесий
<i>Sciurotamias gromovi</i> Top.	<i>Alilepus</i> sp.
<i>Parapodemus</i> sp.	<i>Prolagus</i> sp.
<i>Steneofiber</i> sp.	<i>Microtoscoptes</i> sp.
<i>Ictitherium hipparionum</i> (Gerv.)	<i>Microspalax compositodontus</i> Top. <i>Percrocuta eximia</i> (Roth.et Wagn.)
<i>Plesiogulo crassa</i> (Teilh.)	<i>Hipparion tudorovense</i> Gab.
<i>Zygalophodon</i> sp.	<i>Chilotherium</i> sp.
<i>Tetralophodon grandicisivum</i> (Schles.)	<i>Aceratherium simplex</i> Kroc. <i>Dicerorhinus</i> sp.
	<i>Procacpreolus flerovi</i> Korot.
	<i>Tragocerus frolovi</i> Pavl.
	<i>Procarpa deperdita</i> (Gaud.)
	<i>Palaeoryx majori</i> Schl.
	<i>Protoryx</i> sp.
	<i>Camelidae</i> gen.

Следует отметить, что высказываемые здесь соображения о ландшафтах и фауне млекопитающих мезотиса не согласуются со взглядами П.И.Дорофеева, посвятившего этому вопросу ряд интересных публикаций. П.И.Дорофеев (1966) полагает, что в мезотисе Украины смешанные леса из листопадных и хвойных пород играли большую роль,

чем в позднем сармате, и что своеобразное сочетание лесных сообществ с ландшафтом открытого типа и могло явиться причиной массовой гибели гиппарионовой фауны, о чем якобы свидетельствуют многочисленные крупные скопления их остатков. Этому противоречат, однако, не только приведенные здесь данные спорово-пыльцевого анализа маотических отложений, но и сведения по самим гиппарионовым фаунам маотиса, в составе которых обитатели открытых пространств приобретают гораздо большую роль, чем в сармате. Что же касается огромных скоплений остатков гиппарионовой фауны в маотических отложениях разных районов Паратетиса, то они свидетельствуют не об упадке ее в маотисе, а как раз о том, что гиппарионовая фауна пользовалась в это время исключительно широким пространением, испытывая, как мы уже отмечали, подлинный расцвет.

Мы здесь ограничиваемся рассмотрением сарматско-маотического этапа истории гиппарионовой фауны, так как о поитических ее представителях известно нам пока еще очень мало. Однако даже то немногое, что мы о ней знаем (Габуня, 1970; Алексеева, 1977; Дуброво, Капелист, 1979), свидетельствует о дальнейшей сопряженной эволюции растительного покрова и фаун млекопитающих, приведшей к развитию уже настоящих степей, со свойственными им ассоциациями травоядных млекопитающих (прогрессивные формы *Hipparion*, *Paracamelus*, *Urtiabus* и др.).

Наконец, нельзя не отметить, что широкое расселение гиппарионовых фаун, находящееся в тесной зависимости от эволюции флор, не могло не влиять, в свою очередь, на развитие растительного покрова. Мощное воздействие растительноядных млекопитающих на формирование ландшафта уже не раз подчеркивалось (Lillegraven, 1972).

Позволим себе напомнить лишь замечательные наблюдения Ч. Дарвина (1952:133) над вересковыми полями Стаффордшира, где перемена природной растительности, огороженной от погрыза скотом части обширной вересковой равнины, была настолько велика, что превышала различие, которое отмечается при переходе с одной почвы на совершенно иную (здесь появилось шесть видов насекомоядных птиц, двенадцать новых видов растений, не считая злаков и осок, а шотландская сосна разраслась так, что сама себя глушила). Неогороженные же вересчатники были так обширны и так бесплодны, что, по словам Дарвина, никому не пришло бы на ум, что они могли быть так тщательно и вплотную погрызены скотом.

Позже, однако, И. К. Пачоским (1917) было показано, что воздействие млекопитающих на растительный покров выражалось не только в поедании некоторых растений, но и в вытаптывании его. Но и одним вытаптыванием невозможно, например, объяснить почти полное отсутствие на злаковых равнинах ядовитых растений. Это замечательное явление рассматривается Я. И. Прохановым (1965) как результат интенсивного поедания усохших или подмороженных растений зимой (или в засуху) во время дефицита кормов, с одной стороны, и фактической неограниченностью подножного корма в сезон вегетации, с другой. Для самих же растений зимнее поедание их остатков не только не вредно, но, согласно наблюдениям Я. И. Проханова, и жизненно необходимо.

Таким образом, формирование современных степей со свойственным им отсутствием неподаваемых растений и характерными ассоциациями злаков (Ellison, 1960) находилось, по-видимому, в тесной зависимости от воздействия на них млекопитающих.

Можно думать поэтому, что и процесс расселения гиппарионовых

фаун в полосе Паратетиса был не только связан с возникновением открытых ландшафтов, но и сам способствовал их формированию.

ON THE PROBLEM OF THE CO-EVOLUTION OF THE HIPPARION FAUNA AND
THE VEGETATION IN THE ZONE OF THE PARATETHYS

L.K.Gabunia, K.I.Chochieva

S u m m a r y

The authors observe the close dependence of the development of the hipparion fauna in the zone of the Paratethys in the Miocene and early Pliocene on the change in vegetation. In the early Miocene floras the elements of the Oligocene evergreen humid-subtropical floras were still of great importance whereas beginning with the middle Miocene their significance sharply decreased and the mesophyllous forms began acquiring a dominant position. The widespread expansion of the anchitherian fauna reflects to a sufficient degree the conditions of this mesophyllous silvan flora. There is at present no doubt as to the widespread development of open spaces occupied by herbaceous vegetation on the greater part of the territory of the Paratethys during the middle and late Sarmatian and Meotian. The spreading of ostriches, hipparions, gazelles and other inhabitants of relatively dry localities fully corresponds to the presence of elements of typical steppe flora. In the vegetal cover of western regions of the Paratethys the predominance of mesophyllous forests was maintained up until the end of the Meotian; the relative conservation of these complexes of hipparion fauna evidently conforms to this fact.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- А л е к с е е в а Л.И. 1977. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. Изд-во "Наука", 124 стр. Москва.
- А н а н о в а Е.Н. 1954. Палинологические данные к вопросу о происхождении степей на юге Европейской равнины. Ботанич.ж., т.39, № 3:343-356.
- А н а н о в а Е.Н. 1973. Пыльцевая флора раннего сармата Северного Приазовья в бассейне Нижнего Дона. "Палинология кайнофита". Изд-во "Наука", 165-170. Москва.
- Б е н д у к и д з е О.Г. 1977. О биостратиграфии миоценовых отложений северо-западного побережья Аральского моря. XXI научн.сессия Ин-та палеобиол. Тез.докл., 8-II. Тбилиси.
- Б о й ц о в а Е.П., П о к р о в с к а я И.М. 1956. Миоценовые спорово-пыльцевые комплексы Тургайской впадины. В кн.: Атлас миоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР, 77-83. Москва.
- В а л у е в а М.Н. 1973. Развитие позднекайнозойских флор Мангышлака, Устюрта и Приаралья. В кн.: Палинология плейстоцена и плиоцена, 181-184. Москва.
- Г а б у н и я Л.К. 1959. К истории гиппариона (по материалам из неогена СССР). 540 стр. Москва.
- Г а б у н и я Л.К. 1973. Беломечетская фауна ископаемых позвоночных. 138 стр. Тбилиси.
- Г л а д к о в а А.Н. 1956. Миоценовые спорово-пыльцевые комплексы различных районов СССР. 28-30. Москва.
- Г о д и н а А.Я., Д а в и д А.И. 1973. Неогеновые местонахождения позвоночных на территории Молдавской ССР, 107 стр. Кишинев.

- Г р и щ е н к о М.Н. 1966. Стратиграфия неогена Окско-Донской низменности (по палеоботаническим материалам). В кн.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики, 168-173. Москва.
- Г р и щ е н к о М.Н., Г л у щ е н к о Е.И. 1965. О миоценовой флоре Ергенинской толщи Окско-Донской низменности. Докл.АН СССР, т.160, № 6:1365-1367.
- Д ж а б а р о в а Х.С. 1967. Флора и растительность западного Азербайджана в верхнемиоценовое время (по палинологическим данным). 87 стр. Баку.
- Д ж а б а р о в а Х.С. 1976. Этапы развития флоры верхнего палеогена и неогена Азербайджана. В кн.: Палинология в СССР, 105-108. Москва.
- Д о р о ф е е в П.И. 1964. Сарматская флора г.Апшеронска. Докл. АН СССР, т.156, № 1:82-87.
- Д о р о ф е е в П.И. 1966. О флоре эпохи гиппариона. Палеонтол. ж., № 1:124-134.
- Д у б р о в о И.А., К а п е л и с т К.В. 1979. Каталог местонахождений третичных позвоночных УССР. 158 стр. Москва.
- И л ь и н М.М. 1937. К происхождению флоры пустынь Средней Азии. Сов.ботаника, № 6:95-109.
- И л ь и н М.М. 1946. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, т.1:197-256. Москва-Ленинград.
- И л ь и н с к а я М.А. 1960. Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. В сб.: Флора и фауна Карпат, 75-86. Москва.
- К а р м и ш и н а Г.И., К о в а л е н к о Н.Д. 1976. К вопросу о сопоставлении плиоценовых отложений Северного Прикаспия и

- Северного Причерноморья. В сб.: *Вопр. стратиграф. и палеонтол.*, вып.2, 138-149. Саратов.
- К о в а л е в с к и й В.О. 1956. Собрание научных трудов, т. II, 448 стр.
- К о р н и л о в а В.С. 1960. Нижнемиоценовая флора Кушук (Тургайский прогиб). 128 стр. Алма-Ата.
- К о р о т к е в и ч Е.Л. 1970. Млекопитающие бериславской поздне-несарматской гиппарионовой фауны. В сб.: *Природная обстановка и фауны прошлого*, вып. 5, 24-121. Киев.
- М а с л о в а И.В. 1961. Результаты спорово-пыльцевого анализа плиоценовых отложений Керченского полуострова. Докл.АН СССР, т.137, № 2:387-390.
- М и ц у л Е.З. 1973а. Палинологическая характеристика миоценовых отложений Молдавии. Автореф.дисс., 18 стр. Киев.
- М и ц у л Е.З. 1973в. Палинологическая характеристика сарматских отложений Молдавии. В кн.: *Палинология кайнозоя*, 170-173. Москва.
- Н е м к о в Г.И., М у р а т о в М.В., Г р е ч и ш н и к о в а И.А. и др. 1979. Историческая геология. 319 стр. Москва.
- П а в л о в и ч М.Б. 1969. Миоценовские сисари Топличке котлина. Университет у Београду. 394 стр.
- П а х о м о в М.М., П е в ь к о в а А.М. 1978. Ископаемые флоры Памиро-Алая как показатели изменений климатических условий в кайнозое. *Изв.АН СССР, сер. геогр.*, № 4:89-97.
- П а ч о с к и й И.К. 1917. Описание растительности Херсонской губернии. 2. Степи. В кн.: *Материалы по исследованию почв и грунтов Херсонской губернии*, вып. 13.
- П р о х а н о в Я.И. 1965. Травяные равнины и новейшие пустыни,

- их природа и происхождение. В кн.: Проблемы филогении растений, 124-154. Москва.
- П у л а т о в а М.З. 1972. Спорово-пыльцевая характеристика пограничных слоев палеогена и неогена южного склона Гиссарского хребта. В сб.: Литология и стратиграфия нефтегазоносной толщи Таджикской депрессии, 162-183. Душанбе.
- Р ы б а к о в а Н.О. 1966. Палинологическая характеристика паннонских отложений Солотовинской впадины Закарпатья. В кн.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики, 178-184. Москва.
- Р ы б а к о в а Н.О. 1974. Палинологическая характеристика верхнемиоценовых и плиоценовых отложений Закарпатской области УССР. В сб.: Материалы VIII и IX съездов Карпатско-Балканской геологической ассоциации, 67-70. Киев.
- Т и м о ш и н а И.А. 1973. Плиоценовые флоры Северного Прикаспия. В кн.: Палинология плейстоцена и плиоцена, 178-180. Москва.
- Т о л м а ч е в А.И. 1955. К истории развития растительности открытых ландшафтов Земного шара. II Научная сессия Сектора палеобиологии АН СССР. Тез.докл., II-19. Тбилиси.
- Ф а т а л и е в Р.А. 1964. Верхнесарматская флора горы Катар в междуречье Куры и Иори. Автореф. дисс., 17 стр. Ленинград.
- Ф л е р о в К.К., Я н о в с к а я Н.М. 1974. Млекопитающие позднего олигоцена. В кн.: Зоогеография палеогена Азии. Тр.Палеонтол. ин-та, 146:210-215.
- Щ е к и н а Н.А. 1960. История неогеновой флоры Украинских Карпат и Прикарпатья. В сб.: Флора и фауна Карпат, 58-74. Москва.
- Щ е к и н а Н.А. 1966. История флоры и растительности юга Украины в плиоцене. В кн.: Значение палинологического анализа для

- стратиграфии и палеофлористики, 184-188. Москва.
- Щ е к и н а Н.А. 1973. История развития растительности Юга Европейской части СССР в позднем палеогене и неогене. В кн.: Палеонология кайнофита, 159-162. Москва.
- Щ е к и н а Н.А. 1978. История растительного покрова юга Украины в позднем миоцене - раннем плицене. Тез. докл. VI делегатск. съезда ВБО, 367-368. Ленинград.
- B e r g e r, W., Z a b u a s c h, F. 1953. Die obermiozäne (sarmatische) Flora der Türkenschanze in Wien. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl. 98, 2:226-276.
- B r e z i n o v ā, D., G a b r i e l o v a, N. 1974. A paleobotanical research of Neogene sediments in the environs of the village of Stojčín. Sb. Nar. mus. Praha, 30, 1:2:35-48.
- D a r w i n, Ch. 1952. The origin of species. London: Watts & Co. 434pp.
- E l l i s o n, L. 1960. Influence of grazing on plant succession of rangelands. Bot. Rev., 26:1-78.
- G a b o u n i a, L. 1970. Sur la signification des faunes de Mammifères des Miocène supérieur et du Pliocène de la région Ponto-Caspian. Giochr. di Geologia (2)XXXV, 1:161-170. Bologna.
- L i l l e g r a v e n, J.A. 1972. Ordinal and familial diversity of Cenozoic mammals. Taxon, 21, 2-3:261-274.
- T h e n i u s, E. 1959. Handbuch der stratigraphisches Geologie. Tertir. Zweiter Teil. Wirbeltierfaunen. Stuttgart. 328pp.
- W e b b, S.D. 1977. A history of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America. Ann. Rev. Ecol. Syst., 8:355-380.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ И ОСНОВНЫЕ БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ

ФАУНЫ ФОРАМИНИФЕР САРМАТА ГРУЗИИ

Л.С. Майсурадзе.

Сарматские отложения, развитые на территории Грузии, характеризуются широкой фацциальной изменчивостью и связанным с ней своеобразным распределением фауны фораминифер. Предлагаемая работа представляет попытку освещения закономерностей распределения и особенностей развития комплексов фораминифер в сармате Грузии.

Нашими исследованиями (Майсурадзе, 1971, 1980) показано, что в истории развития сарматских фораминифер Черноморско-Каспийского бассейна устанавливается следующая последовательность смены комплексов: самый ранний комплекс фораминифер, характерный для нижней части нижнего сармата состоит из наиболее эврибионтных представителей родов: *Quinqueloculina*, *Articulina*, *Nonion*, *Ammonia*, *Elphidium*, *Protelphidium*, *Entosolenia* и др. Непосредственные или близкие предки этих форм, обитавшие в среднемиоценовом, преимущественно конкском бассейне, по-видимому, не вымерли в связи с начавшимся опреснением в конце конкского века, а хорошо приспособились к условиям постепенно опресняющегося сарматского бассейна; это — *Quinqueloculina reussi reussi* (Bogd.), *Q. consobrina consobrina* (d'Orb.), *Q. sartaganica* Krash., *Q. guriana* O.Djan., *Nonion bogdanowiczi* Vol., *Elphidium macellum* (F. et M.), *E. aculeatum* (d'Orb.), *Protelphidium martkobi* (Bogd.), *Protelphidium subgranosum subgranosum* (Egger) и др. Для комплекса же второй половины раннего сармата, помимо вышеуказанных видов, характерно появление некоторых новых, собственно сарматских форм: *Quinqueloculina consobrina sarmatica* (Gerke), *Q. collaris* (G. et Iss.), *Q. complanata*

(G. et Iss.), *Articulina articulinoidea* G. et Iss., A. sp. и др., а также увеличение числа особей почти всех видов и интенсивная внутривидовая изменчивость, особенно ярко выраженная у *Quinqueloculina reussi reussi*, *Q. sartaganica*, *Q. guriana*, *Q. sarmatica*, *Protelphidium martkobi*, *P. subgranosum subgranosum*, *Nonion bogdanowiczii*, *Elphidium macellum* и др., заметно отклонившихся от исходных конкских видов.

Следующий комплекс, принадлежащий нижней части среднего сармата, характеризуется прежде всего наличием новых, собственно среднесарматских, родов *Dogielina*, *Meandroloculina*, *Sarmatiella*, *Flin-tina* и некоторых новых видов и подвидов, филогенетически тесно связанных с исходными раннесарматскими видами *Quinqueloculina voloshinovaе voloshinovaе* Bogd., *Q. voloshinovaе caudata* Bogd., *Q. voloshinovaе brevidentata* Bogd., *Q. floriformis* Bogd., *Q. nanae nanae* Maiss., *Q. nanae megrelica* Maiss., *Q. angustioris* Bogd., *Articulina apsheronica* Bogd., *A. kalickii* Bogd., *A. paradoxalis* Bogd., *A. bidentata costata* Didk., *Protelphidium subgranosum hyalinum* (Bogd.) и др., а также значительным увеличением размеров раковин по сравнению с предковыми нижнесарматскими формами.

В последующий период среднего сармата фауна фораминифер достигает расцвета. В средней части среднего сармата, соответствующей стратиграфическому уровню, известному как "слой с типичной среднесарматской фауной", размеры фораминифер существенно увеличились и количество специфических среднесарматских форм, так же как степень их изменчивости, достигло максимума.

К концу среднего сармата комплекс фораминифер резко обедняется. Самые верхние слои в разрезах среднесарматских отложений охарактеризованы в основном самими эврибионтными видами протельфидиумов

и эльфидиумов, такими как, например, *Protelphidium subgranosum subgranosum* (Egger), *P.subgranosum hyalinum* (Bogd.), *P.aragviensis* (O.Djan.), *Elphidium macellum macellum* (F.et M.), *E.fichtellianum* (d'Orb.), *E.crispum* (Linné), *E. reginum* (d'Orb.) и др. Нет сомнения в том, что подобное изменение экологического состава комплекса было вызвано резким ухудшением условий существования. Прогрессирующее опреснение и обмеление бассейна оказали губительное влияние на все остальные группы фораминифер. Согласно данным В.А.Крашенинникова (1960, стр.130), все вышеперечисленные виды эльфидиид относятся к эврифаціальным видам и характеризуются широким развитием почти во всех фациях тортона и сармата резко выраженной внутривидовой изменчивостью и продолжительностью существования. Так, например, *E.macellum macellum* и *E.crispum*, известные еще с нижнего миоцена, и в современных морях и океанах пользуются почти всемирным распространением.

В верхнем сармате фораминиферы либо полностью отсутствуют, либо крайне редки. Лишь в некоторых разрезах верхнего сармата Юга Украины и Западного Предкавказья В.Я.Дидковским (1964), А.К.Богдановичем (1965) и Л.С.Майсурадзе (1980) было установлено наличие единичных мелких, часто уродливых представителей эльфидиид, нонионид, протэльфидиумов и аммоний. Предельно низкая соленость и сильное обмеление бассейна в позднем сармате вызвало, как известно, вымирание большинства среднесарматских видов.

Однако следует отметить и то, что если изменение солености бассейна имело решающее значение для смены комплексов фораминифер во времени, то для распространения их в пространстве весьма важная роль принадлежала таким факторам, как характер дна, глубина, температура, газовый режим бассейна и т.д.

Здесь мы попытаемся описать основные биоценотические группировки сарматских фораминифер, формирование которых теснейшим образом было связано с экологическими условиями, существующими в разных участках сарматского бассейна, занимавшего территорию Грузии.

Анализ географического распределения комплексов фораминифер показал, что в раннем сармате он представлен четырьмя биоценотическими группировками.

Первая "миллиолидовая" (А.К.Богданович, 1947, 1965) состоит из многочисленных представителей *Quinqueloculina reussi reussi* (Bogd.), сравнительно часто встречающихся *Q. collaris* (G. et Iss.), *Q. consobrina* (d'Orb.), *Q. guriana* O. Djan., *Q. sarmatica* Karrer, *Articulina problema* Bogd., *Entosolenia ex gr. marginata* (Walk. et Boys) и единичных особей *Spiroloculina okrajantzi* Bogd., *Nonion bogdanowiczi* Vol. и *Protelphidium martkobi* (Bogd.). Эльфидииды встречаются крайне редко или отсутствуют вовсе. Этот комплекс фораминифер хорошо представлен в глинисто-песчаных отложениях с богатым раковинным детритом, развитых преимущественно в Западной Грузии (ср. Симонети, Квалити и Бахиоти и др.). Согласно Богдановичу, он характерен для раннесарматских отложений, образовавшихся в нижней части сублиторали, или, возможно, даже верхов псевдоабиссали. Примечательно, однако, что на той же территории в аналогичных фациях в верхней части раннего сармата встречается также миллиолидовый биоценоз, но несколько иного состава. В нем наряду с многочисленными квинквелокулинами господствующими становятся и артикулины. Часто встречаются также *Elphidium aculeatum* (d'Orb.), *Protelphidium martkobi* Bogd., *Paramysis* sp. и др.

Вторая биоценотическая группировка, названная Богдановичем (1965) "смешанной" или "нонионидово-миллиолидовой", состоит глав -

ным образом из: *Quinqueloculina reussi reussi* (Bogd.), *Q. consobrina consobrina* (d'Orb.), *Q. guriana* O.Djan., *Articulina prob-
lema* Bogd., *Nonion bogdanowiczi* Vol., *Protelphidium martkobi*
(Bogd.), *P. subgranosum subgranosum* (Egger), *Elphidium macellum ma-
cellum* (F.et M.), *E. aculeatum* (d'Orb.), *E. reginum* (d'Orb.), *E. crispum* (L.), *Paramysis* sp. и хорошо представлена в глинисто-песча-
нистых фациях, распространенных на территории как Восточной (сс. Тинисхиди, Сацхениси, Марткоби), так и Западной Грузии (сс. Ор-
бели, Джгади, Пахуляни, Зуми).

К низам нижнего сармата приурочена также биоценотическая груп-
пировка, названная нами "аммониевой". Она состоит из многочислен-
ных *Ammonia baccarii* (Linné), единичных протэльфидиумов и
эльфидиумов и имеет несколько ограниченный ареал. Эта группировка
характерна для песчанистых глин и тонкозернистых песчаников с
включениями галек, отлагавшихся в прибрежных, сравнительно опрес-
ненных участках бассейна. Она встречается в некоторых разрезах
Западной (сс. Наспери, Зуми) и Восточной Грузии (сс. Каспи, Мете-
хи).

Четвертая биоценотическая группировка, состоящая главным обра-
зом из представителей *Protelphidium subgranosum subgranosum*
(Egger), *P. martkobi* (Bogd.) и редких эльфидиид, характеризует
песчанистые отложения нижнего сармата, образованные в прибрежно -
мелководной полосе бассейна. Она пользуется широким распростране-
нием на территории Восточной Грузии (разрез по р.Проне, окрестно-
сти г.Гори). Следует обратить внимание на одну весьма важную осо-
бенность: особи *Protelphidium subgranosum subgranosum* (Egger),
P. martkobi (Bogd.), *Nonion bogdanowiczi* Vol., *Elphidium macel-
lum macellum* (F.et M.) и др. здесь сравнительно мельче, чем в

аналогичных фациях верхней части нижнего сармата (этой же территории), где они имеют достаточно крупные и массивные раковинки. Численность же индивидуумов значительно увеличивается.

Примечательно, что биоценотические группировки, выделенные в среднем сармате по батиметрическому положению весьма сходны с раннесарматскими, однако от предшествующих они отличаются более богатым и своеобразным составом фауны, в котором преобладают собственно среднесарматские формы (представители родов *Quinqueloculina*, *Articulina*, *Dogielina*, *Meandroloculina*, *Sarmatiella* и др.).

Сравнительно "глубоководное" миллиолидовое сообщество состоит главным образом из квинквелокулин, артикулин, нонионов и этносоленей. Протэльфидиумы и эльфидиумы в нем редки или отсутствуют полностью. Раковинки фораминифер тонкостенные, прозрачные и очень мелкие. Этот комплекс приурочен к отложениям, так называемым "криптомактровым" слоям, образованным в условиях наибольших глубин сублиторали, где экологические условия были не особенно благоприятными для существования фораминифер. Описанный биоценоз распространен в основном на территории Гурии (Западная Грузия).

"Нонионидово-миллиолидовый" или "смешанный" комплекс среднесарматских фораминифер характеризуется развитием всех встречающихся в среднем сармате групп фораминифер, необычайно богат особями и разнообразием по составу видов. Он отвечает стратиграфическому уровню, известному в литературе как "слой с типичной среднесарматской фауной". Особенно примечательно развитие шиповатых и ребристых форм, появление новых, собственно среднесарматских родов, видов и подвидов, достигших максимального расцвета. В этом биоценозе встречаются: *Quinqueloculina angustioris* (Bogd.), *Q. florifor-*

mis Bogd., *Q.voloshinovae* Bogd., *Q.aff. voloshinovae* Bogd., *Q.karrieri* Reuss, *Q.aff. sartaqanica* Krash., *Q.delicatulla* Kolesnicova, *Q.aff.guriana* O.Djan., *Spiroloculina aff. okrajantzi* Bogd., *Articulina bidentata costata* Didk., *A.kalickii* Bogd., *Articulina* sp., *Flintina tutkowskii* Bogd., *Dogielina sarmatica* Bogd. et Vol., *Sarmatiella costata* Bogd., *S. prima* Bogd., *Meandroloculina litoralis* Bogd., *M. minor* Bogd., *Meandroloculina* sp., *Nonion bogdanowiczii* Vol., *Protelphidium subgranosum* (Egger) и др. Они приурочены к песчано-глинистым породам, сформировавшимся, согласно В.Б. Колесникову (1940), "в промежуточной зоне между мелководной и более глубоководной".

Эта биоценотическая группировка наиболее богато представлена в разрезах по р.Очхамури, в окрестностях сс. Джгали, Зуми, Пахулани, Джикашкари и Марткоби.

Следующая биоценотическая группировка или протельфидиидово-остракодовый комплекс состоит в основном из многочисленных *Protelphidium subgranosum subgranosum* (Egger) и крупных толстостенных остракод. Он приурочен к отложениям нижней части среднего сармата, отлагавшимся в наиболее мелководных и опресненных участках бассейна. Этот биоценоз распространен в Куринской депрессии, в Лечхуми и Имерети, где на основании наличия большого количества среднесарматского *Trachyleberis hungarica* (Mehes) - (определения М.Л.Векуа) и *Protelphidium subgranosum subgranosum* (Egger), характеризующегося интенсивной грануляцией в пупочной области раковины, увеличением размеров и числа камер в последнем обороте, нами (Майсурадзе, 1970) было установлено присутствие среднесарматских отложений.

Одним из наиболее распространенных на территории Грузии биоце-

нозов был, по-видимому, протельфидиидово-эльфидиидовый комплекс, относящийся к верхней части среднего сармата. Примечательно, что он состоит в основном из протельфидиумов и эльфидиумов очень крупных размеров. Для особей *Protelphidium* характерно интенсивное развитие дополнительных скелетных образований либо на всей поверхности раковины, либо в области пупка в виде стекловидного колпачка, что в одном случае привело к возникновению нового среднесарматского вида *Protelphidium aragviensis* (O.Djan.), а в другом - нового подвида *Protelphidium subgranosum hyalinum* (Bogd.) (Л.Майсурадзе, 1968). Несколько в ином составе распространён этот биоценоз на территории Западной Грузии, где помимо вышеупомянутых видов более или менее часто встречаются *Quinqueloculina* aff. *guriana* O.Djan., *Q.voloshinovae voloshinovae* Bogd., *Meandroloculina* sp. и некоторые другие фораминиферы, представленные крупными, толстостенными раковинками. Это сообщество обычно сопровождается остракодами, мшанками, моллюсками, статолитами мизид, отолитами рыб и приурочено к прибрежно-мелководным осадкам, образовавшимся в сильно опресненных участках среднесарматского бассейна, где условия существования для других фораминифер были не благоприятными. Резкое понижение солёности и обмеление бассейна в позднем сармате вызвали уже почти полное вымирание фауны фораминифер, так как в отложениях, соответствующих этому периоду, они не обнаружены.

Таким образом, специфический характер биоценологических группировок, так же как и процесс формирования основных комплексов сарматских фораминифер, сменяющих друг друга во времени, были обусловлены определенными изменениями условий среды: постепенным опреснением и обмелением бассейна. Эти процессы, как известно,

имели направленный характер, действовали на протяжении всего сарматского века и во многом определили характер эволюционных преобразований различных групп фораминифер.

THE HISTORY OF DEVELOPMENT AND THE BIOGENOTIC GROUPS
OF THE SARMATIAN FORAMINIFERA OF GEORGIA

L.S. MAISURADZE

S u m m a r y

The history of development of the Sarmatian Foraminifera of Georgia submitted to definite conformity with a law closely associated with processes of the progressive decrease of the salinity and the shallowing of the Sarmatian basin. The specific composition and the quantitative correlation of the biocenotic groups may be explained to different ecological conditions in the definite parts of this basin.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Б о г д а н о в и ч А.К. 1947. О результатах изучения фораминифер Крымско-Кавказской области. Микрофауна нефтяных местонахождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии. Ленгостопиздат.
- Б о г д а н о в и ч А.К. 1965. Стратиграфическое и фацциальное распределение фораминифер в миоцене Западного Предкавказья и вопросы их генезиса. Тр. КФ ВНИИ, вып. 16.
- Д и д к о в с к и й В.Я. 1964. Биостратиграфия неогеновых отложений юга Русской платформы по фауне фораминифер. Автореф. докт. дисс.
- Д и д к о в с к и й В.Я. 1966. Этапы развития фораминифер в Понто-Каспийской области и Галицийско-Подольском заливе с миоцена по настоящее время. В сб.: Палеонтол. критерии объема и ранга стратиграф. подразделений. Изд-во "Недра". Москва.
- К о л о с н и к о в В.П. 1940. Верхний миоцен. Стратиграфия СССР. Неоген. Изд-во АН СССР, т. XII.
- К р а ш е н и н н и к о в В.А. 1960. Эльфидиды миоценовых отложений Подолии. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 21.
- М а й с у р а д з е Л.С. 1968. Некоторые данные по изменчивости сарматских миллиолитов и нонионидов Западной Грузии. В сб.: Общ. вопр. эвол. палеобиол., вып. IV. Тбилиси.
- М а й с у р а д з е Л.С. 1971. Фораминиферы сармата Западной Грузии. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- М а й с у р а д з е Л.С. 1980. К палеобиологической истории фораминифер позднего миоцена Черноморско-Каспийского бассейна. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.

ЗНАЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ МОЛЛЮСКОВ ДЛЯ ГЕОХРОНОЛОГИИ
СРЕДНЕМИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ
ПАРАТЕТИСА

Е.М. Жгенти

Одной из главных теоретических предпосылок для составления геохронологической шкалы, а также для сопоставления отложений различных полузамкнутых и замкнутых бассейнов между собой и с осадками открытых морей и океанов, является выяснение эволюционных процессов, испытываемых как различными фаунами, так и отдельными группами организмов.

Выяснение эволюционных процессов среди отдельных групп моллюсков имеет особое значение при изучении миоценовых бассейнов Паратетиса. В его огромных водоемах, расположенных в зоне тектонической активности, часто и резко менялись условия существования, вследствие чего в них возникали и вымирали разнообразные комплексы донных организмов. В некоторых случаях после вымирания основных моллюсковых ценозов в бассейнах размножались уцелевшие по каким-либо причинам единичные виды, которые чрезвычайно быстро приспособлялись к новым условиям, испытывали значительные изменения, обуславливавшие возникновение таксонов, приобретающих затем господство на огромных пространствах морского дна. Бедность видового и родового состава ни в коей мере не умаляет стратиграфического значения таких фаун. Более того, в подобных случаях история развития фауны, состоящей из представителей одного или нескольких родов, безусловно, равноценна эволюционному развитию фаун, состоящих из многочисленных родов и семейств. Сле-

довательно, в пределах Паратетиса с помощью таких фаун можно осуществлять выделение не только мелких, но и относительно крупных стратиграфических единиц.

Для восточной части Паратетиса наиболее интересным с этой точки зрения являются лютециды, фолადиды, мезодесматиды, мактриды, риссоиды, спирателлиды, различные представители которых играли исключительно важную роль в формировании моллюсковых фаун миоценовых морей этого огромного региона.

Изучение эволюции рода *Spaniodontella* *Andrussov* позволило исследователям установить филогенетические связи между различными родами моллюсков: лютециями, спаниодонтеллами, саванеллами, альвейнусами, характерными для различных, иногда весьма отдаленных друг от друга районов, объединить их в одно семейство *Luteidae* *Davidaschwili* (Л.Ш. Давиташвили, 1970). Анализ онтогенетического развития замочного аппарата представителей семейства *Veneridae* (Л.А. Невеская, 1965) и эволюционного развития лютециид позволяет нам включить последнее в надсемейство *Veneracea*. Выяснение процессов экогенеза, филогенеза, вымирания (Л.Ш. Давиташвили, 1934; Р.Л. Мерклин, 1950; Е.М. Жгенти, 1961; 1967; 1976; Г. Гаррис, 1920; *Reuss*, 1967) выявило этапность эволюционного развития лютециид и повысило их ценность с точки зрения геохронологии.

В восточную часть Паратетиса лютециды проникли в начале тархана и были представлены одним видом *Lutetia* (*Davidaschwilia*) *intermedia praecedens* *Merklin*. Этот вид, крайне редкий в тархане, в чокракском веке испытал широкую экогенетическую экспансию и стал одним из наиболее распространенных в моллюсковых ценозах чокракского бассейна, который, вероятно, сохранял более или ме-

нее затруднительную связь с полносолеными морями (Крашенинников, 1959; Богданович, 1950; Страшимиров, 1953, 1960; О.Джанелидзе, 1970). Лишь к позднему чокраку в бассейне начинают господство - вать процессы вымирания - исчезают основные группы моллюсков, резко сокращается численность сохранившихся форм, прекращаются процессы видообразования. Все это указывает на то, что в гидрологическом режиме бассейна произошли изменения, обусловленные значительным сокращением или полным прекращением связи чокракского моря с открытыми полносолеными водоемами. В течение позднего чокрака восточная часть Паратетиса оказалась почти полностью изолированной от остальных бассейнов западного средиземноморья.

Так как в позднем чокраке замедлены процессы эволюции, моллюсковые сообщества этого периода отличаются лишь обеднением видового состава донных организмов, прежде всего моллюсков. Это затрудняет определение моллюсковых комплексов, характерных только для верхов чокрака, поэтому граница между отложениями среднего и верхнего чокрака определяется по уровню вымирания основных чокракских комплексов. Но, так как вымирание - критерий весьма ненадежный (процессы вымирания не происходят везде с одинаковой скоростью) и уровень исчезновения тех или иных форм различный, геохронологические границы между отдельными частями чокракских отложений условны.

В моллюсковых сообществах позднего чокрака наиболее важную роль играют спаниодонтеллы (один вид - *Lutetia intermedia* (Andrussov) и спирателлы (педагогические, свободноплавающие формы), преобладающие численностью над всеми остальными формами. Донную моллюсковую фауну этого времени можно назвать "интермедиальной", не-

смотря на то, что единичные экземпляры или целые скопления некоторых типично чокракских видов (эрвильий, донаксов и т.д.) могут попадаться до самого конца этого века.

К концу позднего чокрака устанавливается весьма специфический гидрологический режим, вымирают все чокракские виды. Среди спаниодонтелл и моренштерний, у которых в позднем чокраке зародилась внутривидовая изменчивость, в процессе интенсивного эволюционного процесса возникают новые, не известные ранее виды (*Spaniodontella pulchella* (Baily), *Sp. tapesoides* Andrus., *Mohrensternia barbati* Andrus.) полностью вытеснившие своих менее приспособленных предков. Эволюционной экспансией новых видов ознаменовалось наступление нового века, названного караганским.

В караганском веке развитие спаниодонтелл и моренштерний происходило в два этапа, чем и обусловлено различие между раннекараганскими и позднекараганскими фаунами.

В раннем карагане происходит эволюционная экспансия различных спаниодонтелл, главным образом вида *Spaniodontella pulchella* (Baily). Этот вид резко преобладает над всеми остальными группами моллюсков (другими видами спаниодонтелл, моренштерниями, чрезвычайно редкими барнеями) и создает своеобразное население морского дна. Во всей обширной Черноморско-Каспийской области того времени пульхеллы создавали огромные скопления бесчисленных раковин, которые в геологических разрезах залегают мощными ракушечными пластами. Раннекараганскую донную фауну моллюсков можно назвать "пульхелловой".

Для раннекараганского времени и соответствующих ему отложений, охарактеризованных фауной пульхелл, нами (1976) было предложено название "урупский горизонт", оказавшееся преокупированным, по-

этому взамен предлагаем новое — "архашенский", по названию реки Архашенисцкали в Восточной Грузии. Здесь, при идеальной обнаженности пород, прослеживаются отложения архашенского горизонта, залегающие над чокракскими и перекрывающиеся варненскими.

Таким образом, моллюсковую фауну архашенского горизонта составляют:

Spaniodontella pulchella (Baily)

Spaniodontella tapesoides Andrussov

Spaniodontella umbonata Anrussov

Spaniodontella ersakonensis Zhgenti

Barnea (*Anchomasa*) *ujratamica* Andrussov

Mohrensternia barboti Andrussov

Mohrensternia grandis Andrussov

Sandbergeria socolovi Andrussov

Sandbergeria acicularis Andrussov

В некоторых разрезах, по-видимому, в местах устьев больших рек попадаются значительные скопления пресноводных форм: *Unio*, *Melanopsis* и наземные моллюски.

Примерно в середине караганского века среди популяций *Spaniodontella pulchella* (Baily) возникает внутривидовая изменчивость, направленная в сторону упрощения замка, удлинения раковины и появления концентрической ребристости (П. Гочев, 1935; Е. М. Жгенти, 1961; Е. Коимджиева, 1965). Вскоре среди лютециид вновь возникает и испытывает широкую экогенетическую экспансию несколько новых видов, составивших обособленную группу моллюсков, известных под родовым названием *Savanella* Zhgenti (Е. М. Жгенти, 1961, 1976). Спаниодонтеллы не вымирают, численность их несколько сокращается, а саванеллы, становясь их непосредственными конкурентами, за-

нимают почти все доступные спаниодонтеллам экологические ниши и очень часто полностью вытесняют их. Таким образом, подавляющую массу моллюсковой фауны позднекараганского времени составляют саванелловые и спаниодонтелловые комплексы и донную фауну позднего карагана варненского времени можно назвать "саванелловой".

В отличие от раннекараганской, спаниодонтелловой, саванелловой фауны обогащена средиземноморскими элементами: фораминиферами и моллюсками. Наличие иммигрантов среди массы эндемичной караганской фауны указывает, что в варненское время изоляция восточной части Паратетиса была нарушена.

С возобновлением связи с полносоленным водоемом в варненском море изменился гидрологический режим, вероятно, в сторону некоторого повышения солености вод. Незначительность количества иммигрировавших родов и, в основном, ничтожность их массы заставляет думать, что связь эта была непродолжительной и весьма затруднительной.

Таким образом, моллюсковую фауну варненского горизонта составили эндемичные:

- Savanella andrussovi* (Toula)
- Savanella elongata* Zhgenti
- Savanella andrussovi laevis* Zhgenti
- Spaniodontella pulchella* (Baily)
- Spaniodontella tapesoides* Andrussov
- Spaniodontella umbonata* Andrussov
- Spaniodontella ersakonensis* Zhgenti
- Barnea* (*Anchomasa*) *ujratamica* Andrussov
- Barnea* (*Anchomasa*) *minima* Zhgenti
- Barnea* (*Anchomasa*) *cilindrica* Zhgenti

Barnea (Anchomasa) pseudoujraticum Zhgenti

Mohrensternia barboti Andrussov

Mohrensternia grandis Andrussov

Archaschenia merklini Zhgenti

Archaschenia ilinse T Zhgenti

Mohrensternia juzmacensis Zhgenti

Melanopsis

Стеногаалинные средиземноморские иммигранты: *Ervilia pusilla* Phillip., *Nassa dujardini* Desh., *Natica millepunctata* Imck., *Murex*, *Cardium* sp., *Garrus* sp., *Musculus* sp., *Meretrix*, *Paphia* sp., *Arca* sp., Наибольшим распространением среди пришельцев пользовались относительно эвригалинные эрвиллии, которые создавали более или менее значительные скопления на различных геохронологических уровнях варненского времени.

Особенно часто встречаются маломощные эрвильевые ракушники в верхах варненских отложений, чаще на контакте с отложениями картвельского яруса. Эти ракушники, "мелитопольские слои" (Молявко, 1962), мы считаем фациальными аналогами варненских отложений, так как на данном уровне изучения среднемиоценовых представителей рода *Ervilia* нет никаких сведений о том, чтобы *Ervilia pusilla* Phillip. из мелитопольских слоев чем-нибудь отличалась от эрвильий, живших в течение всего позднего карагана. Граница между архашенскими и варненскими отложениями определяется по уровню появления ребристых спаниодонтелл: *Spaniodontella opisthodon* Andrus., *Span. opisthodon squamigera* Andrus.

К концу варненского времени связь восточной части Паратетиса с океаном вновь оборвалась. Последовавшие за этим изменения гидрологического режима в бассейне вызвали обострение борьбы за

существование между соперничавшими группами моллюсков. Вследствие нарушения привычных биотических и абиотических условий к концу карагана вымирает вся моллюсковая фауна, за исключением фоладид, оказавшихся тогда наименее специализированными организмами.

В пределах Восточной части Паратетиса представители семейства *Lutetiidae* Dav. вновь появляются, спустя картвельский век — в конкском веке. В биоценозах конкского моря, особенно в веселянское время, широко был распространен вид *Spaniodontella sokolovici* Sin. (= *Spaniodon nitidus* Reuss). Исследования последних (Жегинти, 1976) показали, что этот средиземноморский вид, оказавшийся вместе со стеногалинной морской фауной в водах восточной части объединившегося в начале сартагана (верхнего бадения) Паратетиса, принадлежит роду *Alveinus* Conrad, известного ранее лишь из кайнозойских отложений Северной Америки. Наличие альвейнусов в морях восточной части Паратетиса в сартаганское время указывает на то, что они обитали и в западных его областях. Следовательно, Гаррикс (F. Harris, 1920) справедливо относил к альвейнусам широко распространенные в эоцене и миоцене Парижского бассейна виды *Lutetia girondica* Desh., *Lutetia burdigalensis* Desh.

Каковы взаимоотношения между американскими и европейскими альвейнусами, это пока не установлено, но изучение этой филогенетической линии, безусловно, интересно и с точки зрения широкой геохронологической корреляции.

Представители семейства *Pholadidae* L. так же, как и лютецииды, проникли в восточную часть Паратетиса в начале тарханского века. В течение тарханского, чокракского, караганского веков эти чрезвычайно специализированные и редкие моллюски, занимавшие по своим экологическим особенностям узкую полосу литорали, в

процессе экогенеза в специфических условиях караганского и картвельского морей претерпели столь значительные эволюционные изменения, что в начале картвелья возникла новая группа моллюсков, выделенная в отдельный род *Euxinibarnea Zhgenti* (Жгенти, 1966, 1973). Вновь приобретенные морфологические и экологические особенности позволили эвксинибарнеям выйти за пределы характерного для семейства биотопа и расселиться по всему дну сублиторали. Экогенетическая экспансия эвксинибарней произошла после вымирания варненской саванелловой фауны. В замкнутом картвельском бассейне, простиравшемся от Болгарии до восточных берегов Аральского моря, господствовала донная моллюсковая фауна, известная под названием "фоладовой". Фоладовая фауна состоит из нескольких видов (практически двух — *Euxinibarnea ustjurtensis* (Andrus.) и *Eux. kubanica* Zhizh., относящихся к одному эндемичному роду *Euxinibarnea*.

Основываясь на своеобразности эволюционного развития среднемиоценовых бассейнов и фаун Паратетиса и на том обстоятельстве, что гидрологический режим и палеогеографическая обстановка Черноморско-Каспийской области в картвельское время отличались как от предыдущих, так и от последующих веков, и что границы осадков, соответствующих этому времени, со смежными отложениями в основном отчетливы и мощности внушительны, мы считаем целесообразным время господствования фоладовой (эвксинибарнеевой) фауны считать самостоятельной геохронологической единицей — веком, сохранив ему имя, данное Л.Ш. Давиташвили, — картвельский. Картвельский бассейн, в отличие от караганского и коньского, был изолирован от морей Западного Паратетиса, а фоладовая фауна картвельского века является одним из оригинальнейших и обособленных звеньев в

эволюционном развитии донной фауны Паратетиса. Объединение фолладовых (эвксинибарнеевых) слоев с конкскими (сартган-веселянскими) или с караганскими отложениями мы считаем ошибочным. Подробное решение вопроса приводит к упрощению истории эволюционного развития среднемиоценовых фаун и игнорированию теоретических основ геохронологии.

В картвельском веке развитие фолладид происходит в два этапа. Это позволяет различать в нем ранний и поздний периоды (Жгенти, 1973, 1966).

В раннем картвелии завершается формирование рода *Euxinibarnea*, происходит широкая экспансия вида *Euxinibarnea ustjurtensis* (Eichw.). Отложения, соответствующие этому периоду, мы предлагаем выделить в отдельную геохронологическую единицу под названием хобских слоев или хобского горизонта. Стратотип - река Хоби, у сел. Мухури в Западной Грузии (Жгенти, 1976).

Поздний картвелий, началом которого надо считать уровень появления вида *Euxinibarnea kubanica* (Zhizh.), соответствует экогенетической экспансии этого вида, который объединяет несколько разновидностей, характеризующихся, в отличие от всех представителей семейства, расширенными сифональными концами раковин. Моллюсковые комплексы позднего картвелия состоят из различных представителей семейства Pholadidae: *Euxinibarnea kubanica* (Zhizh.), *Euxinibarnea ustjurtensis* (Eichw.) и очень редких, сохранившихся в обычных для семейства биотопах, *Barnea* (*Anchomasa*) *ujratamica* Andrus.

Необходимо подчеркнуть, что в отложениях картвельского региона, в отличие от всех среднемиоценовых осадков, отсутствуют брехногие моллюски морского происхождения. В некоторых разре-

Регионы	Горизонты, слои	Состав моллюсковой фауны	Режим	
Среднемиоцены	Конкский	Веселянский гориз.	Обедненный средиземноморский комплекс	Полузамкнутый
		Сартаганский гориз.	Средиземноморский комплекс	Открытый
	Картский	Мухурские слои	Эндемичная фауна моллюсков: <i>Euxinobornia kubanica</i> (Zhizh.), <i>Euxinobornia ustjurtensis</i> (Eichw.)	Замкнутый
		Хобские слои	Эндемичная фауна моллюсков: <i>Euxinobornia ustjurtensis</i> (Eichw.), <i>Ervillea pusilla</i> Phillip.	Замкнутый
	Караганский	Варненский гориз.	Эндемичная фауна моллюсков: <i>Savanelia andrassovi</i> (Toula), <i>Sp.pulchella</i> (Baily), <i>Bornia ujraticum</i> Andrus., моренитерии, средиземноморские иммигранты: фораминиферы и моллюски с преобладанием <i>Ervillea pusilla</i> Phillip.	Затрудненная кратковременная связь с открытым бассейном
		Архашенский гориз.	Эндемичная фауна моллюсков: <i>Spaniodontella pulchella</i> (Baily), <i>Mohrensternia barbati</i> Andrus., <i>M. grandis</i>	Замкнутый (?)
	Чокракский	Верхний	Обедненная фауна	Замкнутый (?)
		Нижний	Эндемичная фауна, сильно обогащенная средиземноморскими элементами	Полузамкнутый
	Тарханский		Средиземноморский комплекс	Открытый

Рис. I. Схема расчленения среднемиоценовых отложений восточной части Паратетиса

зах (например, на речке Архашенисциали в Восточной Грузии) об-
наружены лишь меланописсы и неритины.

Отложения, соответствующие позднекартвельскому времени, ши-
роко распространенные в восточной части Паратетиса и чрезвычай-
но ясно выраженные в пределах Грузии, мы предлагаем называть
мухурскими слоями или мухурским горизонтом. Стратотип - по реке
Хоби у сел. Мухури в Западной Грузии (Жгенти, 1976).

Таким образом, выяснение особенностей эволюционных процессов
среди отдельных, но широко распространенных групп моллюсков по-
зволило осуществить более дробное подразделение среднемиоцено-
вых отложений (рис. I). Подобное чередование фаун прослежено на
ми во многих геологических разрезах Грузии, Северного Кавказа,
Крыма. Оно должно быть справедливо для среднемиоценовых отложе-
ний в полосе распространения различных лютеций, спаниодонтелл,
саванелл, эвксинибарней, следовательно, для восточной части Па-
ратетиса.

THE SIGNIFICANCE OF THE EVOLUTIONARY DEVELOPMENT OF
SOME REPRESENTATIVES OF THE MOLLUSCS FOR THE GEOCHRO-
NOLOGY OF THE MIDDLE MIOCENE DEPOSITS OF THE EASTERN
PART OF PARATETHYS

E. ZHENTI

S u m m a r y

The elucidation of the features of the evolutionary processes
among the separate widely-distributed groups of molluscs allowed
to give a more precise definition to the stages of the development
of the Middle Miocene faunas and basis of the Eastern part of Para-
tethys. These data allowed to: 1) Substantiate the Karaganian regio-
stage on the lower Arkhashenian horizon (with the fauna of Spanio-
dontella) and the upper Varnian horizon (with the fauna of Savanel-
la).

1a), 2) carrying in some corrects in the chronological scheme, that are: The deposits named "Kartvelian beds" are separated from Konkian, raising as a kartvelian regiostage (with the fauna of Euxinibarnea) and subdivided on two partts - the lower Khobian horizon [with the fauna of Euxinibarnea ustjurtensis (Eichw.)] and the upper Mukhurian horizon [with the fauna of Euxinibarnea kubanica (Zhizh.)].

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Б о г д а н о в и ч А.К. 1950. Чокракские фораминиферы Западного Предкавказья. Микрофауна СССР. Кавказ и Украина. Сб. 4. Гостоптехиздат.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1934. О происхождении рода *Spaniodontella* Andrussow. Тр.Зак.геол.-гидрол.треста.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1970. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Д ж а н е л и д з е О.И. 1970. Фораминиферы нижнего и среднего миоцена Грузии. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Ж г е н т и Е.М. 1959. Средиземноморские элементы в караганских отложениях Грузии. Сообщ. АН ГССР, т. XXIII, № 3.
- Ж г е н т и Е.М. 1961. Новый род *Savanella* Zhg. и его стратиграфическое значение. Сообщ. АН ГССР, т. XXIII, № 1.
- Ж г е н т и Е.М. 1973. О роли естественного отбора в развитии миоценовых фоладид. Сб.: Общ.вопр.эвол.палеобиол. Тр.Ин-та палеобиол. АН ГССР, т. VI.

- Д г е н т и Е.М. 1976. Лютетиды среднего миоцена, их эволюция и стратиграфическое значение. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- К р а ш е н и н и к о в В.А. 1959. Фораминиферы. Атлас среднемиоценовой фауны Северного Кавказа и Крыма. Тр.ВНИИГАЗ. Изд-во "Гостоптехиздат". Москва.
- М е р к л и н Р.Л. 1950. Пластиночатожаберные спириалисовых глин, их среда и жизнь. Тр.Палеонт.ин-та, т.28. Изд-во АН СССР. Москва-Ленинград.
- Н е в е с с к а я Л.А. 1965. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. Изд-во "Наука". Москва.
- М о л я в к о Г.И. 1960. Неоген п в д н я У к р а н . Изд-во АН УССР. Киев.
- Н а г г л и в Н.Д. 1920. Paleontographica Americana I, N 2.
- D A L L W. 1900. Tertiary fauna of Florida. Philadelphia.
- К о ю м д ж и е в а Е. 1965. Върху няком особености на стра - тиграфията на карагана във Варненско. Изв.на научно-изслед. Геол.ин-та, т.2.
- С т р а ш и м и р о в Б. 1953. Терциерна фауна от Черноморско - то крайбрежие между р.Камчия и нос Эмино. Изв.Геол.ин-та Болг.АН, кн.2.

О ТЕРАТОЛОГИЧЕСКОМ СЛУЧАЕ В РАЗВИТИИ РАКОВИНЫ
ПОЗДНЕМЕЛОВОГО РУДИСТА *Raeradio -*
lites pensilvanicus d'Archias

Н.П. Гамкрелидзе

Основным фактором эволюции рудистов является переход к прикрепленному образу жизни, вследствие чего у рудистов выработался ряд приспособительных признаков. "Раковина как периферическое образование, — писал В.П. Ренгартен (1950, стр.13), — является особенно пластичной при перемене образа жизни и характера внешней среды, особенно быстро изменяет свою форму".

Прикрепление одной из створок ко дну вызывает необходимость быстрого роста и возвышения краев створки. Будучи почти неподвижной, прикрепляясь либо к скалистому дну, либо к придонному предмету путем непосредственной цементации, раковина рудистов возвышалась над дном для защиты от осадков мелкой фракции. Увеличение роста раковины до приобретения конусовидной, цилиндрической или даже трубчатой формы нижних прикрепленных створок влекли за собой уплощение верхней свободной створки (*Hippuritidae*, *Radiolitidae*).

Адаптация рудистов сопровождалась развитием способности выделения пористых стенок для уменьшения веса неподвижного моллюска, а также экономии раковинного вещества.

Приспособительные изменения рудистов, помимо сильного нарушения симметрии и формы раковины, вызывали значительные изменения в строении и расположении внутренних органов моллюска.

Благоприятные для рудистов экологические условия возникали и существовали лишь в определенных местах морей, где эти организмы необычайно быстро эволюционировали, совершенно утрачивая некоторые

основные черты двустворчатых моллюсков, приобретая свойства, чуждые их предкам.

Детальное изучение морфологии этих крайне необычных организмов и их сравнение с другими представителями двустворчатых моллюсков выявило наличие у них специфических, т.н. дополнительных органов, таких как столбики и "оскулы" у гиппуритид, складки и псевдоскладки - внутрيراковинные сифональные образования - у радиолитид, латеральные каналы и дополнительные камеры у капринид. Функциональное значение некоторых из них по сей день неясно и является предметом изучения исследователей.

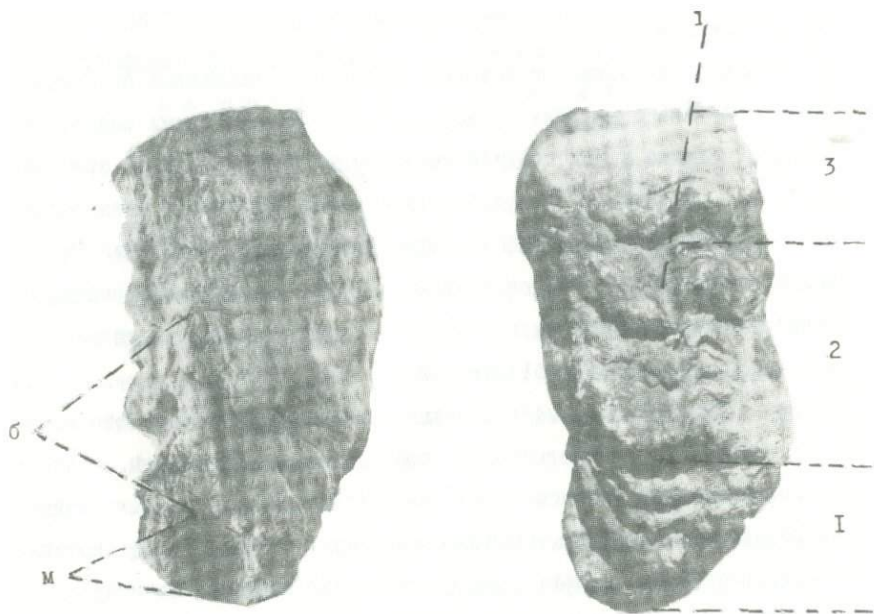
При изучении поздне меловых рудистов Закавказья нами были собраны почти все морфологические типы организаций раковины.

Изучение филогенеза и систематики рудистов осложнено не только наличием у них необычных морфологических элементов, но и частыми случаями уродства (тератологии) и аномалий. Однако эти вопросы довольно редко рассматриваются в литературе.

В нашей коллекции много образцов, заслуживающих внимания именно с этой точки зрения. Рассмотрим один из наиболее интересных случаев.

Radiolites robianus d'Archiac - из коньякских отложений Армении (уц. р.Веди). Образец с высокоцилиндрической нижней створкой (высота 12 мм), спинная сторона которой более или менее вертикальна, а брюшная - дугообразно изогнута. Место прикрепления в виде широкого отверстия.

Представители данного вида обычно прикреплялись основанием нижней створки, тогда как на нашем экземпляре место прикрепления смещено и расположено на нижней спинобоковой стороне (рис. I, фиг. А, Б).



Фиг. А

Фиг. Б

Рис. I

Нижняя створка *Praeradiolites ronsialus*
d'Archiac

Фиг. А. Вид со спинной стороны.

Фиг. Б. Вид с брюшной стороны.

м - место прикрепления; б - бороздка; I, 2, 3 - стадии роста; 1 - связочная бороздка.

Выше отверстия спинная сторона почти плоская и на ней наблюдается бороздка, длиной в 5 см. Брюшная сторона сильно орнаментирована.

вана мощными складками нарастания и связочной бороздой по всей длине. Здесь можно выделить три последовательные стадии роста раковины: нижняя часть (высота 4 см) с четырьмя складками, ширина которых снизу вверх постепенно уменьшается, тогда как степень извилистости возрастает. На двух нижних складках четко выделяется киль, который выше сглаживается; средняя часть створки (5 см) отделена от нижней резким углублением; на третьей, верхней части створки (4 см), соответствующей последней возрастной стадии, выделяется одна широкая, но слегка изогнутая складка, переходящая выше в совершенно нескulptированную приустьевую часть раковины.

Подобные три стадии роста с различием в характере скульптуры на каждой описаны французским палеонтологом Г.Астром (1957, стр. 12, фиг. 3) у *P. aristidis Mun.-Chalmas* (из кампана Арбежа, Франция). Автор считает, что отмеченные особенности скульптуры не достаточны для выделения нового вида и их следует рассматривать как мутационные изменения.

Как известно, в рифовых областях современных морей форма раковины и скелет организма варьируют в зависимости от гидродинамизма и субстрата. У рудистов так же, как и у других морских бентонных беспозвоночных, эти вариации не имеют таксономического значения.

Описанный нами случай, будучи аналогичный вариации, отмеченной Г.Астром, склоняет нас к мысли, что подобные явления свойственны представителям рода прерадиолитес.

Следует обратить внимание на то, что спинная сторона образца из Веди, в отличие от таковой других представителей данного рода, в том числе и от формы, описанной Г.Астром, относительно гладкая, вертикальная и обладает бороздкой, проходящей от смещенного отверстия до верхней трети раковины.

Такое строение спинной части указывает на уродливость данного экземпляра.

Для того, чтобы подойти к объяснению причины аномального развития данной особи, необходимо восстановить среду обитания.

В связи с этим следует отметить, что наш образец найден в брекчневидных известняках среди обильного скопления других представителей рудистов (радиолитесов и вакцинитесов) с крупными ширококоническими раковинами, а также кораллов, брахиопод и других, типичных для рифовых областей организмов.

Вся эта ассоциация указывает на плотную заселенность Вединского участка поздне мелового бассейна Веди-Ордубадской геосинклинальной зоны. Сохранность, естественное положение и отсутствие каких-либо следов переноса свидетельствует о прижизненном захоронении организмов.

По нашим предположениям, свободноплавающая личинка данной особи, опустившись на дно, по каким-то причинам была вынуждена прикрепиться не ко дну, а к придонному предмету (скала, глыба).

На ранней стадии развития раковина рудиста приросла спиной боковой стороной к острому и короткому выступу предполагаемого придонного предмета (рис.2).



Рис.2. Реконструкция раковины *Praeradiolites pensianus* d'Arch. в естественном положении на дне поздне мелового морского бассейна.

Этим можно объяснить необычное спиннобоковое расположение места прикрепления, а также наличие отмеченной пятисантиметровой бороздки.

Итак, всю эту спинную часть приходится считать местом прикрепления.

В ходе роста моллюска, плотно соприкасаясь с придонным предметом, мантия, выделяя раковинное вещество, по-видимому, лишена была возможности развиваться нормально. Вследствие этого нижняя створка приняла уродливую форму. Примечательно то, что брюшная сторона развивалась нормально, образуя типичные для прерадиолитов скульптурные элементы.

Следовательно, описанный нами образец из коньякских отложений Веди представляет собой уродливую форму вида *Praeradiolites ponsianus* d'Arcth. Причины же аномалии, по-видимому, были связаны с биомическими особенностями бассейна, вызвавшими патоморфологическое изменение в развитии раковины.

Как известно, рудисты и, в частности, прерадиолиты являлись крайне неподвижными, высокоспециализированными моллюсками. В некоторых случаях обстоятельства, мешающие нормальному развитию отдельной особи, не оказывались губительными — развиваясь аномально, они проявляли адаптивную "эластичность" и, пройдя все стадии, характерные для индивидуального развития организма, все-таки выжили.

ON TERATOLOGICAL CASE IN THE DEVELOPMENT OF THE
VALVE OF RUDISTS *Praeradiolites ponsianus* FROM
THE TRANSCAUCASIAN LATE CRETACEOUS

N.P.GAMKRELIDZE

S u m m a r y

The unusual structure of the shell (comparatively plane surface,

face, 5 centimetres gutter and wide fastened space) of *Præradiolites ponsianus* d'Arch. from the Vedi canyon of Armenia may be caused by the unusual fastening of this individual and is considered as a defect.

ЛИТЕРАТУРА

- Г а м к р е л и д з е Н.П. 1974. О коньякских рудистах вулканогенно-осадочной толщи Сомжито-Карабахской зоны Малого Кавказа. Сообщ. АН СССР, т.76, № 3.
- Р е н г а р т е н В.П. 1950. Рудистовые фации меловых отложений Закавказья. Тр. Ин-та геол.наук АН СССР, вып.130, сер.геол., № 51.

И.Г. Тактакишвили

Явление рекапитуляции, т.е. повторение в индивидуальном развитии организма признаков взрослых предков, весьма широко распространено среди плиоценовых моллюсков, особенно среди кардиид Черноморского бассейна, и немалое количество родов обязано своим происхождением именно ему (Ахвледiani, 1968, 1973; Давиташвили, 1978). Об одном из таких примеров, отмеченном Е.Г. Ахвледiani (1973, стр. 37), и пойдет речь в предлагаемой статье.

Представители рода *Digressodacna Davitashvili et Kitovani*, 1964 являются самыми распространенными и характерными моллюсками в гурийских (верхнеплиоценовых) отложениях Западной Грузии, в частности, Гурии. Встречаются они здесь в огромном количестве и настолько превосходят всех остальных двустворок и гастропод, вместе взятых, что содержащие их верхнегурийские слои часто называют дигрессодакновыми. Неудивительно поэтому, что вопрос о происхождении этих своеобразных кардиид не раз обсуждался в научной литературе.

Исследователи, обычно, полагают, что дигрессодакны берут свое начало от эгрисских (куяльницких) представителей рода *Didacnomya* и в качестве предполагаемого предка называют либо *Didacnomya vulgaris* (Sinz.) и близкие к ней формы, либо *Didacnomya daliae* Tschel. (Эберзин, 1940; Челидзе, 1947; Давиташвили, 1956, 1959; Давиташвили, Китовани, 1964 а, б; Ахвледiani, 1973; Квалиашвили, Китовани, 1976). Впрочем, А.Г. Эберзин, один из первых высказавший эту мысль, впоследствии занял более осторожную позицию, заметив, что эта группа стоит обособленно среди плиоценовых кардиид и

нужны тщательные исследования для решения вопроса об ее происхождении (1962, стр.106). Позднее же автор допустил возможность происхождения тех и других от одного общего предка (Эберзин, 1967, стр.99). Наши наблюдения подтверждают именно последнюю точку зрения.

Иного мнения придерживается Б.П. Жижченко, согласно которому куяльницкие слои, отлагавшиеся в лиманных условиях, содержали настолько опресненный комплекс моллюсков, что он не мог дать начала солоноватоводным кардидам гурия; поэтому предков последних следует искать глубже, в киммерии (Жижченко, 1958, 1962, 1965, 1967, 1969). В одной из своих работ автор указывает на крупных киммерийских дидакн как на возможных предков гурийских форм (Жижченко, 1963, стр.12). Видимо, наличие подобных форм допускается им и в открытых частях куяльницкого бассейна, населенных более богатой фауной, близкой к киммерийской (там же).

Эта мысль о происхождении гурийских дигрессодакн от крупных киммерийских или эгрисских дидакн не подтверждается наблюдениями и поэтому от нее следует отказаться. Что же касается вопроса о взаимоотношении дидакномий с дигрессодакнами, то мы коснемся его ниже.

Верхнегурийские отложения с.Хварбети (Махарадзевский район, Гурия) содержат огромное количество раковин дигрессодакн всех возрастов - от молодых до взрослых. Это редкое по богатству местонахождение ископаемой фауны, известное уже давно, позволяет, таким образом, проследить за возрастными изменениями дигрессодакн: маленькие, тонкостенные, удлинённые и плоские формы совершенно постепенно переходят в крупные, сравнительно толстостенные, уступчатые, выпуклые и далеко не всегда удлинённые *Digressodacna digres-*

sa (Livent.) и близкие к ней формы (см. табл. , рис. 7-14).

Разумеется, обстоятельство это не прошло незамеченным для исследователей и о нем писали многие из них. Авторы обратили внимание и на сходство взрослых особей дигрессодакн со взрослыми дидакномиями и на этом основании заключили о наличии прямой филогенетической связи между ними. Похожи они друг на друга общей конфигурацией створок, строением замочного аппарата, притуплением мантийной линии, но не настолько, чтобы можно было говорить о близком родстве.

Следует заметить, что сходство между взрослыми представителями двух различных родов далеко не всегда является надежной опорой для допущения прямого родства между ними, поскольку в целом ряде случаев может быть вызвано явлением гомеоморфии. Нередко куда более достоверным представляется сходство молодых особей одних форм со взрослыми особями - других. С таким именно случаем и сталкиваемся мы при изучении дигрессодакн.

Раковины молодых особей дигрессодакн обнаруживают замечательное сходство с раковинами взрослых *Monodacna* (*Pseudocatillus*) sp., изредка встречающихся в верхнеэгрисских (дрейссеновых) отложениях Гурии, именуемых нами цихиспердским горизонтом (см. табл.

, рис. I-6). Оно касается общего очертания раковин, характера ребристости, степени развития макушек, строения замочного аппарата, и настолько неоспоримо, что происходящих из дрейссеновых слоев псевдокатиллусов некоторые исследователи принимают даже за молодых дигрессодакн (Китовани, 1967, 1976; Китовани, Имнадзе, 1971, 1974). Однако это неверно, поскольку верхнеэгрисские псевдокатиллусы отличаются от молодых дигрессодакн более значительным развитием синуса мантийной линии, более плоской раковиной, которая да-

же у маленьких дигрессодакн обнаруживает тенденцию к вздутию, и некоторыми другими признаками. Против этого говорит и тот факт, что верхнеэгрисские слои, переполненные дрейссенами, не содержат ни одной взрослой особи дигрессодакн; представить же себе водоем, в данном случае Рионский залив, населенный одной лишь молодью (кстати сказать, переходящей в ископаемое состояние лишь в сравнительно редких случаях) и начисто лишенный взрослого населения — едва ли возможно. На это обстоятельство, между прочим, обратил внимание и Г.А. Квалишвили (1976). Заметим, что все остальные исследователи также относят эту форму к монодакнам.

Итак, молодые особи дигрессодакн из верхнегурийских отложений очень похожи на взрослых псевдокатиллусов из верхнеэгрисских слоев, т.е. отложений, непосредственно подстилающих гурий. Учитывая это обстоятельство, мы полагаем, что дигрессодакны берут свое начало не от дидакномий, как это принято считать, а от псевдокатиллусов, и при этом имеет место явление рекапитуляции.

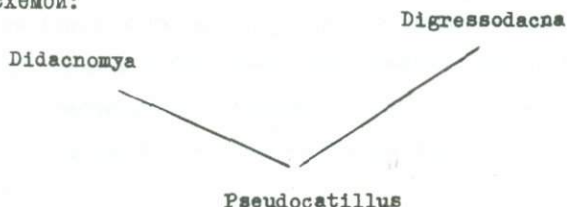
Если это действительно так, то можно думать, что в ходе исторического развития псевдокатиллусов, ведущих зарывающийся в осадок образ жизни, должно было наступить такое время, когда часть этой довольно обширной группы двустворок стала постепенно отходить от прежнего образа жизни и переходить от зарывания к свободному (по крайней мере — частично) лежанию на грунте, т.е. перешла из эндобиоса в эпибиос. На такую именно смену образа жизни и указывают те изменения в строении раковин, которые претерпели предки дигрессодакн: заметное ослабление синуса мантийной линии, резкое вздутие раковины, ее огрубение за счет увеличения толщины стенок и появления суперфетации и т.д.

Исследователи, отстаивающие точку зрения о происхождении диг-

рессодакн от дидакномий, допускают совершенно аналогичную смену образа жизни от зарывающегося - у дидакномий, к лежащему - у дигрессодакн. Однако об образе жизни дидакномий мы придерживаемся иного мнения и думаем, что и они - так же, как и дигрессодакны - вели частично свободный образ жизни на мелководных участках во - доема. Более того, сходство между ними мы склонны приписать именно этому обстоятельству - одинаковому (или близкому) образу жизни, т.е. явлению гомеоморфии.

В одной из наших работ мы подробно коснулись вопроса о происхождении дидакномий и пришли к выводу о том, что они также произошли от псевдокатиллусов, причем и в этом случае наблюдался совершенно аналогичный процесс экогенеза - переход от зарывающегося образа жизни - к частично свободному (Тактакишвили, 1977, стр. 57).

Таким образом, между дидакномиями и дигрессодакнами имеется не прямое филогенетическое родство, а лишь косвенное: и те и другие происходят от одного корня - псевдокатиллусов, причем дидакномии в среднем понте, а дигрессодакны - в гурие. Филогенетические взаимоотношения между ними можно изобразить следующей несложной схемой:



Несколько слов о причинах перехода некоторых зарывающихся организмов к относительно свободному лежанию на грунте. Для нас они остаются все еще неясными, хотя в научной литературе и выс-

казывалась мысль, объясняющая это явление. Согласно нее, изменения гидрологических условий губительнее влияют на обитающих на грунте организмов, чем на зарывающихся в осадок, поскольку сам осадок защищает их в какой-то степени от этих перемен; поэтому эпибиос гибнет больше, чем эндобиос, и представители второго устремляются в освободившиеся экологические ниши и начинают их интенсивно заселять (Давиташвили, 1955, 1956, 1959, 1965 и др.). Едва ли при длительном (в геологическом смысле) и все усиливаемомся опреснении (или осолонении) водоема осадок способен сыграть роль своеобразного щита для организмов и уберечь их от последствий этих перемен. Вопрос этот, нам кажется, нуждается в более тщательном изучении.

IMPLICATION OF RECAPITULATION FOR THE DIGRESSODACNA
ORIGIN

I. TAKTAKISHVILI

S u m m a r y

It is suggested that the direct ancestor of the Upper Pliocene - Gurian genus *Digressodacna* (Mollusca, *Cardiidae*) was not *Didacnomya*, as it was generally believed, but the genus *Pseudocatillus*. A great affinity of the young *digressodacnas* to the adult *pseudocatillusas* allows to speak of recapitulation.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- А х в л е д и а н и Е.Г. 1968. Явление рекапитуляции в онтогенетическом развитии раковин у плиоценовых кардийд. Тез.докл. XIV научн.сессии Ин-та палеобиол. АН ГССР. Тбилиси.
- А х в л е д и а н и Е.Г. 1973. Явления рекапитуляции в онтогенезе плиоценовых кардийд. Общ.вопр.эвол.палеобиол., т.VII.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1955. Об условиях выживания и вымирания животных при изменениях гидрологического режима в морских бассейнах. Сообщ. АН ГССР, т.XVI, № 9.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1956. О развитии фаун Черноморского бассейна в течение плиоцена. Сообщ. АН ГССР, т.XVII, № 3.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1959. К вопросу об историческом развитии моллюсков в Черноморском бассейне на протяжении неогена. Сб.тр. ГИН АН ГССР.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1965. Некоторые вопросы изменчивости и видообразования в свете палеобиологической истории населения Паратетиса. БМОИП, отд.геол., т.XL (I).
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1970. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1978. Эволюционное учение. Т.2. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш., К и т о в а н и Т.Г. 1964 а. О предметной связи между комплексами солоноватоводных моллюсков куюльника, гурия и чауды. Вопр.геол. Грузии. К XX сессии МГК. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш., К и т о в а н и Т.Г. 1964 б. О филогенезе некоторых *Cardiidae* из гурийских и чаудинских от-

ложений. Сообщ. АН СССР, т. XXXV, № 2.

- Ж и ж ч е н к о Б.П. 1958. Принципы стратиграфии и унифицированная схема кайнозоя. Гостоптехиздат. Москва.
- Ж и ж ч е н к о Б.П. 1962. О границе между плиоценом и антропогеном по фауне морских моллюсков. Тр. Комиссии по изуч. четвертич. периода, т. XX.
- Ж и ж ч е н к о Б.П. 1963. О границе между плиоценом и антропогеном по фауне моллюсков. Булл. Комиссии по изуч. четвертич. периода, № 28.
- Ж и ж ч е н к о Б.П. 1965. Принципы стратиграфии кайнозойских отложений. Пробл. стратигр. кайнозоя. Москва.
- Ж и ж ч е н к о Б.П. 1967. Проект унифицированной схемы деления неогеновых и антропогеновых отложений южных областей Советского Союза. ВНИИГАЗ. Москва.
- Ж и ж ч е н к о Б.П. 1969. Методы стратиграфических исследований нефтегазоносных областей. Изд-во "Недра". Москва.
- К в а л и а ш в и л и Г.А. 1976. Моллюски семейства *Cardiidae* гурийского горизонта Западной Грузии. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- К и т о в а н и Т.Г. 1967. Отложения гурийского горизонта и условия их накопления в гурийском нефтеносном районе. Мат. по геол. и нефтегаз. Грузии. Тр. ВНИГНИ, вып. L XI.
- К и т о в а н и Т.Г. 1976. Геохронологическое значение позднеплиоценовых и раннеплейстоценовых *Cardiidae* Западной Грузии. Тр. Груз. отд. ВНИГНИ, вып. 206.
- К и т о в а н и Т.Г., И м н а д з е З.А. 1971. Куяльницкие отложения Гурии. Мат. по геол. и нефтегаз. Грузии. Тр. Груз. отд. ВНИГНИ, вып. СХУ, Изд-во "Недра". Москва.

- К и т о в а н и Т.Г., И м н а д з е З.А. 1974. К стратиграфии
верхнего плиоцена Западной Грузии. Мат. по геол. и нефтегаз.
Грузии. Тр. ВНИГНИ, вып.152.
- Т а к т а к и ш в и л и И.Г. 1977. К плиоценовой истории моллюс-
ковых фаун Паратетиса. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Ч е л и д з е Г.Ф. 1947. Несколько замечаний о фауне "гурийских
слоев" (на груз.яз.). Тр.Кутаисск.гос.пед.ин-та, т.VII.
- Э б е р з и н А.Г. 1940. Средний и верхний плиоцен Черноморской
области. Стратиграфия СССР, т.XII. Неоген СССР. Москва.
- Э б е р з и н А.Г. 1962. Солоноватоводные кардииды плиоцена СССР.
Ч.IV. Тр. ПИН АН СССР, т.XCI.
- Э б е р з и н А.Г. 1967. Солоноватоводные кардииды плиоцена СССР.
Ч.V. Тр. ПИН АН СССР, т.II2.

Объяснение таблицы .

Рис. 1 - 6. *Pseudocatillus* sp.

Рис. 1 - Ндж II; Мегрелия, Хобский район, с.Ноджихеви, верхний эгрис. Рис. 2 - Ндж 5; оттуда же. Рис. 3 - Ндж I3; оттуда же. Рис. 6 - Ндж 06; оттуда же. Рис. 4 - Лч 408; Гурия, Махарадзевский район, местность Наруджа, верхний эгрис. Рис. 5 - Лч 405; оттуда же.

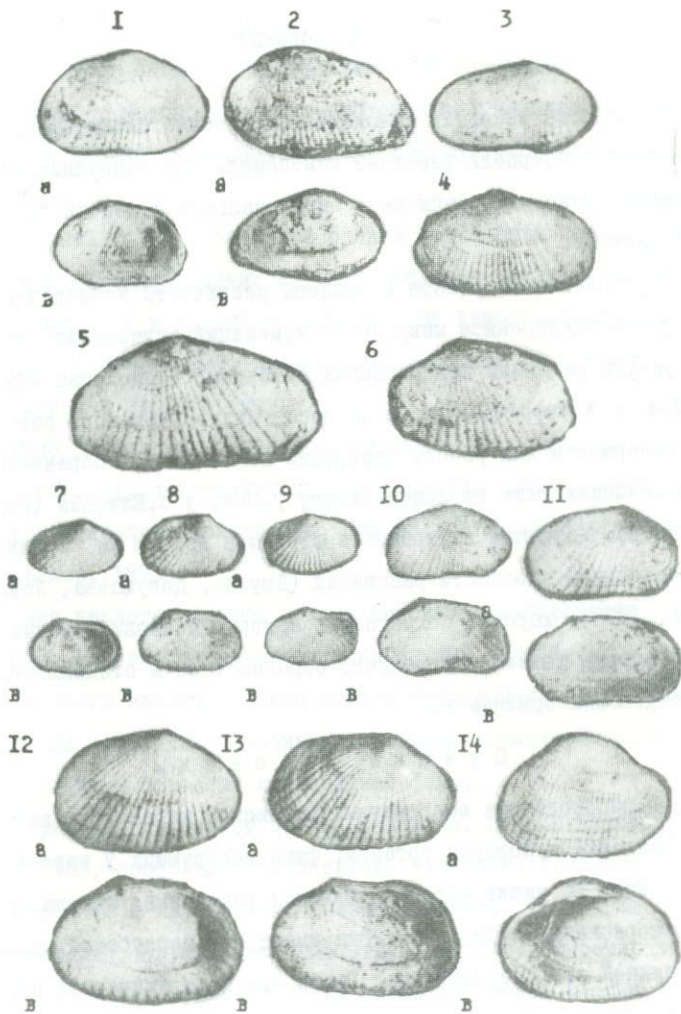
Рис. 7 - I4 *Digressodacna digressa* (Livent.).

Гурия, Махарадзевский район, с.Хварбети, верхний гурий.

Рис. 7 - Хвб 01. Рис. 8 - Хвб 02. Рис. 9 - Хвб 03. Рис. 10 - Хвб 04. Рис. 11 - Хвб 05. Рис. 12 - Хвб 06. Рис. 13 - Хвб 07. Рис. 14 - Хвб 08.

Все изображения увеличены, примерно, в 3 раза.

Рис. 14 - в нат. величину.



ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ПРИЗНАКОВ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ РАКОВИНЫ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЕ ВОЗРАСТНЫЕ СТАДИИ АММОНИТОВ

Т.А. Ломинадзе

В процессе развития аммонитид внутренние скелетные образования раковины претерпели заметные изменения. Они коснулись всех стадий развития раковины, начиная с эмбриональной и кончая "конечной" жилой камерой.

В предлагаемой работе приведены результаты исследований в сканирующем электронном микроскопе изменений внутренних элементов структуры раковины келловейских аммонитид (семейства *Cardioserata* и *Kosmoseratidae* в процессе индивидуального развития.

Материалом для работы послужили аммонитиды, собранные нами из келловейских глин на левом берегу р.Оки, у с.Елатьма (Рязанская область). Изучение внутреннего строения велось на шлифованных в медиальной плоскости раковинах (Друщиц, Догужаева, Ломинадзе, 1976, 1977), хорошая сохранность которых позволила изучить не только многие детали внутреннего строения, но и степень изменчивости отдельных признаков.

С т е н к а р а к о в и н ы

Для эмбриогенеза современных моллюсков характерна весьма ранняя закладка некоторых органов, функционирующих у взрослых животных. Одним из таких органов является раковинная железа, выделяющая эмбриональную раковину. Она имеет вид неглубокой вдавленности на спинной стороне эмбриона. Затем она выворачивается наружу, образуя мантию, выделяющую раковину (Иофф, 1962).

У рода *Cardoseras* в стенке протоконха выделяется два призматических микрослойка, один из которых у проселты выклинивается, а

второй утолщается (табл. Ia). Такая же картина наблюдается у родов *Kosmosceras* и *Pseudocadoceras*, хотя у представителей последнего рода до места прикрепления фиксатора стенка протоконха состоит из трех слоев. Наибольший интерес представляет род *Sigaloceras* у которого стенка протоконха и первого оборота до первичного валика построена из двух призматических слоев (табл. IIб).

Апикальный конец дорсальной стенки протоконха получил название кромки. Кромка в одних случаях касается цекума (род *Pseudocadoceras*, а в других — находится на некотором расстоянии от него (род *Cadoceras*). Кромка, как и стенка протоконха, имеет призматическую микроструктуру.

Наличие одинаковых структур, образовавших протоконх и часть первого оборота, свидетельствует о том, что при развитии этих элементов секреция происходила, скорее всего, раковинной железой (Барсков, 1975).

В конце первого оборота у всех аммонитов наблюдается первичный валик, который заканчивается первичным пережимом. В строении первичного валика впервые появляется перламутровый слой (табл. Iв, д; IIе). Для изученных аммонитов характерны первичные валики, главным образом, линзовидной формы.

За первичным пережимом стенка раковины, по В.В. Друцицу и Н. Хиами (1970), состоит из трех слоев: наружного призматического, перламутрового и внутреннего призматического. По данным этих исследователей, внутренний призматический слой секретировался вместе с наружным призматическим и перламутровым слоями в передней части валика. Такого же мнения придерживаются Т. Биркелунд и Г. Хансен (Birkelund, Hansen, 1975). Однако Г. Ербен, Г. Флайс

РИСУНОК I.

Схематические медиальные разрезы аммонитов.

а-строение дорсальной части оборота у космоцерасов; б-протоконх и первый оборот у псевдокадоцерасов; г-септальная трубка, манжета и аннулярные отложения на пятом обороте у сигалоцерасов; в-цекум и начало сифона у сигалоцерасов.

Условные обозначения: ВП-внутренний призматический слой; НП-наружный призматический слой; ПС-перламутровый слой; ПР-протоконх; СИФ-сифон; СР-стенка раковины; ПВ-первичный валик; ПП-первичный пережим; ДЛ-длинная лента фиксатора; КЛ-короткая лента фиксатора; Ц-цекум; ПСТ-прохоанитовая септальная трубка; СТ-септальная трубка; АО-аннулярные отложения; М-манжета; КР-кромка; СПР-стенка протоконха; КОН-конус; С₁-просепта; С₂-вторая септа; С-септы

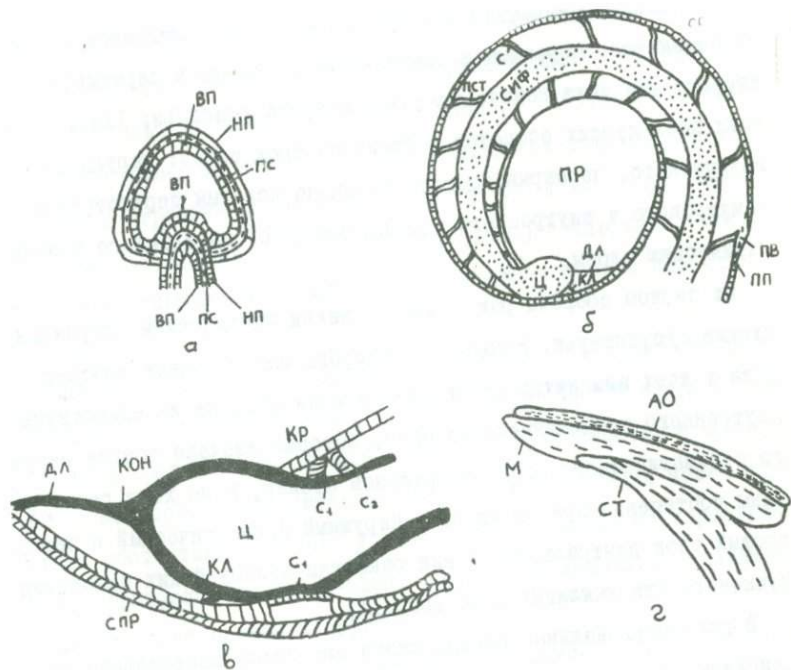


Рис. I.

и А. Зиль (Erbas, Flaajs, Siehl, 1969) отмечают случаи, когда внутренний призматический слой появляется в конце второго оборота.

При исследовании келловейских аммонитид нам не всегда удавалось точно определить время появления внутреннего призматического слоя, однако совершенно очевидно, что он не появляется сразу после первичного пережима и секретируется где-то в середине-конце второго или даже начале третьего оборота (табл. Ie; IIa). Стенка всех последующих оборотов состоит из трех слоев: наружного призматического, перекрывающегося довольно толстым перлюстраком, перламутрового и внутреннего призматического, выстланного тонким органическим слоем.

На первом обороте раковины, по нашим наблюдениям, дорсальная стенка отсутствует. Начиная со второго или с начала третьего оборота у всех аммонитов дорсальная стенка состоит из единственного внутреннего призматического слоя, который вначале тоньше наружного призматического слоя вентральной стенки, а по ходу роста раковины постепенно превышает его. Наружный призматический и перламутровый слой вентральной стенки раковины келловейских аммонитид у пупкового шва выклиниваются (рис. Ia).

В постэмбриональный период жизни аммонитов вентральная стенка раковины становится трехслойной и строится за счет вполне дифференцированных отделов вентральных и боковых частей мантии. Спина же часть не была дифференцирована и могла выделять только призматический слой.

Почему же все-таки плоскоспиральные аммонитиды не строили дорсальную стенку из полного набора слоев? Как известно, стенка раковины служит для защиты мягкого тела, а дорсальная часть раковинной трубки этих аммонитов была защищена плотно прилегающей к

ней вентральной стенкой предыдущего оборота. Таким образом, не нуждаясь в защите дорсальной стороны мягкого тела, аммонитиды с мономорфной раковиной, по-видимому, для экономии "карбонатного фонда" строили однослойную дорсальную стенку.

Если наши предположения соответствуют действительности, то у гетероморфных аммонитов, имеющих несоприкасающиеся обороты, дорсальная стенка, построенная из единственного внутреннего призматического слоя, не могла бы служить надежной защитой для мягкого тела и строение дорсальной стенки у них должно быть иным.

Недавно В.В.Друщиц и Л.А.Догужаева (1976) обнаружили, что меловые гетероморфы имеют двуслойное строение дорсальной стенки раковины.

Кроме того, дорсальная стенка, по-видимому, сглаживала поверхность вентральной и боковой частей предыдущего оборота для свободного подтягивания вперед мягкого тела аммонитов с мономорфной раковиной. Подтверждением такого предположения может служить то обстоятельство, что у келловейских аммонитид дорсальная стенка образуется на той стадии, на которой начинают появляться первые "грубые" элементы скульптуры.

У современных головоногих мантия на брюшной стороне значительно толще, чем на дорсальной (Акимущкин, 1963). По-видимому, степень дифференциации мантии находится в прямой зависимости от ее толщины.

Установлено, что секреция раковинного вещества осуществляется клетками эпителия мантии и каждый слой раковины выделяется определенным участком эпителия мантии и в процессе роста функция клеток, выделяющих соответствующие слои раковины, изменяется. Клетки эпителия выделяют как органический слой (матрицу),

так и известковистые элементы. Каждый известковистый элемент окружен органической матрицей (W. Biederstamm, 1914).

Эластичность выделяемых эпителием мантии слоев стенки раковины достигалась, по-видимому, посредством органической матрицы, окружающей каждый известковистый элемент.

Ф и к с а т о р

Термин фиксатор, взамен просифона, предложил В.В. Друщиц (1976) и позднее был использован в статье В.В. Друщица, Л.А. Догужаевой и Т.А. Ломинадзе (1977). Новый термин, по нашему мнению, точнее отражает функциональное значение этого элемента структуры как органа прикрепления. Ранее считалось, что в эмбриональной камере он играет роль сифона.

По нашим наблюдениям, фиксатор — это органическое образование и состоит из двух лент: длинная лента фиксатора соединяет апикальный конец цекума (табл. IIв, д), а короткая — вентральную часть цекума с внутренней стенкой протоконха (табл. Iг; рис. Iб).

По данным Ю.Д. Захарова (1972), фиксатор в наиболее сложном виде состоит из конуса, охватывающего цекум, и связки, соединяющей конус с внутренней стенкой протоконха, а также из кожуха, окружающего конус, обнаруженного им у поздне мелового *Diamorphyllites*.

По нашим наблюдениям, у келловейских аммонитов конусы неглубокие, лишь у *Sigaloceras* конус относительно глубокий и охватывает 1/4 часть цекума. У рода *Pseudocadoceras* в апикальной части конуса имеется полость (рис. 3в). Кожух, окружающий конус, нами не обнаружен.

Короткая лента фиксатора наблюдается почти у всех изученных нами форм. Обнаружена она Ю.Д. Захаровым (1972) и у раннемелово-

го *Zelandites* sp. Короткая связка хорошо наблюдается и у других раннемеловых аммонитов (Друщиц, Хиами, 1970; Друщиц, Догу - жаева, 1974). По-видимому, короткая лента фиксатора характерна для мезозойских аммонитов.

Ц е к у м

Цвет оболочки цекума как по исследованиям Ю.Д. Захарова (1972), так и по нашим наблюдениям, совпадает с цветом оболочки сифона. Цекум является началом сифона.

У изученных нами индивидов форма цекума подвержена довольно сильной изменчивости. Так, у представителей рода *Cadoceras* форма цекума в медиальном сечении изменяется от округлой до овальной. У *Pseudocadoceras* цекум имеет яйцевидную форму, у *Kosmosceras* и *Sigaloceras* - эллипсоидальную и овальную (табл. Iг; IIв, д).

Во всех изученных нами случаях цекум имеет органическую оболочку.

П р о с е п т а и п о с л е д о в а т е л ь н о с т ь ф о р м и р о в а н и я п е р в и ч н ы х э л е м е н - т о в с к е л е т а

На основании изучения внутреннего строения раковины келловейских аммонитов в эмбриональной стадии развития с помощью сканирующего электронного микроскопа процесс формирования первичных скелетных образований нам представляется в следующей последовательности: наружный микрослой протоконха - внутренний микрослой протоконха и просепта - цекум - "жесткая" оболочка цекума - длинная лента фиксатора и короткая лента фиксатора (Ломинадзе, 1980).

Просепта всегда имеет призматическую микроструктуру. Вторая септа также часто построена из призматических микрокристаллов, однако может быть и перламутровой (род *Sadosegas*). Это, по нашему мнению, свидетельствует о том, что вторая септа могла секретироваться как в эмбриональный период жизни аммонита, так и в постэмбриональный.

С е п т ы , с и ф о н , с е п т а л ь н ы е т р у б к и

Третья и все последующие септы имеют перламутровую микроструктуру. Толщина септ в процессе онтогенеза постепенно увеличивается; у двух последних септ толщина резко возрастает. Для келловейских аммонитид характерно также финальное сближение последних двух-трех септ. Этим отмечается окончание роста аммонита.

Эпителий задней части мягкого тела после продвижения животного в адоральном направлении образует конхиолиновый слой, затем выделяется перламутровый слой и строительство септ завершается созданием второго конхиолинового слоя. В.В. Друщиц и Н.Хими (1970) считали, что в какой-то момент жизни аммонита септальный эпителий формирует сифон. Однако в дальнейшем сифон длиной в две гидростатические камеры был обнаружен в жилой камере филлоцерасов (Друщиц, Догужаева, 1974; Kulicki 1979). Образование такого длинного сифона в теле животного прозапас было связано с созданием сосудов для артериальной и венозной крови. После того, как животное продвигалось вперед, в задней части тела оставался сифон на один переход. Для того, чтобы в задней части тела могла формироваться первичная оболочка сифона, надо предположить наличие здесь глубокой складки (в задней части тела) (Друщиц, Догужаева, 1974). После продвижения животного впе-

ред эпителием сифона секретировалась вторичная конхиолиновая оболочка сифона.

Мы склонны разделить мнение о возможности формирования сифона внутри тела животного, однако интересно, почему все-таки ни у одного из аммонитид не обнаружен сифон в жилой камере?

Толщина стенки сифонной трубки у аммонитид по сравнению с другими группами головоногих сильно уменьшается в последних камерах (Westermann, 1971). По подсчетам (Denton, Gilpin-Brown, 1966) толщина стенки сифона для наутилусов равна 12% радиуса трубки. Лишь у филлоцератид и литоцератид эта величина приближается или больше, чем у наутилусов (от 10 до 19%). У аммонитид же отношение толщины стенки сифонной трубки к ее диаметру колеблется от 3 до 6,5%. Кроме того, хотя абсолютная величина диаметра сифона в онтогенезе у аммонитид возрастает, отношение его к высоте оборотов постепенно уменьшается.

Так, например, у кадоцератин диаметр сифона на первых четырех оборотах возрастает от 0,064 до 0,353 мм (берутся средние значения), однако отношение диаметра сифона к высоте оборота уменьшается от 0,512 до 0,13. Такая же картина наблюдается и у космоцератин - 0,51-0,142.

Надо предполагать, что толщина стенки сифона и отношение его диаметра к высоте в жилой камере были очень маленькими, вследствие чего во время разложения трупа или выпадения его из раковины сифон легко разрушался.

Сифон у келловейских аммонитов (рис.16) на первом обороте занимает центральное положение, затем субцентрального и с середины или конца второго - вентрально-краевое (Друщиц, Догужаева, Ломинадзе, 1976, 1977).

Такое же изменение положения сифона наблюдается у раннемеловых аммоноидей (Друщиц, Хиами, 1970; Друщиц, Догужаева, 1974).

Септальные трубки с самого начала направлены вперед (прохоанитовые). Первичная конхиолиновая оболочка сифона в местах прикрепления к ней септальных трубок обызвествляется, образуя аннулярные отложения. Гомологами ретрохоанитовых септальных трубок являются манжеты (обызвествленная часть сифона, прикрепленная сзади к септальной трубке). По мнению Друщица и Догужаевой (1974), манжеты служили для жесткого прикрепления сифона к септальным трубкам (табл. Iб, ж; IIг; рис. Iг). Передняя часть манжеты прикрепляется к септальной трубке, а задняя переходит в органическую оболочку сифона.

Манжеты имеют перламутровую микроструктуру и могут быть короче (род *Cadoceras*), приблизительно одинаковой длины (род *Pseudocadoceras*) или длиннее септальных трубок (род *Sigaloceras*).

Короткие прохоанитовые септальные трубки на всех стадиях развития наблюдаются уже у раннеюрских аммонитов (Друщиц, Богословская, Догужаева, 1976). Прохоанитовые септальные трубки имеются также у изученных нами келловейских (Друщиц, Догужаева, Ломинадзе, 1976, 1977), позднеюрских (*Craspedites*, *Elatmites*, *Rasenia* и др.), а также позднемеловых аммонитов (*Birkelund*, 1967; *Birkelund*, *Hansen*, 1968, 1974).

Таким образом, в юре и мелу почти все аммониты на всех стадиях развития имеют короткие прохоанитовые септальные трубки.

Септальные трубки, как и септы, имеют перламутровую микроструктуру. У изученных нами групп они в начале короткие и в ходе онтогенетического развития удлиняются. Так, например, у рода

Cadoceras на третьем-четвертом оборотах длина септальных трубок равна 0,07-0,10 мм, а на пятом - 0,31-0,35 мм. У *Kosmoceras* септальные трубки на всех оборотах короткие, но их абсолютная длина в ходе онтогенеза увеличивается: третий оборот - 0,10 мм, четвертый - 0,14 мм, пятый - 0,34 мм.

Органическая оболочка, покрывающая септы спереди и сзади, соединяется с таковой сифона и часто образует органическую мембрану, усиливающую прикрепление перегородки к сифону (Друщиц, Догужаева, 1974).

Аннулярные отложения, как было уже отмечено, образуются за счет обызвествления конхиолиновой оболочки сифона в местах при-крепления к нему септальных трубок. Аннулярные отложения иногда имеют вид небольшой нащепки, расположенной под манжетой (род *Pseudocadoceras*), а иногда протягиваются на всем протяжении манжеты (род *Sigaloceras*).

Структура аннулярных отложений не совсем ясна. По нашим наблюдениям, она, по-видимому, перламутровая, однако по текстуре отличается от таковой септ и септальных трубок.

В о з р а с т н ы е с т а д и и п о с т э м б р и о - н а л ь н о г о р а з в и т и я а м м о н и т о в

Установленные закономерности развития отдельных структур раковины келловейских аммонитов позволяют сделать некоторые выводы предварительного характера.

Как известно, после выклева моллюсков из яйцевой оболочки замечается некоторая задержка в росте раковины. У аммонитов эта задержка характеризуется появлением первичного валика.

Наличие одинаковых структур, образовавших протоконх, просепту и часть первого оборота до первичного валика, свидетельствует

о том, что эти структуры возникли в эмбриональной стадии развития. Таким образом, из яйца выходила аммонителла с эмбриональной раковиной, состоящей из протоконха, просепты и части первого оборота, ограниченного спереди первичным валиком. Вторая септа могла образоваться как в эмбриональный период роста (роды *Kerplerites*, *Kosmoceras*, *Pseudocadoceras* имеют вторую септу, построенную из призматических микрокристаллов), так и в постэмбриональный (род *Cadoceras* имеет вторую септу, построенную из перламутровых микрокристаллов). Аммонителлы отличались от взрослого животного только по размерам. Следовательно, в яйцевой оболочке формировался и примитивно устроенный гидростатический аппарат.

Аммонителлы келловейских аммонитид характеризуются эллипсоидальной и округленной формой протоконхов, совершенно гладкой раковиной, центральным положением сифона и отсутствием дорсальной стенки. Толщина первого оборота в несколько раз превышает его высоту.

О длине эмбриональной жилой камеры можно судить по положению первичного пережима. По данным Ф. Гранжана (*Grandjean*, 1910), М. И. Шульга-Нестеренко (1926), М. Ф. Богословской (1959) и Б. И. Богословского (1969), палеозойские формы по длине эмбриональной жилой камеры превосходят соответствующие камеры всех мезозойских форм. В мезозое длина этих камер постепенно увеличивается. Так, например, у триасовых форм (Захаров, 1978) угол первичного пережима колеблется от 240° до 295° , у юрских — его максимальное значение достигает 315° , а у меловых — 340° (Друщиц, Догужаева, 1975).

Аммонителлы вели, по-видимому, планктонный образ жизни (Друщиц, Догужаева, Михайлова, 1977), так как локомоторный аппарат (косвенное указание на наличие локомоторного аппарата можно най-

ти в конфигурации септ, усложнении лопастной линии, инволютности раковины и т.д.) еще не был развит.

Продолжительность стадии аммонителлы (или детской по А.Н. Иванову, 1971), по мнению одних исследователей, ограничивается постройкой первичного валика (Друлиц, Догужаева, Михайлова, 1977), а по мнению других (Иванов, 1971), охватывает и второй оборот с характерным для него превышением ширины над высотой.

Стадия аммонителлы, по-видимому, заканчивается постройкой первичного пережима, однако, по нашему мнению, стадия аммонителлы соответствует не детской, а является самостоятельной младенческой возрастной стадией постэмбрионального развития, в течение которой аммонителла вела планктонный образ жизни.

Следующая – детская стадия начинается с постройки второй или третьей септы (в зависимости от того, какая из них построена в постэмбриональном периоде) и новой части раковинной трубки. Характерными признаками детской возрастной стадии является усложнение конфигураций септ и лопастной линии. Лопастная линия характеризуется возникновением лопастей, характерных для надсемейства, вырисовываются основные пути ее развития. Так, например, у представителей семейства *Cardioceratidae* усложнение лопастной линии уже на этой стадии происходит за счет умбиликальных лопастей, а у *Kosmoceratidae* – за счет внутренних боковых. Сифон занимает субцентральное положение. Дорсальная стенка отсутствует. Вентральная состоит из двух слоев – наружного перламутрового и перламутрового. Скульптура чаще отсутствует, однако редко может появляться сразу после первичного пережима. Характерным для детской возрастной стадии является замедленный рост раковины (торпидальный период по Ю.Д. Захарову, 1978).

РИСУНОК 2.

Кривые расстояний между септами (по В.В.Друщицу, Л.А.Догужаевой и Т.А.Ломинадзе, 1977).

Cadeceras (Rendiceras) tscheffkii - (обр. II39 - график а; обр. II37 - график б) и *Pseudocadeceras cuneatum* - (обр. II44 - график в).

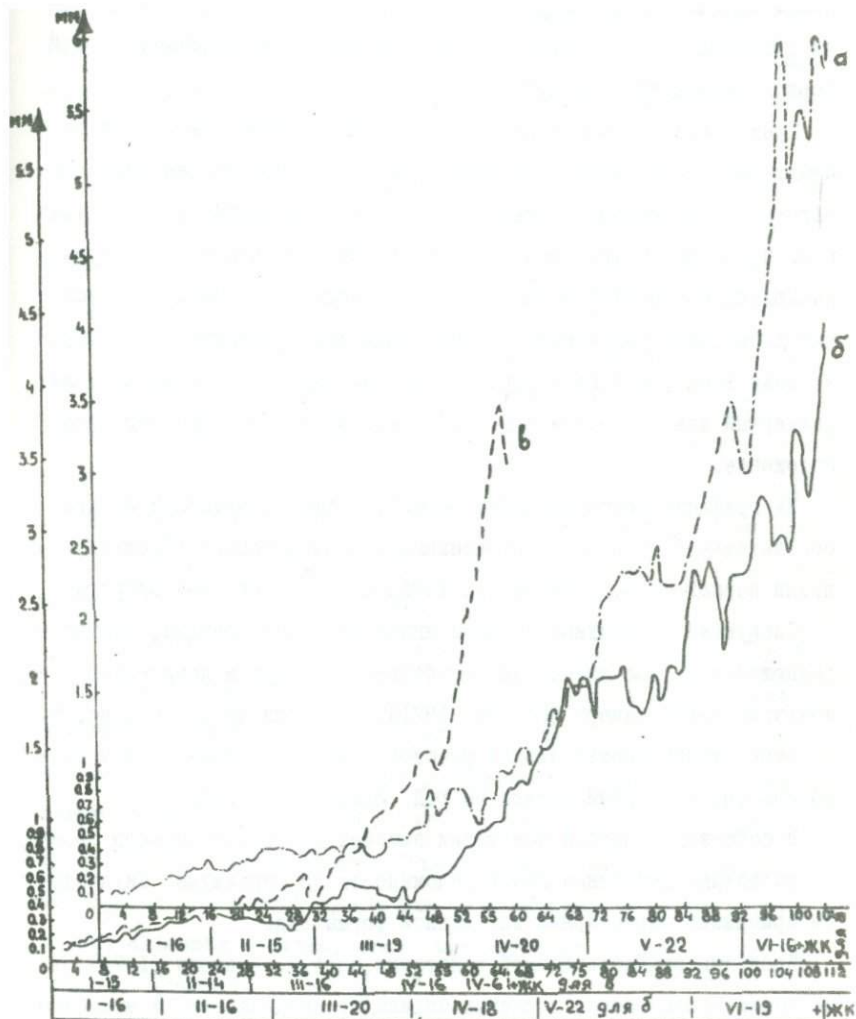


Рис. 2.

Продолжительность этой стадии у разных групп аммонитов различная. Оканчивается эта стадия в середине-конце второго или начале третьего оборота раковины; на графиках роста выражено первой резкой редукцией (рис.2,3).

Третья возрастная стадия - юношеская - начинается с момента появления трехслойного строения вентральной стенки раковины. Появляется и дорсальная стенка, состоящая из единственного внутреннего призматического слоя. Первые "грубые" элементы скульптуры наблюдаются с начала этой стадии. В течение этой стадии происходит дальнейшее усложнение конфигурации септ. Заканчивается образование всех основных лопастей и седел. Скульптура принимает характерный для семейства вид. Сифон занимает вентрально-краевое положение.

На графиках роста раковины (рис.2,3) этой возрастной стадии соответствует участок с интенсивным ростом раковины (фреквентальный период по Ю.Д. Захарову, 1978) и охватывает 3-4 оборота.

Следующей возрастной стадией является зрелая стадия, подразделяющаяся на две подстадии - собственно зрелую и поздnezрелую - конечной жилой камеры (Иванов, 1971). На графиках роста (рис. 2, 3) этой стадии соответствует участок с неравномерным ростом раковины (иррегулярный период по Ю.Д. Захарову, 1978).

В собственно зрелой подстадии аммонит достигает полного своего развития. Лопастная линия усложняется до максимума. Скульптура принимает характерный для данной формы вид.

Продолжительность данной подстадии, по А.Н. Иванову (1971) и по нашим наблюдениям, у разных индивидов неодинакова. У микроконхов она может отсутствовать, а у макроконхов может охватывать от одного до трех оборотов.

Так, например, на графике роста (рис.2а) отчетливо видно, что взрослой подстадии вида *Cadoceras (Rendiceras) tscheffkini (d'Orb.)* соответствует два последних оборота, а у *Pseudocadoceras cuneatum (Sas.)* эта подстадия вообще отсутствует (рис. 2в).

Подстадия конечной жилой камеры начинается со строительства этой части раковинной трубки и продолжается до конца жизни аммонита.

Для этой подстадии характерно замедление, а затем и полное прекращение роста раковины, что выражено на фрагмоконе в сближении нескольких последних септ (табл.3а,б,в). Последние септы часто упрощаются, что связано, по-видимому, с понижением способности животного перемещаться на большие глубины (Ломинадзе, 1967). Однако необходимо отметить, что все эти признаки особенно четко выражены у макро- и микроконхов. Для мегаконхов, как справедливо указывает А.Н. Иванов (1975), это не характерно.

У келловейских аммонитид на этой подстадии конечной жилой камеры сильно изменяется скульптура раковины. У *Sigaleceras enedatum (Nik.)* внутренние ребра становятся грубыми, а наружные сглаживаются (табл.IIIд); у *Kosmoceras (Kosmoceras) pollucinum Teiss.* как внутренние, так и наружные ребра учащаются (табл.IIIг); у *Putealiceras (Putealiceras) svevum (Bonar.)* скульптура на "конечной" жилой камере сглаживается (табл.IIIе), а у *Putealiceras (Zieteniceras) tsytovitchae (Zeiss)* полностью исчезает (табл.IIIж) и т.д.

Для подстадии конечной жилой камеры характерно также раскручивание и понижение сечения последнего оборота, что связано, по-видимому, с изменением формы мягкого тела.

РИСУНОК 3.

Кривые расстояний между септами (по В.В.Друщину, Л.А.Догужаевой и Т.А.Ломинадзе, 1977).

Kosmoceras (*Gulielmiceras*) *jason* - (обр. II42 - график а; обр. II46 - график б; обр. II4I - график в) и *Sigaloceras* *enedatum* - (обр. III0 - график

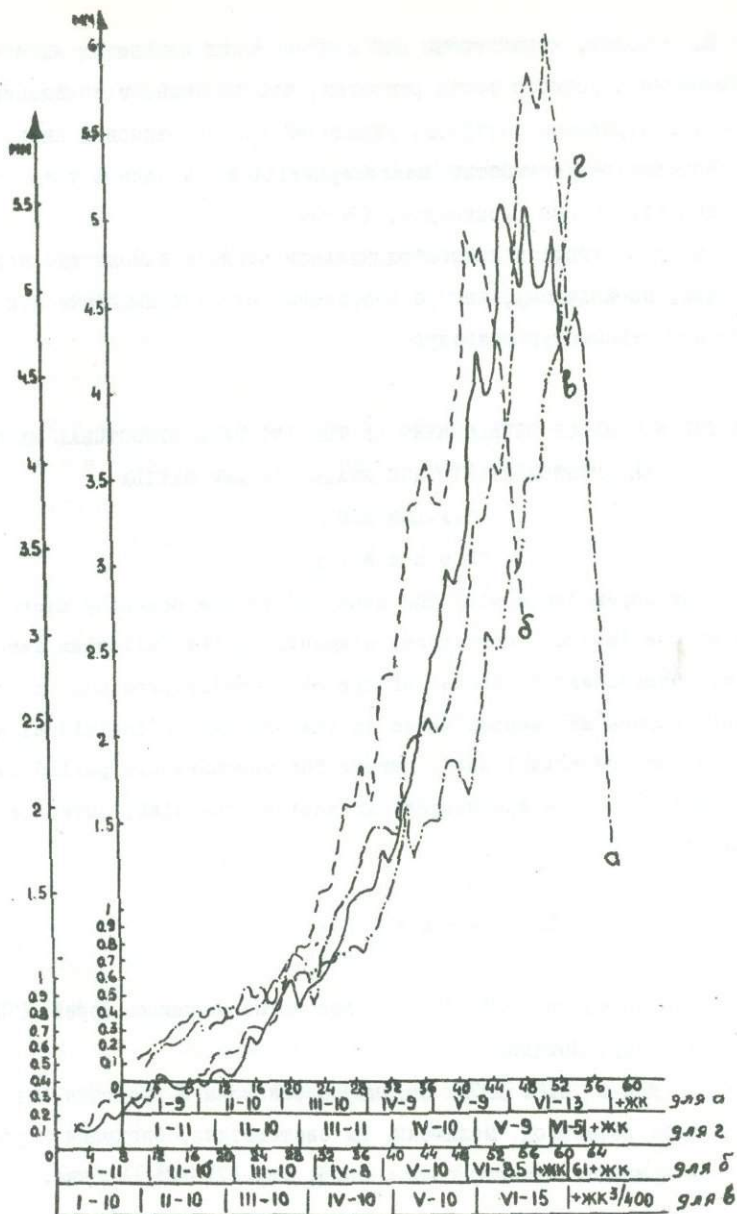


Рис. 3.

И, наконец, характерным для келловейских аммонитид является изменение конечного устья раковины, что выражено в появлении ушек, вентральных выступов, утолщений или пережимов и лишь у представителей семейства *Macrocephalitidae* конечное устье остается неизменным (Ломинадзе, 1967).

Таким образом, в постэмбриональном периоде аммонитиды проходили, по-видимому, четыре возрастные стадии: младенческую, детскую, юношескую и зрелую.

ON THE NATURE OF DEVELOPMENT OF THE INTERNAL STRUCTURAL SIGNS
AND POSTEMBRYONIC AGE STAGES OF AMMONITIDA

T.A. LOMINADZE

S u m m a r y

The paper deals with the study under the scanning microscope of the internal structural elements of the Callovian Ammonitida. Character of changes of the shell-walls, prosiphon, coesum, septa, siphon and septal tubes in the process of individual development are established. During the postembryonic period Ammonitida passed 4 age stages: infantile, childish, juvenile and adult.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- А к и м у ш к и н И.И. 1963. Головоногие моллюски морей СССР. 234 стр. Москва.
- Б а р с к о в И.С. 1975. Структура раковины и эволюция онтогена у цефалопод. Моллюски. Их систематика, эволюция и роль в природе. Автореф. докл., сб. 5, стр. 171-173. Москва.

- Богословская М.Ф. 1959. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей. Палеонтол.ж., № I, стр.49-57.
- Богословский Б.И. 1969. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты. 320 стр. Москва.
- Друщиц В.В. 1976. Строение раковины и стадии онтогенеза аммонитов по данным электронной микроскопии. В сб.: Эксперимент. экология морских беспозвоночных, стр.57-59. Владивосток.
- Друщиц В.В., Богословская М.Ф., Догужаева Л.А. 1976. Эволюция септальных трубок у аммоноидей. Палеонтол.ж., № I, стр.41-56.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А. 1974. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцератид и литоцератид. Палеонтол.ж., № I, стр.42-53.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А. 1975. Строение элементов скелета раннемеловых аммонитов в сканирующем микроскопе и их систематическое значение. Моллюски. Их систематика, эволюция и роль в природе. Автореф. докл., сб.5, стр.174-176.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А. 1976. Внутреннее строение раковины рода *Ptychoceras d'Orbigny*. ДАН СССР, т.230, № 5, стр.1210-1213.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Ломинадзе Т.А. 1976. Строение протоконха и фрагмокона у некоторых келловейских родов аммонитов. Сообщ.АН СССР, т.81, № 2, стр.497-500.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Ломинадзе Т.А. 1977. Особенности внутреннего строения раковины сред-

- некелловейских аммонитов. Палеонтол.ж., № 3, стр.16-29.
- Д р у щ и ц В.В., Д о г у ж а е в а Л.А., М и х а й л о в а И.А. 1977. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов. Палеонтол.ж., № 2, стр.57-69.
- Д р у щ и ц В.В., Х и а м и Н., 1970. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых ранне- меловых аммонитов. Палеонтол.ж., № 1, стр.35-47.
- Захаров Ю.Д. 1972. Формирование цекума и просифона у аммоноидей. Палеонтол.ж., № 2, стр.64-70.
- З а х а р о в Ю.Д. 1978. Раннетриасовые аммоноидеи Востока в СССР, 224 стр. Москва.
- И в а н о в А.Н. 1971. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов. Уч.зап.Ярославск.пед.ин-та. Геол. и палеонт., вып. 87, стр.79-119.
- И в а н о в А.Н. 1975. Поздний онтогенез аммонитов и его особенностями у микро-, макро- и мегаконхов. Ярославск.пед.ин-т, сб.тр., вып.142, стр.5-57.
- И о ф ф Н.А. 1962. Курс эмбриологии беспозвоночных. 263 стр. Москва.
- Л о м и н а д з е Т.А. 1967. Келловейские макроцефалитиды Грузии и Северного Кавказа. 208 стр. Тбилиси.
- Л о м и н а д з е Т.А. 1980. Последовательность формирования первичных скелетных элементов у келловейских аммонитид. Изв.АН СССР, сер.биол., т.6, № 3, стр.381-384.
- Ш у л ь г а - Н е с т е р е н к о М.И. 1926. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов. БМОИП, отд.геол., т.IV (I-2), стр.81-99.
- В i e d e r m a n n W. 1914 (in Wintesstein). Handbuch der

Vergleichenden Physiologie. S. 319-1185. Jena.

- B i r k e l u n d T. 1967. Submicroscopic shell structures in early growth-stage of Maastrichtian ammonites. Medd. Dansk. Geol. Foren. Bd. 17, H.1, p.95-101.
- B i r k e l u n d T., H a n s e n H., 1968. Early shell growth and structures of the septa and the siphoncular tube in some maastrichtien ammonites. Medd. Dansk.Geol.Foren., 18, N 1, p.71-78.
- B i r k e l u n d T., H a n s e n H. 1974. Shell ultrastructures of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleodea and their taxonomic implication. Biol.Ser.Dan.Vid.Selsk., Bd. 20, N 6, p. 1-34.
- B i r k e l u n d T., H a n s e n H. 1975. Further remarks on the postembryonic Hypophylloceras shell. Bull.Geol.Soc. Denm., 24, N 1-2, p 87-92.
- D e n t o n E., G i l p i n - B r o w n J. 1966. On the buoyancy of the Pearly Nautilus. J.mar.biol.Ass.U.K., v.46, p. 723-759.
- E r b e n H., F l a j s G., S i e h l A. 1969. Die flüthontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden. Paläontographica, A 132, N 1-3, S.1-54.
- G r a n d j e a n F. 1910. Le siphon des Ammonites et das Belemnites. Bull.soc.geol.France, 4 ser., t.10,p. 496-519.
- K u l i c k i C. 1979. The Ammonite shell: its structure, development and biological significance. Pal.Polon., N 39, s.97-142.
- W e s t e r m a n n G. 1971. Form, Structure and Function of shell and siphuncle in Coiled Mesozoic Ammonoids. Life Sci. Contr.R. Ontario Mus., n 78, p.1-39.

ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Табл. I.

а-в. *Cadoceras* sp. (обр. II31): а-про- и примасепта и стенка протоконха с вентральной стороны (x 2000); б-прохоанитовая септальная трубка на третьем обороте (x 400); в-первичный валик (x 280); г-х. *Pseudocadoceras* sp. (обр. II46): г-цекум (x-500); д-первичный валик с первичным пережимом (x 300); е-стенка раковины в середине второго оборота (x 1500); ж-прохоанитовая септальная трубка, манжета и аннулярные отложения на третьем обороте (x 350).

Табл. II.

а-*Pseudocadoceras* sp. (обр. II45): стенка раковины после первичного пережима (x 2400); б-г. *Sigaloceras* sp. (обр. III0): б-стенка протоконха у просепты (x 2000); в-цекум, протоконх и начало сифона (x 500); г-прохоанитовая септальная трубка на втором обороте (x 2000). д-*Kosmoceras* sp. (обр. II01): фиксатор, цекум и протоконх (x 300); е-*Kosmoceras* sp. (обр. II05): первичный валик и первичный пережим.

Табл. III.

а-*Pseudocadoceras cuneatum* (Sas.), Рязанская область, сел. Елатъя, р. Ока, средний келловей (x I); б-*Cadoceras (Rondiceras) tschefkini* (d'Orb.), Рязанская область, сел. Елатъя, р. Ока, средний келловей (x I); в-*Lunuloceras (Lunuloceras) compressum* (Quens.), Грузия, р. Гега, средний келловей (x I); г-*Kosmoceras (Kosmoceras) pellucidum* Teiss., Дагестан, сел. Голотль, р. Аварское Койсу, средний келловей (x I); д-*Sigaloceras enedatum* (Nik.), Рязанская область, сел. Елатъя, р.

Ока, средний келловей (x I); е-*Putealiceras (Putealiceras) svenum* (Bonar.), Северный Кавказ, р.Чегем, средний келловей (x I); ж-*Putealiceras (Zieteniceras) tsytovitchae* (Zeiss), Дагестан, сел.Голотль, р.Аварское Койсу, средний келловей (x I).

Таблица I



а



б



в



д



г



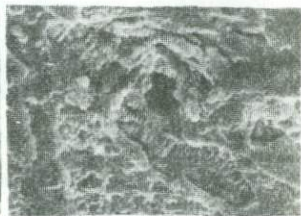
е



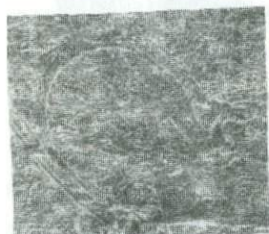
ж



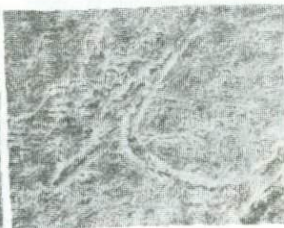
а



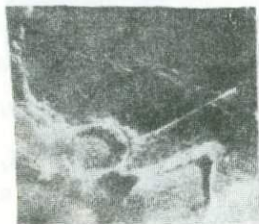
б



в



г

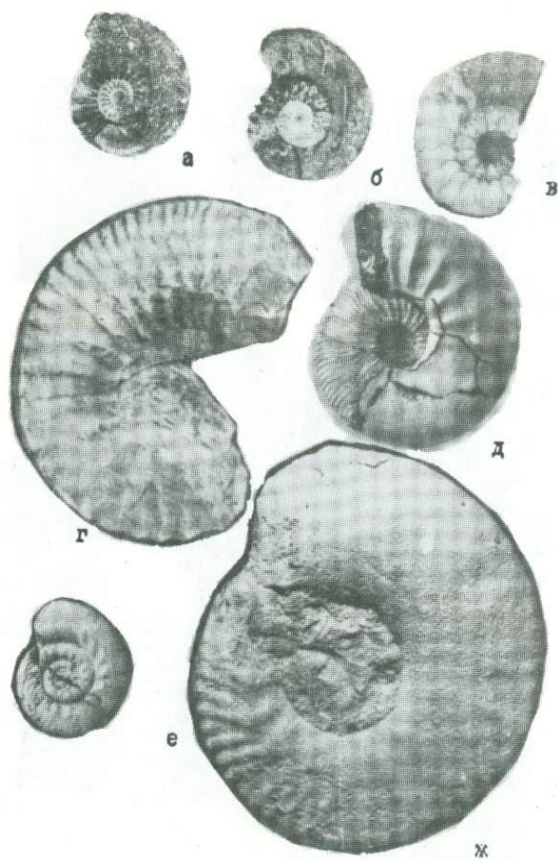


д



е

Таблица III



НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ
СЕЛЬДЕОБРАЗНЫХ КАЙНОЗОЯ ГРУЗИИ

Ц.Д. Габелая

Хотя первые представители сельдеобразных известны из меловых отложений, на территории Кавказа они появляются лишь в палеогене. Самая древняя ихтиофауна, содержащая представителей отряда сельдеобразных, приурочена к мелкозернистым, плотным песчаникам эоценового возраста, развитым в ущелье р. Дабахана в окрестностях г. Тбилиси.

Предварительная обработка довольно скудных отпечатков ископаемых рыб из Дабахана показала несомненную важность этой фауны для выяснения истории формирования ихтиофауны Кавказа. П.Г. Данильченко (1962) в статье, посвященной исследованию ископаемых рыб местонахождения Дабахана, дает список ихтиофауны. В этом списке четыре новых для ихтиофауны Кавказа вида, принадлежащих семействам: *Argentiniidae* (*Proargentina nebulosa* Dan.), *Sternoptychidae* (*Polypnooides levis* Dan.), *Gonostomatidae* (*Vincigueria distincta* Dan.), *Astronesthidae* (*Astronestes pravus* Dan.) .

Кроме перечисленных форм, из Дабахана известны: *Eomicetophum gracile* Dan., *Bregmaceros filamentosus* (Priem), *Lephotis lenis* Dan., *Palauphyes pinnatus* Dan., *Lepidopes eocaenicus* Dan., *Scrombosar-da devia* Dan., *Palaeorhynchus senectus* Dan.

Существенно отличается от эоценовой по составу ихтиофауна олигоценового времени, установленная по материалам для местонахождений Северного Кавказа и Закавказья. Детальный анализ этой фауны показывает, что в олигоценовом бассейне восточной части Паратетиса доминирующее положение занимали представители семей-

ства сельдевых (*Sardinae*). В это время появляются существенно отличающиеся друг от друга формы сельдевых, которые занимают как глубокие, так и пелагические части олигоценового моря. Особым многообразием форм отличаются представители родов *Sardinella*, *Romolobus*, *Alosa* и др. Наряду с сельдевыми продолжают существовать и эоценовые формы, по-видимому, приспособившиеся к изменившимся условиям среды. Среди них особо следует отметить представителей родов *Vincigueria* (*V. Obscura* Dan. рис. I; *V. talgiensis* Dan., *Preargebtiba* (*P. inclinata*)).

Однако, исключительно бурного развития в олигоцене достигает род *Sardinella*, наиболее ранняя форма которого *S. rata* Dan. (рис. 2) известна из хадумского горизонта Северного Кавказа (р. Кубань, р. Белая и др.) и Закавказья (р. Гумиста, Груз. ССР; Апшеронский п-ов, Азерб. ССР). Нижнехадумский вид *Romolobus curtus* Dan. к верхнему хадуму замещается другой формой *Romolobus facialis* Dan. Впервые в истории развития сельдеобразных появляется род *Alosa* Cuv. с древнейшим представителем этого рода *Alosa genuiana* Dan. (рис. 3), установленный в нижнеолигоценовых отложениях окрестностей г. Сухуми на р. Гумиста. Этот вид встречается также в верхнемайкопских отложениях, развитых у сс. Энгехарам и Мельгам (Азерб. ССР, Джафарова, 1964).

Из местонахождения Гумиста известны также *Vincigueria ibscuga* Dan. и *Scoroloides glarissianus* Agas., рис. 4). Эти виды найдены и на Северном Кавказе и в Азербайджане. Отложения, содержащие новую форму винцигуерий *V. talgiensis* Dan. (Дагестан, р-н Талги), также датируются хадумским горизонтом.

На Северном Кавказе в нижнеолигоценовых отложениях появляется представитель семейства *Sternoptychidae* — *Argyropelecus* cos -

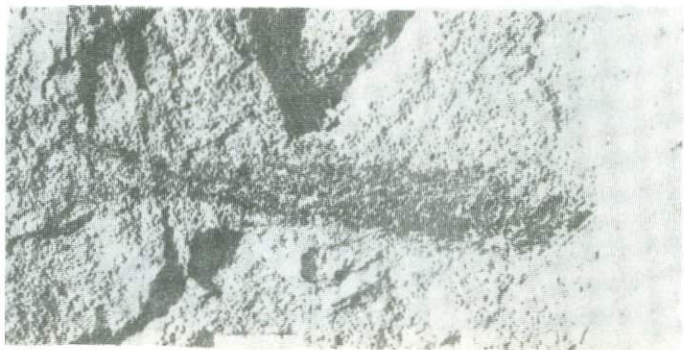


Рис. 1. *Vincigueria obscura* Dan. Гумиста, Груз.ССР.

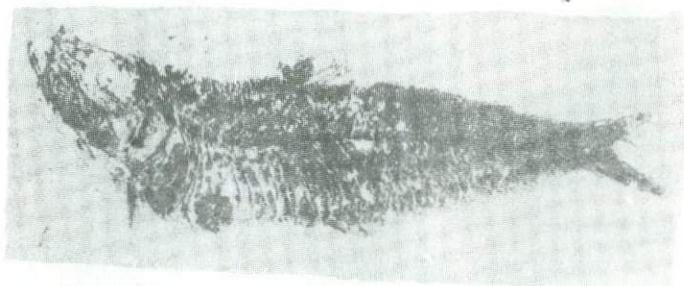


Рис. 2. *Sardinella gata* Dan. Сев. Кавказ (по П.Г.Данильченко, 1960).



Рис. 3. *Alosa genuina* Дан. Гумиста, Груз.ССР.

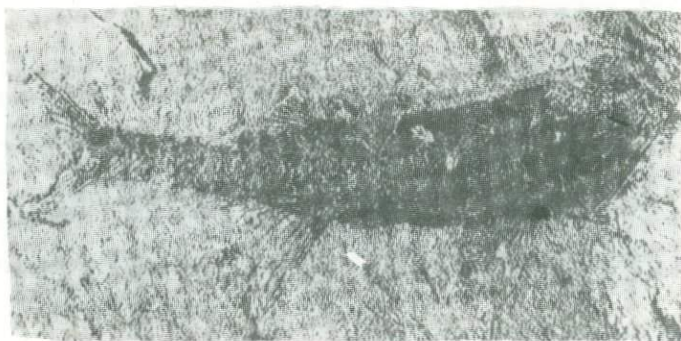


Рис. 4. *Scopeloides glarisianus* (Agassiz). Гумиста,
Груз.ССР.

novicii Соам. et Pausa, который до последнего времени был известен лишь из нижнеолигоценовых отложений Карпат.

Хотя во второй половине олигоценового времени на Кавказе замечается некоторое обеднение ихтиофауны, тем не менее сельдевые сохраняют свое доминирующее положение. Более того, в это время появляется новая форма сардинел — *Sardinella sardinites* (Heckel), получившая широкое распространение в конце олигоцена и начале миоцена в Западной Европе.

Условия среды нижнеолигоценового моря Паратетиса, по-видимому, благоприятствовали интенсивному формообразованию и широкому расселению ихтиофауны. В семействе Clupeidae появляется новый вид рода *Sardinella* — *S. engrauliformes* (Smirnov), впервые установленный в отложениях зурамакентского горизонта и довольно быстро расселившийся во всем миоценовом бассейне Кавказа. Первоначально остатки сельдевых из зурамакентского горизонта В.П. Смирновым (1935–1936) были отнесены к роду *Clupea*, точнее, к трем его видам: *S. engrauliformes*, *S. sprattus* и *S. sardinosprattus*. Позже, в результате детального изучения сельдевых из зурамакентского местонахождения, П.Г. Данильченко (1960) относит эти формы к роду *Sardinella*, объединив при этом все три вида в один — *S. engrauliformes*. Присутствие этого вида установлено также и в верхнемайкопских отложениях Апшеронского п-ва (Дзафарова, 1962).

Вновь широко представлен в миоценовых морях Восточного Паратетиса *Pomolobus*, но уже новым видом *P. antiquus* (Smirnov), остатки которого найдены в отложениях, развитых в районах Черной речки и р. Уруп (Северный Кавказ).

В среднем миоцене, в тархано-чокракское время, наблюдается новая волна формообразования в ихтиофауне Кавказа, но, по-види-

тому, этот процесс происходит не в начале тарханского времени, когда восстанавливается нормальная связь с океаном и тарханский бассейн приобретает нормальную соленость, а заметно позже, в конце тархана, в период затруднения связи с океаном и постепенного опреснения тарханского моря. Именно в это время в Закавказье отлагаются верхнетарханские отложения, содержащие довольно обильные остатки новой формы сельдевых *Sardina prisca* V.Dan. (В. П. Данильченко, 1970), прослеживающиеся затем через всю толщу чокракского горизонта.

Широкое распространение как на Северном Кавказе, так и в Закавказье, приобретают и другие чокракские сельди. В первую очередь следует отметить такие широко распространенные формы сельдей, как *Clupeonella humilis* (Meyer) и *Pseudohilsa brevicauda* (Lendeu). Последний в начале Н.М. Ледневым (1914) ошибочно был отнесен к роду *Diplomystus*, но впоследствии В.В. Меннером (1949) выделен в качестве нового рода *Pseudohilsa*.

В тарханских отложениях Северного Кавказа и Керченского п-ва встречается также глубоководная форма *Vinciguerrtia merklini* Dan., которая появляется в этих же местах в начале олигоцена.

В конце среднего миоцена, в караганское время, усиливается опреснение бассейна. Сельдевые продолжают доминировать в ихтиофауне этого времени, появляются новые формы, широко расселившиеся особенно в Закавказье.

Чокракскую анчоусовидную тельку *Sardinella engrauliformes* сменяет более изящная короткоголовая форма *S. karaganica* V.Dan., найденная в караганских отложениях среднего течения р. Сумгаит (Азербайджан), а *Sardina prisca* замещается новым видом *S. media* V.Dan. (Данильченко, 1970).

Только в караганском бассейне на юге СССР представлены формой *Clupeonella assimulata* V.Dan., связанной непосредственным родством с чокракским *Clupeonella humilis*. Впервые в истории развития сельдевых появляется род *Sprattus* с наиболее древним представителем *Sprattus parvulus* V.Dan. Обильны в это время и пузанки, представленные относительно мелкой формой — *Alova minima* V.Dan.

Таким образом, хотя начало бурного развития *Clupeiformes* на Кавказе намечается уже с олигоцена, настоящего расцвета представители этого отряда, а особенно семейства *Clupeidae*, достигают лишь к концу среднего миоцена, захватывая почти все участки сильно опресненных морей Паратетиса. Вполне справедливо, нам кажется, замечание В.П.Данильченко (1970) о том, что "караганское море с полным основанием можно назвать морем сельдей".

В конце караганского времени связь бассейна с океаном возобновляется и, следовательно, повышается соленость моря. Этот процесс заметно усиливается в конце среднего миоцена, когда отлагались отложения конкского горизонта. С этим временем связано и обеднение ихтиофауны вообще, в том числе и сельдеобразных. Действительно, сведения об остатках рыб конкского горизонта весьма скудны и обрывочны. Известные несколько фрагментарных находок сардельки (род *Clupeonella*) и кефали лишь подтверждают выказанное предположение о бедности ихтиофауны Паратетиса в конкское время. Такое обеднение ихтиофауны вряд ли можно объяснить только лишь неблагоприятными условиями захоронения остатков рыб, как об этом пишет В.П.Данильченко (1970, стр.17). По всей вероятности, тут причина более сложная. Возможно, что эндемичные формы Паратетиса являлись относительно стенобионтными и чутко реагировали на изменение условий среды (соленость, температура, глубина), что

в конечном счете могло вызвать, если не вымирание, то, во всяком случае, существенное замедление их развития. Иначе, чем же объяснить тот факт, что именно при изоляции бассейна, понижении солености и повышении температуры наблюдается резкое увеличение формообразования и их широкое расселение.

В верхнем миоцене, в сарматское время, вновь наступают условия замкнутого бассейна, происходит постепенное опреснение и обмеление вод (Мусхелишвили, 1970). Ихтиофауна этого отрезка времени осваивает все участки бассейна. Не последнюю роль в ассоциации ихтиофауны играют и сельдевые, среди которых особенно многочисленны представители рода *Sarmatella* (*S. vuckotinovici*), встречающиеся по всему мощному разрезу сарматского яруса. Нескольким реже попадаются остатки рода *Sprattus* (*Sprattus* sp., Северный Кавказ), должно быть, заметно отличающегося от своего караганского предшественника *S. parvulus* V. Dan. К сожалению, из-за скудности и фрагментарности остатков ископаемого шпрота из Северного Кавказа его видовая принадлежность до сих пор не выяснена.

Начало плиоцена в пределах Кавказа представлено маломощными мергелистыми отложениями нижнеэоценового возраста, свидетельствующими о наличии здесь бассейна с относительно высокой соленостью, несомненно имеющей связь с океаном (Давиташвили, 1931). Однако во второй половине эоценового века занятая бассейном площадь сильно сокращается и распадается на отдельные, почти разобщенные, с различными биономическими условиями участки. Соленость бассейна резко понижается и отлагаются мелководные разномощные отложения. Судя по остаткам моллюсков, фораминифер и листьев растений, температура воды должна была быть довольно

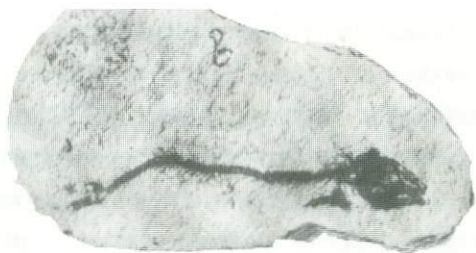


Рис. 5. *Sardinella milanovskii* Menner. Гвада, Груз.ССР.



Рис. 6. *Alosa elegans* Gab. Гвада, Груз.ССР.

высокой (Бадзошвили, 1968). К сожалению, мы мало знаем не только о сельдях мезотического времени Кавказа, но и вообще об ихтиофауне этого века. Находки нескольких фрагментарных остатков одного представителя сельдевых *Sardinella milanovskii* Men. (Грузинская ССР, Ланчутский р-н, с. Чочкати; Габелая, 1976), тресковых и морских окуней (Азербайджан; Богачев, 1942), естественно, не могут восстановить картину заселения ихтиофауной мезотического бассейна Кавказа. Отсутствие сведений о мезотических рыбах Кавказа, как нам кажется, частично объясняется, по-видимому, недостаточной изученностью этих отложений и, возможно, неблагоприятными условиями захоронения органических остатков, особенно, отпечатков рыб.

В понтическое время Понто-Каспийский бассейн представляет собой замкнутое море, окончательно изолированное от Тетиса. Воды этого бассейна характеризуются слабой соленостью и относительно высокой температурой. К концу нижнего плиоцена море распадается на отдельные, слабо связанные друг с другом бассейны. Естественно, что каждый из этих участков разнится друг от друга своим гидрологическим режимом и создаются условия для развития эндемичных форм рыб. В понтических отложениях Азербайджана В.В. Богачев (1938) описывает *Clupeomella vexata* Bog. и *C. binagadensis* Bog. В Армении аналогичные по возрасту отложения содержат уже остатки другой формы тюльки - *C. pliocenica*, описанной В.В. Меннером (1949).

На территории Грузии в недавно открытом местонахождении близ Очамчиры (Абхазия), датированном понт-киммерием (Габелая, Рамишвили, Майсурадзе, 1970), из сельдевых, кроме *Sardinella milanovskii* (рис. 5), установлено несколько новых форм: *Alosa oblonga* Gab., *Alosa torosa* Gabel. *Alosa* sp. и *Alosa elegans* G. (рис. 6).

Как показывает палеонтологический материал, в икhtiофауне понтического времени Понто-Каспийской области сельдевые занимали не менее господствующее положение, чем это наблюдалось в караганское время.

С конца понтического времени развитие черноморского и каспийского бассейнов протекает изолированно, лишь иногда сохраняя затрудненную связь между собой. Естественно, что это обстоятельство находит свое отражение и в развитии икhtiофауны. В черноморском бассейне в киммерийское время, судя по очамчирской фауне, сохраняется понтический облик икhtiофауны, в отличие от каспийского бассейна, где в относительно более молодых акчагыльских отложениях Апшеронского п-ва найдены *Alova* (*Caspialova*) *gracilis* Vog., а в восточной оконечности акчагыльского бассейна в Туркмении - *Sardinella midiocris*.

Нам ничего не известно о позднеплиоценовых рыбах Понто-Каспийской области. Во всяком случае, остатки рассматриваемых групп икhtiофауны в отложениях верхнего плиоцена Кавказа не обнаружены.

Распространение сельдеобразных Кавказа

Виды	Олигоцен					Миоцен				Плиоцен				
	Зопен	Хадум	Миагинское-Мушкетерское	Ривки	Зурмакент	Тархан	Чокрак	Караган	Сармаг	Мезис	Понт	Киммерий	Куяльик	Гурий
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Sardinella rata</i>		+	+						+					
<i>Sardinella milanovkii</i>										+	+	+		+
<i>Sardinella sardinites</i>			+											
<i>S. engrauliformis</i>					+									
<i>S. karaganica</i>							+							

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Pomolobus curtus</i>		+												
<i>P. facilis</i>		+												
<i>P. antiquus</i>					+									
<i>Alosa genuina</i>		+												
<i>A. minima</i>								+						
<i>A. praecursor</i>														+
<i>A. elegans</i>											+	+		
<i>A. oblonga</i>											+	+		
<i>A. torosa</i>											+	+		
<i>A. lata</i>											+	+		
<i>Sardina prisca</i>						+	+							
<i>S. media</i>									+					
<i>Clupeonella assimulata</i>									+					
<i>C. pliocenica</i>												+		
<i>C. vexata</i>												+		
<i>Sprattus parvulus</i>									+					
<i>Sprattus sp.</i>										+				
<i>Sarmatella vuckotinovici</i>										+				
<i>Pseudohilsa brevicauda</i>								-						
<i>Proargentina nebulosa</i>	+													
<i>Vinciguerria obscura</i>		+												
<i>V. talgiensis</i>			+											
<i>V. distincta</i>		+												
<i>V. merklini</i>							+							
<i>Scopeloides glarisionus</i>		+												
<i>Argyrolepecus cosmovicii</i>		+												
<i>Polipnoides levis</i>		+												
<i>Astronesthes praevis</i>		+												

SOME CHARACTERISTIC FEATURES OF THE PHYLOGENETIC HISTORY
OF CENOZOIC CLUPEIFORMS OF GEORGIA

S u m m a r y

The phylogenetic history of the Clupeidae is usually related to the genus *Diplomystus*. Early in the Tertiary two different phylogenetic branches of the latter developed. It is presumed that the genus *Pseudohilsa* is phylogenetically related not to the genus *Primisardinella*, as is currently accepted, but rather to *Sardinella*. Likewise *Sprattus* originated from *Pseudohilsa* and not from *Clupeonella*.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Б а д з о ш в и л и Ц.И. 1968. Морские моллюски мезотиса Западной Грузии и их значение для стратиграфии. Автореф. канд. дисс. Тбилиси.
- Б о г а ч е в В.В. 1938. Палеонтологические заметки. Тр. Азерб. фил. АН СССР, геол. сер., т. IX/39. Баку.
- Б о г а ч е в В.В. 1942. Материалы к ихтиофауне мезотического моря. Докл. АН СССР, т. 37, № 2.
- Г а б е л а я Ц.Д. 1976. Рыбы плиоценовых отложений Грузии. Тбилиси.
- Г а б е л а я Ц.Д., Р а м и ш в и л и И.Ш., М а й с у р а д з е Л.С. 1970. К стратиграфии рыбных слоев Гвада (Абхазия). Сообщ. АН ГССР, т. 60, № 2.

- Д а в и т а ш в и л и Л.Ш. 1931. К истории мезотического бассейна. Азерб.нефт.хоз., № 1.
- Д а н и л ь ч е н к о П.Г. 1960. Костистые рыбы майкопских отложений Кавказа. Тр. Палеонтологического института, т. XXVIII. Москва.
- Д а н и л ь ч е н к о П.Г. 1962. Рыбы Дабаханской свиты Грузии. Палеонтол.ж., № 1.
- Д а н и л ь ч е н к о П.Г. 1970. Сельдевые (Clupeidae) неогеновых морей восточной окраины Паратетиса. Автореф. Москва.
- Д ж а ф а р о в а Ж.Д. 1962. Майкопские рыбы Акбуруне. Докл.АН Азерб.ССР, т. XVIII, № II.
- Л е д н е в Н.М. 1914. Фауна рыбных пластов Апшерона. Тр. Геол. ком., нов.сер., вып. 80.
- М е н н е р В.В. 1949. Класс Pisces. Рыбы. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. XIII. Неоген.
- М у с х е л и ш в и л и Л.В. 1970. Историческое развитие сарматской моллюсковой фауны Западной Грузии. Автореф. Тбилиси.
- С м и р н о в В.П. 1935-1936. Рыбы Северо-Кавказского олигоцена. Тр. Узбекск. Гос. ун-та, т. I.

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ БОЛЬШЕГОЛОВЫХ ЧЕРЕПАХ

В.М. Чхиквадзе

Семейство большеголовых черепах или платистернид (*Platysternidae*) представлено в современной фауне единственным видом *Platysternon megacephalum*, который распространен в Индокитае и прилегающих районах Бирмы и Южного Китая (Wermuth, Mertens, 1961; Mlynarski, Wermuth, 1971). Реликтовый ареал и особенности морфологии большеголовых черепах (Boulenger, 1887; Baur, 1893; Gaffney, 1975) не оставляли тени сомнения в филогенетической самостоятельности этой группы. Однако степень близости платистернид к другим семействам черепах оставалась до настоящего времени неясной (рис. I).

Проблематичность систематического положения группы была вызвана отсутствием находок ископаемых представителей. Правда, имелись указания на нахождение форм, якобы относящихся к платистернидам в нижнем меле Китая — *Scutemys tecta* (Wilman, 1930; Yeh, 1963) и в плиоцене Украины — *Macrocephalochelys pontica* (Пидопличко, Таращук, 1960; Таращук, 1971). Однако имеются основания предполагать, что материалы, описанные под названием *Scutemys tecta* (передняя часть пластрона и череп), относятся к *Sinochelys applanata* (описан по панцирю, у которого отсутствует передняя часть пластрона; оба вида происходят из одного местонахождения) (Чхиквадзе, 1976 а). А *Macrocephalochelys pontica* является младшим синонимом *Chelydropsis porosai* и относится к семейству *Chelydridae* (Чхиквадзе, 1973, 1980).

В настоящее время известен только один род ископаемых платистернид — *Planiplastron* остатки которого найдены пока лишь в Каза-

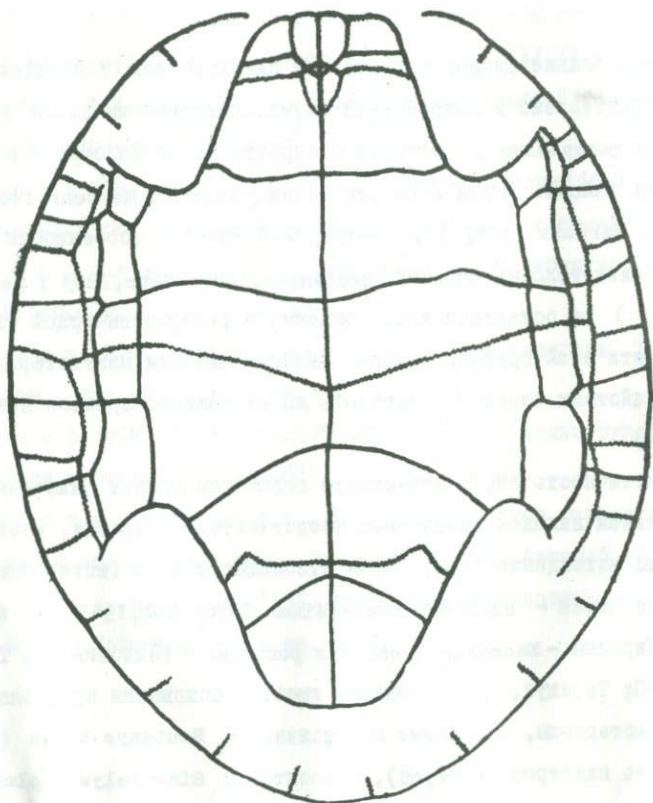


Рис. 5. *Plesiochelys solodurensis*

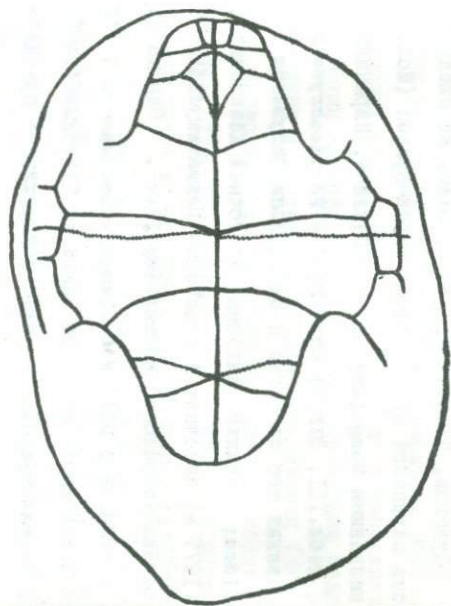


Fig. 6. *Phasiochelys chungkingensis*

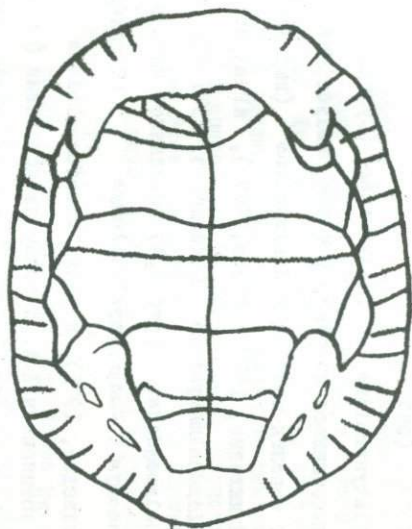


Fig. 4. *Lindholmemyx elegans*

хстане и Монголии (Чхиквадзе, 1971, 1973, 1977 б; Бендукидзе, Чхиквадзе, 1974, 1976; Яновская, Курочкин, Девяткин, 1977; Kusnezov, Chkhikvadze, 1977). (рис.2).

Идея близости *Platysternidae* и *Chelydridae* (Суханов, 1978; Gaffney, 1975) не выдерживает критики, так как *Chelydridae* происходят от вымерших черепах семейства *Sinemydidae* (верхняя яра - палеоцен Азии; Чхиквадзе, 1977 а, Broin, 1977), а *Platysternidae* от семейства *Lindholmemydidae* (Чхиквадзе, 1977 б).

Семейство *Lindholmemydidae* (рис.3,4) объединяет четыре рода: *Lindholmemyx*, *Tsaotameyx* (= *Mongolemyx*), *Elkemyx* (Чхиквадзе, 1976; Шувалов, Чхиквадзе, 1975), а также *Tienfucheloides*. Последний из них был установлен Л.А. Несовым на основании фрагментарных материалов из сеномана Средней Азии. Однако систематическое положение его оставалось не ясным (Несов, 1978). Другой вид этого рода (*Tienfucheloides jastmelchyi* sp. nov.) происходит из немеловых отложений Монголии и ранее упоминался под названием *Tsaotameyx* sp. (Шувалов, Чхиквадзе, 1979). Здесь же следует заметить, что часть карапакса из палеоцена Наран-Булака (Монголия), описанная под названием *Mongolemyx* sp. (Суханов, Нармандах, 1976, стр. 124, табл. III, фиг. 4) относится к *Pseudochrysemys gobiensis* на основании его сходства с карапаксом *Chrysemys index* (семейство *Emydidae*; нижний олигоцен, Восточный Казахстан).

Л.А. Несов (1977 а) включает в семейство *Dermatemydidae* два подсемейства: *Lindholmemydidae* и *Dermatemydidae*. Однако даже при учете всех имеющихся у рода *Mongolemyx* (= *Tsaotameyx*) признаков семейства *Dermatemydidae*, он никак не "укладывается" в рамки семейства *Dermatemydidae*, но зато обнаруживает признаки сходства с родом *Planiplastron* с одной стороны, и с азиатскими

представителями семейства *Plesiochelyidae* - с другой (Чхиквадзе, 1977 б) (рис.4). Сходство это особенно поражает при сопоставлении палеоценовых *Tsaotanyus tatarinovi* и *Ts.geshetovi* (Суханов, Нармандах, 1976) с олигоценным *Planiplastron tatarinovi*. Учитывая факт наличия платистернид в нижнем олигоцене Монголии (Яновская, Курочкин, Девяткин, 1977), получаем в Азии почти непрерывный эволюционный ряд, начиная от раннемелового *Tienfischelidae* до современного *Platysternon*. Сходство *Lindholmemydidae* с азиатскими *Plesiochelyidae* также не случайно, оно указывает на филогенетическую близость этих групп (Чхиквадзе, 1977 б; Шувалов, Чхиквадзе, 1975).

Что же касается собственно семейства *Dermatemydidae* (*sensu stricto*), то оно состоит из североамериканских родов: *Agomphus* (поздний мел - эоцен), *Vartemys* (эоцен) и *Dermatemys* (современный) (Несов, 1977 а; Чхиквадзе, 1976 б). Эти черепахи отличаются от *Lindholmemydidae* не только большей редукцией *f. stapedia-temporale*, слиянием гулярных щитков с гумеральными, пересечением энтопластрона гумеро-пекторальной борозой, присутствием нухальных ребер (Несов, 1977 а), но и несравненно более крупным и широким энтопластроном, слабее развитыми подпорками, наличием тенденции к редукции последних невральных (Чхиквадзе, 1976 б) и совершенно иным типом сочленения шейных позвонков (Суханов, Нармандах, 1976; Williams, 1950). Вышеизложенное свидетельствует о значительных морфологических отличиях, которые подтверждают длительную независимую эволюцию этих групп. Поэтому представляется оправданным сохранить за *Lindholmemydidae* статус самостоятельного семейства и включить его в состав надсемейства *Platysternoiidae*.

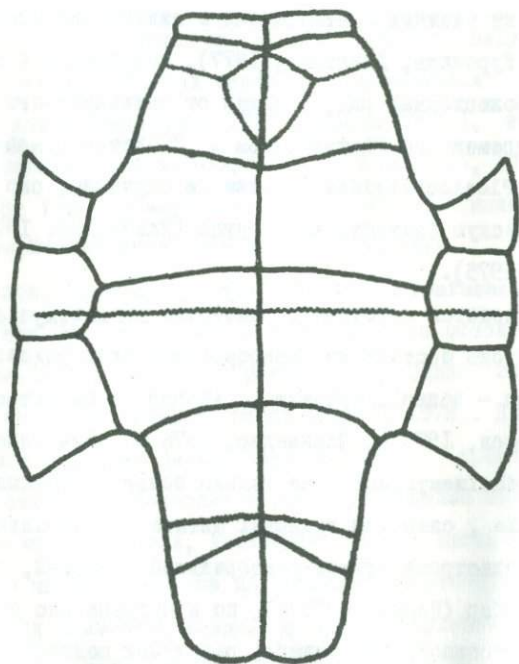


Fig. 3. *Tsactanemys elegans*

Относительно недавно (Чхиквадзе, 1973) было высказано предположение о том, что *Lindholmemydidae* является предковой группой для всех *Testudinoidae* (семейства: *Testudinidae*, *Emydidae*, *Vagaturidae*, *Geosemydidae*). Однако в настоящее время это мнение не подтверждается для семейств *Testudinidae* и *Geosemydidae*, хотя вопрос о близости *Lindholmemydidae* с семействами *Emydidae* и *Vagaturidae* остается все еще не решенным.

Новые материалы из мезозоя и палеоцена Монголии, Средней Азии и Китая, а также олигоцена Монголии и олигоцен-миоцена Казахстана, сделали возможным окончательно убедиться в филогенетической связи семейств *Plesiochelyidae*, *Lindholmemydidae* и *Platysternidae*. Морфологический ряд: *Plesiochelys*, *Tienfucheloides*, *Tsaotatemys*, *Planiplastron*, *Platysternon*, по-видимому, является и филогенетическим рядом. Этот ряд иллюстрирует независимое от *Testudinidae* и *Geosemydidae* редукцию гулярных щитков. Известно, что позднемиоценовые *Lindholmemydidae* (*Tsaotatemys*, *Lindholmemyd*, *Elkemyd*) не имели гулярных щитков, тогда как у эоценовых *Testudinidae* и *Geosemydidae* они имелись (*Kansuchelys sharanensis*, Mlynarski, 1976, рис. 100; *Echmatemys callorige*, E. douglassi, Gilmore, 1915, рис. 10, 12; *E. orlovi*, Чхиквадзе, 1973, табл. X, фиг. 6; рис. 9). У архаичных *Testudinidae* известны также и рудименты каудальных щитков (Чхиквадзе, 1973), которые не известны у *Plesiochelyidae*, *Platysternidae* и *Lindholmemydidae*, но зато известны у *Sinochelyidae*. Независимая редукция гулярных щитков в надсемействах *Testudinidae* и *Platysternoidea* представляет собой наглядный пример параллельного развития.

Ниже дано описание двух новых видов ископаемых черепов надсемейства *Platysternoidea*: *Tienfucheloides jastmelchyi* sp. nov. и *Planiplastron zaisanense* sp. nov.

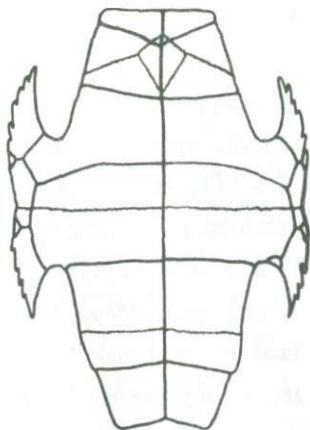
Семейство Lindholmeuidae

Род Tienfucheloides Nessov, 1978

Материал, использованный Л.А. Несовым (1978) при описании *Tienfucheloides undatus* и слишком фрагментарным, однако названный автор смог подметить самую важную и характерную черту этого рода - слабую редукцию ребра I туловищного позвонка. Отсутствие элементов пластрона и нухальной пластинки не позволили Л.А. Несову определить его систематическое положение. Новый материал из раннего мела Монголии расширил наши представления о роде *Tienfucheloides* и дал основание отнести его к семейству Lindholmeuidae.

Род *Tienfucheloides* отличается от родов *Lindholmeus* и *Tsaotaleus* мелкими размерами, слабой редукцией ребра I туловищного позвонка, сильно выраженной складчатостью внешней поверхности карапакса. Кроме этого, от *Lindholmeus* он отличается более слабым развитием подпорок, а от *Tsaotaleus* - относительно более толстым панцирем, особенно пластроном.

Род *Tienfucheloides* не может относиться к семейству *Plesiochelyidae* (Несов, 1977 б), так как от западноевропейских плезиохелисов (рис.5) он отличается мелкими размерами, отсутствием нухаловидных щитков и наличием всего 3 пар инфрамаргинальных щитков, а от азиатских плезиохелисов (рис.6) отличается более смещенной к аксилярной вырезке инфрамаргинальными щитками (отличия последних незначительны, что подтверждает близость семейств *Lindholmeuidae* и азиатских *Plesiochelyidae*).



Puc. 2. Planiplastron tatarinovi



Puc. 1. Platysternon megacephalun

Название вида от *Jastmelchyi* (монг.) — черепаха.

Этот вид представлен в коллекции Института палеобиологии АН СССР следующими материалами: нухальная пластинка, невральные, костальные (в том числе I и VI), периферальные (в том числе и из области мостов), гиопластроны и гипопластроны (голотип — левый гиопластрон № II-I5-I). Все из местонахождения: Цаган-Ариг-Худук в Монголии; нижний мел, апт-альб; сборы В.Ф. Шувалова, 1978 г.

Мелкая, до 15 см длины пресноводная черепаха. Внешняя поверхность карапакса ругозистая, морщинистая, пластрон почти гладкий. Элементы панциря толстые, особенно массивны центральные участки гио- и гипопластронов. Нухальная вырезка слабо выражена. Кожно-роговая борозда на карапаксе отдалена от свободного края и лишь на нухальной пластинке она близка к свободному краю. На гио- и гипопластроне кожно-роговая борозда расположена вблизи свободного края (по-видимому, она также расположена и на отсутствующих в нашей коллекции эпи- и ксифипластромах). Цервикальный щиток маленький. Первый невральный щиток не заходит на нухальную пластинку. Первая костальная с длинным, но узким следом ребра первого туловищного позвонка. Вертебральные щитки широкие. Морфология периферальных, в том числе и характер сочленения периферальных с пластроном, идентичен типовому виду. Подпорки массивные в основании, но, по-видимому, простираются на незначительную длину костальных (скорее всего, как у *Tsactanemus elegans*). Форма энто-гиопластрального шва свидетельствует о суженном в задней части энтопластроне. Гумеро-пекторальная борозда проходит позади энтопластроны, а вблизи от свободного края резко изогнута вперед.

Медиальный шов гио- и гипопластронов так же, как и гио-гипопластральный шов, отличается своей мощностью из-за массивности самих пластинок. Медиальная часть гипопластронов вклинивается между ксифипластроном.

Новый вид отличается от *T. undatus* широкими вертебральными, более узким следом ребра первого туловищного позвонка на первой костальной пластинке. Невральные и периферальные не отличаются,

Нужно заметить, что ребро первого туловищного позвонка сильно развито не только у *Triassochelys duk*, как это считает Л.А. Невсов (1978), но и у многих юрских черепах Западной Европы (*Platychelys oberndorferi*, *Plesiochelys etalloni*, *P. jaccardi* и *Thalassemys hugii*, Bram, 1965). Учитывая это, а также сходство панцирей *Lindholmemydidae* и *Plesiochelyidae* можно утверждать, что в случае с *Tienfucheloides* мы имеем дело с самым архаичным представителем семейства *Lindholmemydidae*.

Семейство *Platysternidae*

Род *Planiplastron* Škvikvadze, 1971

Род *Planiplastron* отличается от современного *Platysternon* более крупными инфрамаргинальными щитками и более длинным швом, соединяющим пластрон с карапаксом.

Planiplastron tatrinoi Škvikvadze, 1971

Голотип - ИП, № КК-7; Центральный Казахстан, Тургайская впадина, 60 км к юго-востоку от г. Дзезказган, урочище Кызыл-Как; средний олигоцен (рис. 2).

Широкие и короткие интергулярные щитки едва заходят на эпипластрон, их задние и передние края не параллельны. В области мостов пекторальные щитки почти достигают латеральных швов гиопластрона и доминируют над передними инфрамаргинальными щитками в окаймлении угла аксилярной вырезки. Иногда в углах ингвинальной вырезки расположен маленький дополнительный инфрамаргинальный щиток.

Распространение. Средний олигоцен; Центральный Казахстан, а также, по-видимому, средний олигоцен Восточного Казахстана (местонахождение Майлибай) (Чхиквадзе, Шевырева, 1975).

Замечания. Реконструкция пластрона *P.tatarinovi*, приведенная в первоописании (Чхиквадзе, 1971), не совсем удачна. В частности, действительная ширина гио- и гиопластронов несколько меньше.

Planiplastron zaisanense sp.nov.

Голотип — латеральная область левого гиопластрона; коллекция Института палеобиологии АН СССР, № 7-49-2, Восточный Казахстан, Зайсанская котловина, местонахождение Конур-Кура; нижний миоцен, акжарская свита (Чхиквадзе, 1973, рис.6, табл.VII, фиг.4).

Эпипластрон массивный, рудименты гулярных щитков отсутствуют. Интергулярный щиток заходит на энтопластрон. Кожно-роговая борозда эпипластрона проходит вблизи свободного края, а в латеральных частях незначительно отдалается от него. Область, непосредственно примыкающая к эпипластральному симфизу, утолщена.

Новый вид отличается от *Planiplastron tatarinovi* более толстыми эпипластрономы, более отдаленной от бокового свободного края эпипластронов кожно-роговой бороздой. Пекторальные щитки нового вида, в отличие от *P.tatarinovi* не доминируют над передними инф-

рамаргинальными щитками в окаймлении угла подмышечной вырезки.

К этому виду, по-видимому, относятся также материалы из местонахождений Кентюбек и Саякен в Центральном Казахстане и Северном Приаралье (Бендукидзе, Чхиквадзе, 1974, 1976).

ON THE QUESTION OF THE ORIGIN OF THE BIG-HEADED TURTLE

(PLATYSTERNIDAE)

V.M. SKHIKVADZE

S u m m a r y

The superfamily Platysternoidea includes the family Lindholmemydidae (genera Lindholmemys, Mongolemys) and the family Platysternidae (genera Planiplastron, Platysternon).

Morphological series Plesiochelys-Mongolemys- Planiplastron-Platysternon represents, presumably, also the phylogenetic series. The author produces the diagnosis and descriptions of the superfamily Platysternoidea, family Lindholmemydidae, genus Planiplastron and the species Planiplastron tatarinovi and P. zaisanense sp. nov.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Бендукидзе О.Г., Чхиквадзе В.М. 1974. Новые данные о третичных черепахах Северного Приаралья. БМОИП, отд. геол., т.49, № 4, стр.160.
- Бендукидзе О.Г., Чхиквадзе В.М. 1976. Предварительные результаты изучения ископаемых амфибий, рептилий и птиц Тургая и Устурта. БМОИП, отд. геол., т.51, вып.5, стр.156.
- Несов Л.А. 1977 а. Строение черепа раннемеловой черепахи семейства Adocidae. Герпетол. сб. Тр.ЗИН, № 74, стр.75-80.
- Несов Л.А. 1977 б. Черепахи и некоторые другие рептилии мела Каракалиаки. Вopr.гипертол., вып.4, стр.155-156.
- Несов Л.А. 1978. Архаичная позднемеловая черепаха из Западного Узбекистана. Палеонтол.ж., № 4, стр.101-105.
- Суханов В.Б. 1978. Подкласс Testudinata. В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Изд-во "Наука", стр.84-102. Москва.
- Суханов В.Б., Нармандах П. 1976. Палеоценовые черепахи Монголии. Тр.ССМЦЭ, вып.3, стр.107-133.
- Чхиквадзе В.М. 1971. Первая находка третичной черепахи семейства Platysternidae. Палеонтол.ж., № 4, стр.137-139.
- Чхиквадзе В.М. 1973. Третичные черепахи Зайсанской котловины. Изд-во "Мецниереба", 100 стр. Тбилиси.
- Чхиквадзе В.М. 1976 а. Новые данные об ископаемых черепахах Монголии, Китая и Восточного Казахстана. Сообщ.АНГССР, т.82, № 3, стр.745-748.
- Чхиквадзе В.М. 1976 б. Опыт естественной классификации

тестудинид (рукопись ВИНТИ).

Ч х и к в а д з е В.М. 1977 г. Ископаемые черепахи семейства *Sinemydidae*. Изв. АН СССР, сер. биол., т.3, № 3, стр.265-270.

Ч х и к в а д з е В.М. 1977 г. Происхождение и эволюция большеголовых черепах (семейство *Platysternidae*). 23 сессия ВПО, стр. 84-85.

Ч х и к в а д з е В.М. 1980. О систематическом положении пресноводных черепах неогена Молдавии, Украины и некоторых стран Центральной Европы. Сообщ. АН СССР, т.39, № 3, стр. 721-724.

Ч х и к в а д з е В.М., Ш е в ы р е в а Н.С. 1975. История фауны и экология палеогеновых черепах Зайсанской впадины. В сб.: История озер в мезозое, палеогене и неогене, стр.83-88. Ленинград.

Ш у в а л о в В.Ф., Ч х и к в а д з е В.М. 1975. Новые данные о позднемиловых черепахах Южной Монголии. Тр.ССМПЭ, вып. 2, стр. 209-224.

Ш у в а л о в В.Ф., Ч х и к в а д з е В.М. 1979. О стратиграфическом и систематическом положении некоторых пресноводных черепах из новых меловых местонахождений Монголии. Тр.ССМПЭ, вып. 8, стр.58-76.

Я н о в с к а я Н.М., К у р о ч к и н Е.Н., Д е в я т к и н Е.В. 1977. Местонахождение Эргилин-Дзо - стратотип нижнего олигоцена в Юго-Восточной Монголии. Тр.ССМПЭ, вып.4, стр. 14-33.

Baur G.1893. Notes on the classification of the Cryptodira, *Amer. Naturalist*, v.27, p.672-675.

Boulenger G.A.1887. Notes on the osteology of the *Platysternon*. *Ann. and Mag. of the Nat. Hist.*, 5, v.19, pp.461-465.

- Bräm H.1965. Die Schildkröten aus dem oberen Jura (Malm) der Gegend von Soloturn. Schweiz.Pal.Abb.,Bd.83,s.I-190.
- Broin F.1976.Cheloniens continentaux du Cretace superieur et du Tertiaire de France.MemMus.Nat.,Ser.C.Sc.Terre,t,38,366.
- Gaffney E.S.1975.Phylogeny of the Chelidrid turtles: a study of shared derived characters in the skull.Fieldiana Geol., vol.33, N 9, pp.157-178.
- Gilmore C.W.1915. The fossil turtles of the Uinta formation.Mem. Carn.Mus.,v.7,N 2,pp.101-163.
- Kuznetsov W.,Chkhikvadze V.,1977.New data on fresh-water tortoises(Testudines,Emyidae) from the Middle Oligocene of the Turgay Basin(Kazakhstan,USSR).Acta.Zool.Cracoviensia,t.22, N 3,pp.37-44.
- Mlynarski M.1976.Testudines.Handbuch Palä.,G.Fischer Verlag. Stuttgart-New-York,130 S.
- Wermuth H.,Mertens R.1961. Schildkröten,Krokodile,Brückenechsen Jena,422 S.
- Williams E.E.1950.Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles.Bull.Amer.Mus.Nat.Hist., vol.6,fasc. 3,56 S.
- Yeh Hsiang-Kuei.1963.Fossil turtles of China.Plaeontol.Sinica, N 150, new ser. C,112 p.

НЕКОТОРЫЕ ЭТАПЫ ПАЛЕОБИОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ

БЫКОВ (BOVINA) КАВКАЗА

Н.И. Бурчак-Абрамович, А.К. Векуа

Изучение ископаемых быков подтрибы *Bovina* имеет большое значение для познания истории развития и установления этапов эволюции семейства *Bovidae*. Ископаемые остатки быков на территории Кавказа встречаются довольно часто и в настоящее время накопился богатый и разнообразный материал по исследуемой группе животных, позволяющей проследить историю возникновения и расселения настоящих быков на территории Кавказа, а также использовать этот материал для стратиграфической корреляции позднекайнозойских отложений Кавказа и смежных с ним территорий.

Подтриба *Bovina* на Кавказе представлена пятью родами: *Coeribos*, *Leptobos*, *Protobison*, *Bison* и *Bos*. Исключительное значение для выяснения эволюции настоящих быков подтрибы *Bovina* и уточнения геологического времени их возникновения имеет нижнеплиоценовый урмиабос (*Urmibos Bur.*), происходящий из Южного Азербайджана (Северный Иран). Урмиабос был описан Н.И. Бурчак-Абрамовичем в 1950 г. по фрагменту затылочной части черепа с основанием рогового стержня. находка сначала не привлекла внимание специалистов. И.И. Соколов (1953, стр. 582) рассматривает быка из местонахождения Урмия как возможного предка родов *Bos* и *Boëphagus*. Согласно Н.И. Бурчак-Абрамовичу (1952), урмиабос в конце миоцена образует отдельную ветвь, отходящую от общего ствола *Taurina* и угасает в нижней половине плиоцена. Следовательно, автор не склонен был признавать урмиабоса в качестве прямого предка родов *Bos* и *Boëphagus*. Одна-

ко в последующей работе Н.И. Бурчак-Абрамович (1973) присоединяется к высказываниям И.И. Соколова, отмечая, что урмиабоса с полным основанием можно рассматривать как прямого предка для родов *Bos* и *Roehrhagus*. Аналогичного мнения придерживаются и другие (Громова, Верещагин, Соколов) исследователи ископаемых быков.

Существование уже в нижнем плиоцене быка урмиабоса со столь специализированной затылочной областью черепа, приближающейся к типичному строению ее у рода *Bos*, несомненно, свидетельствует о возникновении всей трибы *Bovina* значительно раньше, чем это допускалось до открытия и описания урмиабоса. Это время уходит в глубину второй половины миоцена, а то и дальше. И.И. Соколов (1953), базируясь на находке урмийского быка, так же склонен время возникновения и расхождения основных ветвей *Bovina* отнести к верхней половине миоцена.

Таким образом, филогенетический ствол настоящих быков *Urmiabos-Bos* берет свое начало от неизвестной нам миоценовой предковой формы, обитавшей, по-видимому, где-то на территории Индии, Передней Азии или Кавказа. Неизвестна нам и промежуточная форма настоящих быков, стоящая между родами урмиабос и бос. Она должна была обитать, скорее всего, на той же территории, что и предковая миоценовая форма группы *Taurina* на территории Передней Азии, Южного Кавказа или Северной Индии.

Самым древним среди известных до сих пор представителей рода *Bos* является верхнеплиоценовый *Bos acutifrons* Lud., происходящий из сиваликских отложений Северной Индии. Однако, по мнению И.И. Соколова (1953), сиваликского быка едва ли можно рассматривать в качестве непосредственной предковой формы для филогенетически более молодых быков. Основанием для этого,

по И.И. Соколову, послужило присутствие в черепе *B. acutifrons* Lyd., наряду с признаками некоторой примитивности в строении межрогового затылочного валика, также явных признаков специализации, как наличие довольно мощных роговых стержней и значительное укорочение зароговой части черепа. Следовательно, непосредственных предков рода *Bos*, являющихся ближайшими потомками урмиабоса, следует искать в отложениях более древних, чем верхний плиоцен. Такое допущение получает сейчас серьезное обоснование в связи с новыми находками остатков быков на территории Северного Кавказа.

Недавно в Краснодарском крае в известном местонахождении ископаемых плейстоценовых позвоночных песчаного карьера Гирей был обнаружен фрагмент черепа примитивного быка с почти целыми роговыми стержнями и описан нами (Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980) в качестве нового кавказского вида быка — *Bos caucasicus* Bur. et Vek. Геологический возраст песков карьера Гирей еще не уточнен и должен быть установлен по захороненным в нем остаткам ископаемых млекопитающих. Несомненно, что костеносные пески карьера Гирей неодновременны, т.к. содержат остатки четвертичных (верхние слои) и верхнеплиоценовых животных. Присутствие в нижних слоях карьера остатков какого-то бугорчатоzubого мастодонта неоспоримо доказывает плиоценовый возраст нижней части разреза. Откуда же происходит череп описанного нами быка.

Ископаемый бык из Гирей по строению затылочной части черепа и форме роговых стержней близок к индийским быкам из группы *Bos acutifrons* — *Bos planifrons*, но отличается от них характером строения и расположения роговых стержней и некоторыми особенностями строения затылка, при этом более сходным с *Bos planifrons*, чем с *B. acutifrons*. Индийские *B. acutifrons* — *B. pla-*

nifrons и гирейский *B. caucasicus* вполне могли быть непосредственными предками более поздних видов рода *Bos*. Несомненно, между группой быков *B. acutifrons*-*B. planifrons*-*B. caucasicus* и *Urtiabos* должны были существовать и другие переходные формы, отражающие соответствующие этапы развития рассматриваемого филогенетического ряда.

Следует отметить, что среди палеонтологов нет единого мнения о систематическом положении обоих видов сиваликских быков. Так, Лидеккер (1877) сиваликских быков отнес к двум видам - *B. acutifrons* и *B. planifrons*. Позднее Пилгрим (1939) объединил их в один вид *B. planifrons*, сохранив наименование *B. planifrons* как стоящее первым в первоописании Лидеккера. Нет сомнения (это явствует из текста работы), что при установлении двух видов сиваликских быков Лидеккер лично располагал описываемыми черепами обоих видов, тогда как Пилгрим признается, что он знаком с материалом по быкам из Сиваликов лишь по описанию Лидеккера.

К сожалению, мы также лишены возможности непосредственного сравнения черепа гирейского быка с черепами сиваликских быков. Однако детальный анализ работ Лидеккера (1877) и Пилгрима (1939) убедил нас в том, что Лидеккер был прав, выделив два вида сиваликских быков: более примитивного *B. acutifrons* и относительно более близкого к позднейшим представителям рода *Bos planifrons*.

Описанный нами из местонахождения Гирей *B. caucasicus* по строению затылочной части черепа и роговых стержней ближе к *Bos planifrons*, чем к *B. acutifrons* и является более эволюционированной формой, по сравнению с *B. acutifrons*.

В эволюционной линии развития рода *Bos* плиоценовый бык из Северного Кавказа занимает как бы промежуточное положение между *B. planifrons* и *B. namadicus*. Следовательно, здесь намечается (пока в общих чертах) такой филогенетический ряд: *Urtiavos* - *B. acutifrons* - *B. planifrons* - *B. caucasicus* - *B. namadicus*.

Плейстоценовые остатки рода *Bos* довольно часто встречаются в отложениях Кавказа. Самая древняя находка происходит из нижнеплейстоценовых (бакинский ярус) озерных отложений Ахалкалаки, Южная Грузия (Векуа, 1962). В озерных песках ахалкалакского местонахождения собран довольно богатый материал, в основном, по костям конечностей, принадлежащих преимущественно какому-то бизону, но имеются и метаподии с несомненными особенностями строения, характерными для рода *Bos*.

Первобытный бык *Bos trochoceros* крупных размеров описан из нижнеплейстоценовых отложений ущелья р.Алгети (Восточная Грузия) и карьера Эмлас (Армения). В относительно более молодых отложениях Аджинаура (Западный Азербайджан) были обнаружены череп и часть посткраниального скелета ископаемого быка, отнесенного нами к *Bos cf. primigenius* (Бурчак-Абрамович, Векуа, 1980). Первая краткая характеристика этого черепа и описание условий его захоронения дается в работе Бурчак-Абрамовича (1964). В средней или верхнеплейстоценовой фауне Бинагадов (близ г.Баку) первобытные быки были представлены особым видом *Bos mastanzadei* (Бурчак-Абрамович, 1952), имеющим много общего в строении черепа с индусским первобытным быком - *Bos namadicus*. Бинагадинский первобытный бык представляется нам (Бурчак-Абрамович, 1964, стр.33) своеобразным эндемиком восточнокавказской фауны. Его сходство с индусским первобытным быком, по-видимому, указывает

на тесную зоогеографическую связь Закавказья с Индией в среднем или верхнем плейстоцене. В геологически более поздних отложениях Кирнаки (Азербайджан), в нескольких километрах от Бинагадов, найдены остатки первобытного быка типа поздних *B. primigenius* существенно отличающегося по строению черепа от быка из Бинагадов.

Первобытный бык *B. primigenius* в верхнем плейстоцене был широко распространен по всему Кавказу. Однако до самого последнего времени считалось, что первобытный бык не был представлен в палеолитической фауне млекопитающих Грузии и Кавказа. В настоящее время, однако, нами установлено, что в палеолите на территории Грузии обитала относительно мелкая фауна первобытного быка *B. primigenius*, кости которого найдены среди кухонных отбросов первобытного человека в пещерных стоянках возле Хашури, Хергула-кльде, Апианча и др. Карликовые формы первобытных быков типа *B. minutus* описаны из верхнеплейстоценовых отложений Армении и Азербайджана. О более поздних находках остатков *B. primigenius* на Кавказе сведений нет.

Таким образом, намечаются две линии развития первобытных быков рода *Bos*. Западная линия (Европа, Северная Африка, Европейская часть СССР, Крым), в которой эволюция шла от *B. trochoseus* - *B. primigenius* с его мелкими формами *B. minutus*, *B. longifrons* и др., а также домашние быки типа *B. taurus*. Восточная линия (Индия, Передняя Азия, Китай, Кавказ и др.) представлена *B. acutifrons* - *B. planifrons* - *B. caucasicus* - *B. namadicus* - *B. mastanzadei* и домашним быком - зебу (*Bos indicus*).

Недавно опубликована обстоятельная работа, посвященная описанию *Bos indicus* (Григсон, 1980). В упомянутой работе на ос-

новании детального изучения большой серии черепов домашнего зебу из разных пунктов его обширного распространения (Индия, ЮВ Азия, Передняя Азия, Африка) доказываются происхождение домашнего зебу от диких предков быка типа *Bos namadicus*. Непосредственный дикий предок *Bos indicus* пока неизвестен. Зебу встречается только в домашнем состоянии.

Угасшая боковая ветвь бовин *Prokeptobos - Epileptobos* на Кавказе представлена двумя промежуточными родами: *Icribos* и *Leptobos*. *Icribos* охарактеризован серийным материалом из среднеакчагыльского местонахождения Квабеби (Восточная Грузия). Предположительно к этому же быку отнесена нижняя челюсть из эоплейстоценовых отложений Молдавии (Алексеева, 1977).

Icribos был животным относительно крупных размеров, со своеобразными чертами строения черепа (заметно удлиненная и узкая зароговая часть черепа, отсутствие роговых стержней и зарогового валика, сильно развитые теменные гребни и др.).

Остатки *Leptobos* на Кавказе встречаются очень редко. По костям конечностей *Leptobos* установлен в местонахождениях Земю Мелвани (акчагыл), Коцахурис-кеди (акчагыл-апшерон) и Кушкунна (верхний акчагыл, Западный Азербайджан). По нашему мнению, этому же быку принадлежит и левый (?) роговой стержень из Тарибаны (Восточная Грузия).

Судя по имеющимся остаткам, *Leptobos* из Восточной Грузии был довольно крупным животным с тонкими и длинными роговыми отростками. К сожалению, фрагментарность материала лишает нас возможности полнее охарактеризовать описываемую форму. По этой же причине пока не удается установить, какой именно вид рода *Leptobos* существовал на Кавказе в конце плиоцена.

О филогенетических связях *Leptobos* из Коцахулис-кеди пока трудно сказать что-либо определенное, но мы допускаем, что *Leptobos* мог быть непосредственным потомком *Ioribos*. С таким допущением вполне согласуется и геологический возраст этих быков.

Мы располагаем скудными данными о роде *Proleptobos* представитель которого описан по единственному фрагменту черепа, найденному в миоплиоценовых отложениях Бирмы. По Пилгриму (1913) и Соколову (1953) *Proleptobos* может рассматриваться как предок рода *Leptobos*, с которым он составляет одну боковую ветвь, рано обособившуюся от главного ствола подтрибы *Bovina*. Приблизительно такая же мысль была высказана и Бурчак-Абрамовичем (1973). Однако после описания среднеакчагыльского *Ioribos* нам представляется более вероятным помещение в филогенетический ряд между *Proleptobos* и *Leptobos* кавецкого *Ioribos*, с характерными признаками строения черепа, свойственными группе быков линии *Proleptobos* - *Epileptobos*.

Весьма интересный череп хорошей сохранности был недавно найден И.А. Дуброво в апшеронских отложениях близ г. Акстафы (местонахождение Кушкун). По мнению Бурчак-Абрамовича и Дуброво, череп несомненно принадлежит быкам из группы *Leptobos*, но с некоторыми чертами сходства с черепом *Bason*. Следует отметить, что еще К.К. Флеров (1972) в статье о древнейших бизонах отмечал большое сходство в строении черепа ранних *Bison* и *Leptobos*.

Не обнаружены на Кавказе и остатки плейстоценового быка *Epileptobos*, описанного Хойером из четвертичных отложений острова Явы (Hooijer, 1956). По существу, *Epileptobos* наиболее молод

для форма быков рассматриваемой группы и, по-видимому, ею заканчивается развитие филогенетической линии *Proleptobos* - *Epileptobos*. Характерной особенностью *Epileptobos* является наличие у представителей обоего пола роговых отростков, чем этот род отличается от всех других быков этой группы.

Представители рода *Bison* в верхней части плиоцена и в особенности в антропогене имели весьма широкое распространение в Старом и Новом Свете. До последнего времени наиболее древней находкой бизона на Кавказе считается *Bison sp.*, описанный из апшеронских отложений Азербайджана (Бурчак-Абрамович, 1949). Однако недавно в среднеакчагыльских отложениях Кушкуну (Западный Азербайджан) был обнаружен фрагмент черепа древнейшего бизона, выделенного нами в новый род и вид архаичной группы бизонов-*Protobison kuschkunensis* Vert., Gad., Vek. (Бурчак-Абрамович, Гаджиев, Векуа, 1980). Широкое распространение ранних бизонов на Кавказе подтверждается находками его остатков на Таманском п-ве (Бурчак-Абрамович, 1952; Верещагин, 1957), в Ахалкалаки (Векуа, 1962), в ущелье р. Псекупс (Громов, 1948) и др.

Относительно поздние бизоны (*Bison prisus*) встречаются почти во всех палеолитических памятниках Кавказа в виде "кухонных отбросов". В культурных слоях эпох мезолита и неолита Кавказа первобытный зубр замещается кавказским зубром (*Bison bonasus caucasicus* Sat.).

Систематика ископаемых бизонов базируется в основном на строении черепа и его роговых отростков. Несмотря на ряд обстоятельных исследований (Громова, 1932, 1965; Флеров, 1972, 1979; Бурчак-Абрамович, 1964), посвященных ископаемым зубрам, некоторые важнейшие вопросы филогении, и систематики этой группы *Bovina* ос-

таются еще спорными и нерешенными.

В основном существуют две точки зрения на филогенетическое развитие рода *Bison*— монофилетическая и дифилетическая. Наиболее убедительна монофилетическая теория развития бизонов, обоснованная В.И. Громовой (1932, 1965), согласно которой родоначальником всех бизонов является верхнеплиоценовый бизон типа *Bison schoetensacki*. По дифилетической теории на протяжении плейстоцена существовали две параллельные ветви бизонов: мелкие типа *Bison schoetensacki* и крупные типа *Bison priscus*. Обе указанные ветви в верхнем плиоцене должны были выделиться от какой-то общей родоначальной группы.

Остановимся кратко на новейшей классификации рода *Bison*, разработанной К.К. Флеровым (1972, 1979), уделявшим в последнее десятилетие изучению современных и ископаемых бизонов большое внимание. По классификации К.К. Флерова род *Bison* делится на два подрода: подрод *Bison* (*Eobison*) *Flerov* и подрод *Bison* (*Bison*) *Hamilton Smith*. В подрод *Eobison* К.К. Флеров включает три наиболее примитивных вида бизонов: *Bison* (*Eobison*) *sivalensis* *Lyd.*, *Bison* (*Eobison*) *palaeosinensis* *Chardin et Piveteau*, *Bison* (*Eobison*) *tamanensis* *Veret*.

Подрод *Bison* К.К. Флеровым делится на пять видов: *Bison* (*Bison*) *voigtstedtensis* *Fischer*, *Bison* (*Bison*) *schoetensacki*, *Bison* (*Bison*) *priscus* *Woj.* (с восьмью подвидами), *Bison* (*Bison*) *bison* *L.*, *Bison* (*Bison*) *bonasus* *L.* (с тремя подвидами).

К.К. Флеров отрицает реальность подрода *Leptobison*, описанного японскими палеонтологами Матсумото и Мори (*Matsumoto and Mori*, 1955). К.К. Флеров (1972) считает, что описанный подрод *Lepto-*

bison не может быть отнесен даже к группе ранних бизонов под - рода *Eobison*. Затем К.К. Флеров не признает подвиды *Bison pris- cus longicornis*, *B. priscus deminutus* и *B. priscus tscherskii*, выделенные в свое время В.И. Громовой (1935), сводя их в сино - нимы других видов и подвидов *Bison* (*Bison*).

Учитывая новейшие данные по ископаемым бизонам, мы предлага- ем несколько измененную классификацию группы бизонов по сравне- нию с классификацией В.И. Громовой и К.К. Флерова. По нашему представлению, все ископаемые и рецентные бизоны делятся на два рода - наиболее примитивный род *Protobison*, представленный единственным видом *Protobison kuschkuensis* Bur., Gad., Vek. (1980) и более поздний род *Bison*, с двумя подродами: *Bison* (*Ebi- son*) и *Bison* (*Bison*). Объем подрода *Bison* (*Bison*) мы призна- ем в понимании К.К. Флерова (1979), но, по нашему мнению, на данном этапе познания бизонов нет оснований для упразднения ус- тановленных В.И. Громовой подвидов *longicornis*, *deminutus*, *tscherskii* вида *Bison* (*Bison*) *priscus* Воj. По этим подвидам бизоны плейстоцена Евразии удобно распределяются во времени.

Касаясь вопроса истории и места возникновения бизонов, К.К. Флеров склонен признать азиатское происхождение всех групп би - зонов. Нам же кажется, что родиной становления ранних бизонов могло быть, скорее всего, Закавказье с прилегающими к нему странами, откуда происходит наиболее ранняя форма группы бизо - нов - *Protobison*. Прародиной бизонов могла быть и Передняя Азия или Индия, однако, несмотря на это, по-видимому, закавказского бизона (*Protobison*) следует считать родоначальником всей группы бизонов.

S u m m a r y

The origin and the history of development of the three lines of real bovins (*Urmiabos-Bos*, *Proleptobos-Ioribos-Epileptobos*, *Protobison-Bison*) are discussed. It is stated that the most archaic representative of the earliest bisons in the Caucasus existed there during the Akshagilian, which was established as the new genus -*Protobison*. *Protobison* can be assumed as a basis for the phylogenetic line of bisons. The centre of the origin and primary settling of bisons presumably is the territory of the Caucasus and the some parts of Asia.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- А л е к с е е в а Л.И. 1977. Териофауна раннего антропогена Европы. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 300, 216 стр. Изд-во "Наука". Москва.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1949. Находка древнего бизона *Bison sp.* в апшеронских отложениях (верхний плиоцен) Азербайджана. ДАН Аз.ССР, т.У, № II, стр. 474.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1950. Новый представитель ископаемых быков *Taurina* в гиппарионовой фауне Мараги. ДАН СССР, т. L XX, № 5.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1952. Находка ископаемого

- Буйвола (*Buballus* sp.) на Кавказе. Изв. АН Аз.ССР, 2.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1952а. Первобытный бык (*Bos Mastanzadei mihl sp.n.*) в четвертичной фауне Бинагады на Апшеронском полуострове. Бинагадинское местонахождение четвертичной фауны и флоры, ч. II, Тр. Ест.-ист. музея им. Зардаби АН Аз.ССР, вып. V.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1952б. Нижнемиоценовый бык (*Urtiabos azerbaijanicus Bur.*) из Южного Азербайджана. Изв. Аз.ССР, № 6, стр. 15-29.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1957. Ископаемые быки старого света. Баку.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1964. История развития быков подсемейства *Bovinae* на Кавказе и их связь с быками смежных стран. Третичные млекопитающие. МГК, XII сессия. Доклады советских геологов. Москва.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1972. Фауна пещеры Сагвард - жили в Западной Грузии (неолит и энеолит). Дикая животные. Тр. Гос. Муз. Грузии. Тбилиси.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1973. Роль естественного отбора в становлении, развитии и вымирании подтрибы *Bovina*. Общ. вопр. эвол. палеонтол., вып. VI, стр. 83.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И., В е к у а А.К. 1980. Палеобихологическая история позднекайнозойских быков Кавказа. Изд-во "Мецниереба". Тбилиси.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И., Г а б а ш в и л и Е.Г. 1969. Материалы к изучению полорогих гиппармоновой фауны Удабно (описание черепа удабноцеруса). Вестн. Гос. Муз. Грузии, т. XXII-XXIII, стр. 76-92.

- Бурчак-Абрамович Н.И., Гаджиев Д.В., Векуа А.К. 1980. О предковой форме бизонов из акчагыла Закавказья. Сообщ.АН ГССР, т.97, № 2.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Наниев В.И. 1954. Зубры в Северной Осетии. Тр.Ест.-ист. Муз. АН ССР, стр.78-187.
- Векуа А.К. 1962. Ахалкалакская нижнеплейстоценовая фауна млекопитающих. Тбилиси.
- Векуа А.К. 1972. Квабобская фауна акчагыльских позвоночных. Москва.
- Верещагин Н.К. 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. Тр.Зоол.ин-та, XII.
- Верещагин Н.К. 1959. Млекопитающие Кавказа. Изд-во АН СССР.
- Громов В.И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. Тр.Ин-та геол.наук АН СССР, вып.64.
- Громова В.И. 1932. Новые материалы по четвертичной фауне Поволжья и по истории млекопитающих Восточной Европы и Северной Азии вообще. Тр.Ком.по изуч.четв.пер., II, стр.69-177.
- Громова В.И. 1935. Первобытный зубр (*Bison priscus* Woj) в СССР. Тр.Зоол.ин-та АН СССР, т.II, в.2-3.
- Громова В.И. 1965. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы. Москва.
- Сokolov И.И. 1953. Опыт естественной классификации полорогих (*Bovidae*). Тр.Зоол.ин-та, т.XIV.

- Ф л е р о в К.К. 1972. Древнейшие представители и история рода *Bison*. "Териология", т. I. Новосибирск.
- Ф л е р о в К.К. 1979. В сб. Зубр. Эволюция и систематика. Изд-во "Наука". Москва.
- G R I G S O N C. 1980. The Craniology and Relationship of four species of *Bos*. *S. Bos indicus*. *Journal of Archeol. Sc.* 7.
- H I L Z H E I M E R M M. 1921-Die Halzwirbelzoull von *Bos* und *Bison*. *Archiv fur Natur. Abh. A.* 86, H. 7
- H O O I J E R D. A. 1956- *Epileptobos* gen. nov. for *Leptobos groeneveldtii* Dubois from the Middle Pleistocene of Java. *Zool. Meded.*, 34, NI7.
- L Y D E K K E R R. 1877. Notices of new and other Vertebrate from Indien Tertiary and Secondary rocks. *Rec. Geol. Surv. India*, X.
- M A T S U M O T O H. and M O R I H. 1955.- *Zool.* vol. LXV, N6.
- P I L G R I M G. E. 1913.- The Correlation of the Siwaliks with the Mammals Horizons of Europe. *Rec. Geol. Surv. Ind.*, XLIII
- P I L G R I M G. E. -939.- The fossil Bovidae of India. *Paleontol. indica (n.s.)*, XXVI

ИЗМЕНЕНИЕ СОСТАВА ФАУНЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ГРУЗИИ В ПОСЛЕЛЕДНИКОВОЕ ВРЕМЯ

О.Г. Бендукидзе

В настоящее время мало кто оспаривает значительность влияния на органический мир последнего оледенения. Без преувеличения можно сказать, что так или иначе похолодание затронуло весь органический мир и в той или иной степени сказалось почти на всех крупных ландшафтных областях (Давиташвили, 1969).

Между тем, по направлению к югу интенсивность оледенения должна была убывать и, например, в Закавказье его влияние проявлялось, бесспорно, в значительно более смягченной и сглаженной форме, чем в районах, расположенных севернее.

Исследованиями Л.И. Маруашвили (1956) убедительно доказано, что представления о чрезвычайно сильном влиянии плейстоценовых похолоданий на природу Закавказья и существовании в прошлом значительного, подобного по масштабам альпийскому, оледенения Кавказских гор (Смирнов, 1923-24; Громов, 1948), господствовавшие в прошлом, в настоящее время должны быть отвергнуты как сильно преувеличенные и не соответствующие действительности.

Тем не менее, в горных районах похолодание, по всей вероятности, вызвало значительное снижение вертикальной зональности ландшафта и образование довольно мощного горного оледенения, которое, как полагают (Джанелидзе, 1971), намного превосходило современное оледенение Кавказских гор. Оледенение и смещение вертикальной зональности ландшафта, без сомнения, сильно повлияли на распространение большинства горных позвоночных Кавказа. Например, можно считать доказанным, что ареал высокогорной фау-

ны Кавказских гор в то время располагался главным образом в средне- и низкоргорных областях, а отдельные горно-лесные животные были вытеснены в предгорные районы (Смирнов, 1923-24; Бурчак-Абрамович, 1966; Даревский, 1966, 1967).

Одним из наиболее очевидных проявлений, происходивших в фауне млекопитающих, следует считать вымирание многих форм, распространенных в позднем плейстоцене.

Здесь следует отметить, что конкретные причины вымирания некоторых видов плейстоценовых позвоночных во многих частных случаях еще не вполне ясны. Не исключено, например, что вымирание отдельных крупных копытных плейстоцена было вызвано влиянием человека или же какими-то другими биотическими факторами (например, конкуренцией с более прогрессивными формами). И все же главной причиной исчезновения большинства плейстоценовых животных следует признать общепланетарное потепление климата, которое вызвало повсеместные преобразования фитоценозов и изменения в фауне, в том числе вымирание некоторых плейстоценовых копытных, а также связанных с ними в качестве консументов хищников.

Таким образом, представляется возможным, что именно изменение абиотических факторов среды через посредство изменений ландшафта в конце плейстоцена - начале голоцена вызвало повсеместные колебания численности, миграции, а также вымирание отдельных позвоночных. Естественно, что исчезновение всех плейстоценовых позвоночных не могло быть мгновенным и в отдельных случаях реликты позднеплейстоценовой фауны сохранялись в условиях подходящих биотопов сравнительно долго, иногда вплоть до среднего голоцена.

Остановимся на некоторых из них. Едва ли не самым характерным примером реликтов плейстоцена на Кавказе был пещерный медведь.

Согласно существующим взглядам (Громов, 1948; Габуния, 1969), это животное жило только до вюрмской эпохи. Однако на Кавказе пещерный медведь, по-видимому, пережил неблагоприятные условия максимального оледенения и существовал в отдельных местах и позднее — вплоть до начала голоцена. Остатки представителей этой сравнительно поздней популяции медведей довольно часто встречаются в пещерах Западной Грузии, особенно на Черноморском побережье (Бурчак-Абрамович, 1965; Церетели, 1972).

Другим реликтом плейстоценовой эпохи на Кавказе являлась россомаха. Палеонтологические данные указывают, что в позднем плейстоцене ареал россомахи охватывал огромные пространства в пределах полосы умеренного климата Евразии. Однако в дальнейшем в течение послеледниковой эпохи южная и юго-западная граница ареала россомахи неуклонно перемещалась к северу и северо-востоку, вследствие чего в наше время область ее обитания ограничивается главным образом полосой тайги и тундры.

Судя по палеонтологическим данным, в пределах Кавказа исчезновение россомахи относится к концу позднего плейстоцена.

Еще одним реликтом плейстоценовой фауны Кавказа являлся кавказский лось. Насколько можно судить по находкам его ископаемых остатков, в плейстоцене лось, по-видимому, населял весь Кавказ. Остатки его известны из голоценовых отложений Северного Кавказа (Верещагин, 1948, 1949, 1955), Западной Грузии.

По нашему мнению, к плейстоценовым реликтам следует также причислить и кавказского зубра, ареал которого в голоцене непрерывно сокращался. К началу XX-го столетия зубры сохранились лишь на территории, ограниченной верховьями нескольких левых притоков Кубани (Белой, Лабь, Урупа, Большого и Малого Зеленчука), и вско-

ре были полностью истреблены (Верещагин, 1959).

Характерным реликтом плейстоцена следует считать кавказского сурка. Палеобиологические данные свидетельствуют об относительно широком распространении сурка в плейстоцене Кавказа. Однако в отложениях, соответствующих голоцену, остатки сурков встречаются крайне редко. Это дает основание считать его реликтом плейстоценовой эпохи (Бендукидзе, 1971).

По всей вероятности, реликтом следует считать кавказского бобра, который в прошлом (в плейстоцене и первой половине голоцена) сравнительно широко населял Кавказ (Коходзе, 1955; Верещагин, Бурчак-Абрамович, 1958; Бурчак-Абрамович, Гаджиев, 1962; Бурчак-Абрамович, Цицишвили, 1963; Бурчак-Абрамович, 1960, 1964; Межлумян, 1964; Бендукидзе, 1970). Есть основания полагать, что последние бобры в Грузии исчезли сравнительно недавно. В частности, Н.К. Верещагин и Н.И. Бурчак-Абрамович (1958), а также Н.И. Бурчак-Абрамович и А.Л. Цицишвили (1962), основываясь на свидетельствах Г.И. Радде (1866), Ф.П. Кеппена (1903), К.А. Сатунина (1920) и других натуралистов, считают, что местами кавказский бобр обитал примерно до XIX столетия.

Переход к теплему климату, который характеризует послеледниковую эпоху, почти повсюду сопровождался многочисленными и подчас весьма существенными перестройками в мире животных. Есть основания полагать, что под влиянием потепления в послеледниковое время произошел общий сдвиг естественной биогеографической зональности Голарктики к северу, в направлении обратном тому, которое имело место во время последнего плейстоценового оледенения. Об этом говорят хорошо известные явления биогеографического порядка, такие как, например, расселение к северу широко -

лиственных и других относительно теплолюбивых пород деревьев и кустарников (Нейштадт, 1957) и термофильных позвоночных (Верещагин, 1971; Кузьмина, 1966, 1971).

Вслед за смещением ландшафтных зон продвигались к северу многие представители фауны позвоночных умеренного климата, а бореальные и арктические элементы отступили в районы их современного распространения, в то время как на юге иммигрируют и широко расселяются теплолюбивые азиатские формы (Верещагин, 1959). Надо думать, что именно таким образом возникли послеледниковые ареалы у большинства палеарктических позвоночных.

Что же касается Закавказья, то здесь переход от климатических условий позднего вюрма к сравнительно теплomu климату послеледниковой эпохи был тесно связан с известной аридностью, которая вызвала сокращение влажных биотопов и относительно широкое распространение сухолюбивых позвоночных, среди которых было немало характерных представителей фауны соседних областей Передней и Южной Азии.

В начале среднего голоцена, по всей вероятности, в связи с еще большим потеплением и сухостью климата (Тумаджанов, Гогичайшвили, 1969) ареалы многих позвоночных Кавказа испытывают дальнейшие существенные перестройки. В это время представители высокогорной фауны Кавказа (тур, серна, прометеева полевка, снеговые полевки, тетерев, улар и некоторые другие) отступают еще выше в горы и расселяются в перигляциальной зоне сильно сократившегося (Джанелидзе, 1970, 1971) оледенения. Выше в горы проникают также некоторые эндемичные рептилии, в частности, скальные ящерицы (Даревский, 1966, 1967).

Сухость климата вызвала значительное сокращение ареалов и у

многих мезофильных позвоночных, обитавших на равнине, часть которых в наиболее засушливых областях (например, в Восточном Закавказье) сохранилась лишь в пределах локальных участков. Характерные примеры подобных реликтов, которые иллюстрируют направление изменений климата Восточного Закавказья, рассматривает Н.К. Верещагин (1954, 1959), специально занимавшийся этим вопросом. Так, например, хорошо известно, что в современную эпоху кроты совершенно не обитают в пределах засушливых низменных районов Восточной Грузии. Тем не менее, небольшая реликтовая популяция *Talpa caucasica*, которая сохранилась несколько восточнее Тбилиси, в Караязском лесу, дает основание полагать (Верещагин, 1940, 1959), что в прошлом это животное обитало намного шире.

По сообщению Н.К. Верещагина (1954, 1959), такой же характер имеет распространение отдельных мелких позвоночных: обыкновенного ужа, лесной совы, лесной мыши, болотной черепахи, озерной лягушки и некоторых других на Апшеронском полуострове, где они населяют лишь небольшие участки влажного, по-видимому, также реликтового (Верещагин, 1954) биотопа, существующие в условиях в целом довольно аридного современного ландшафта.

Другие примеры такого же рода отмечаются у некоторых мезофильных рептилий, в частности, у одного из видов скальных ящериц *Lacerta dahli*. По И.С. Даревскому (1966, 1967), в современную эпоху эта приспособленная к условиям влажного и сравнительно прохладного климата форма скальной ящерицы встречается в Южном Закавказье исключительно в интервале высот 900-1800 метров от уровня моря. Между тем, две небольшие популяции этой формы, существующие на значительно более низком уровне, в сухой и жаркой

местности возле Карели, в окружении условий, совершенно нетипичных для этой рептилии, свидетельствуют о значительно более широком распространении в прошлом *L. dahli*.

С ксеротермической эпохой среднего голоцена, по-видимому, было связано также и более широкое распространение отдельных горных рептилий Кавказа. По предположению И.С. Даревского (1966), теплые и сухие условия этой эпохи позволили некоторым видам пресмыкающихся (*Lacerta rudis*, *L. gracilis*), которые ранее были распространены лишь на южном склоне Главного Кавказского хребта, преодолеть водораздел и расселиться в пределах северного склона.

В заключение следует особо подчеркнуть, что относительно широкое распространение сухолюбивых элементов фауны позвоночных в Грузии, характерное для среднего голоцена, по сути дела сохранилось, несмотря на некоторое увлажнение и похолодание климата (Тумаджанов, Гогичайшвили, 1969; Джанелидзе, 1970), которое произошло в позднем голоцене. Более того, под влиянием образования открытых пространств, вызванного истреблением лесов, в это время уже вне зависимости от климатических факторов продолжается распространение сухолюбивых позвоночных — обитателей открытых и полукрытых пространств.

THE CHANGES OF THE VERTEBRATES FAUNA OF GEORGIA

IN POST-GLACIAL TIME

O.G. BENDUKIDZE

S u m m a r y

The author assumes as a basis of the paper the results of the study of the osteological materials coming from the archeological excavations in Georgia.

- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1960. Речные бобры *Caster fiber L.* на Кавказе. Уч.зап.Азерб.Гос.ун-та, биол.сер., 3.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1965. Фауна пещерных стоянок Южной Абхазии. Сб.: Пещеры Грузии, т.ІІІ. Изд-во АН ГССР. Тбилиси.
- Б у р ч а к-А б р а м о в и ч Н.И. 1966. Птицы верхнепалеолитической стоянки пещеры Гварджилас-киде в Имеретии. Сб.: Пещеры Грузии, т.4. Изд-во АН ГССР. Тбилиси.
- В е р е щ а г и н Н.К. 1940. Новые находки ископаемых и современных млекопитающих в Закавказье за период 1935-1940 гг. Изв.Азерб.фил.АН СССР, 6.
- В е р е щ а г и н Н.К. 1948. Лось *Alces sp.* как недавно вымершее на Кавказе животное. Докл.АН Азерб.ССР, ІУ, 3.
- В е р е щ а г и н Н.К. 1949. К истории и систематическому положению лоса на Кавказе. Докл.АН СССР, LXXVI, 3.
- В е р е щ а г и н Н.К. 1954. Плейстоценовые реликты Кабристана и Апшеронского полуострова. БМОИП, отд.биол., LІУ (4).
- В е р е щ а г и н Н.К. 1955. Кавказский лось *Alces alces caucasicus N.Ver. subsp.n.* и материалы к изучению истории лоса на Кавказе. Зоол. ж-л, XXXIV, 2.
- В е р е щ а г и н Н.К. 1959. Млекопитающие Кавказа. Изд-во АН СССР. Москва-Ленинград.
- В е р е щ а г и н Н.К. 1971. Охоты первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР. Сб.: Мат. по фаунам антропогена СССР. Изд-во "Наука". Ленинград.

- В е р е щ а г и н Н.К., Б у р ч а к - А б р а м о в и ч Н.И.
1958. История распространения и возможности восстановления
речного бобра (*Castor fiber L.*) на Кавказе. Зоол.ж., вып.
12.
- Г а б у н и я Л.К. 1969. Вымирание древних рептилий и млекопи-
тающих. Изд-во АН ГССР. Тбилиси.
- Г р о м о в В.И. 1948. Палеонтологическое и археологическое
обоснование стратиграфии континентальных отложений четвер-
тичного периода на территории СССР. Тр.Ин-та геол.наук,
геол.сер., вып.64, 17,
- Д а в и т е ш в и л и Л.Ш. 1969. Причины вымирания организмов.
Изд-во "Наука".
- Д е р е в с к и й И.С. 1966. Разрывы ареалов некоторых горных
ящериц Кавказа и вероятные причины их образования в свете
современных палеогеографических данных. Тез.докл. IУ Меж -
вуз.зоогеограф. конф. Одесса.
- Д е р е в с к и й И.С. 1967. Скальные ящерицы Кавказа. Изд-во
"Наука". Ленинград.
- Д ж а н е л и д з е Ч.П. 1969. Свидетельства послеледниковых
изменений ландшафта Центрального Кавказа в травертинах.
Сообщ. АН ГССР, т.54, № 2.
- Д ж а н е л и д з е Ч.П. 1970. Изменение физико-географических
условий Грузии в голоцене (на груз.яз.). Рукопись канд.
дисс. ТГУ.
- К е п п е н Ф.П. 1902. О прежнем и нынешнем распространении
бобра в пределах России. Ж-л мин.нар.просв.
- К о х о д з е Т.К. 1955. К вопросу о существовании речного бо-
бра в Грузии. Тр.Кутаисск. Гос.пед.ин-та им.А.Цулукидзе, т.
XIV.

- К у з ь м и н а И.Е. 1966. Об истории ареалов млекопитающих Северного Приуралья (на протяжении верхнего антропогена). IV Межвузовск. зоогеограф. конф. Тез. докл. Одесса.
- К у з ь м и н а И.Е. 1971. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене СССР. Изд-во "Наука". Ленинград.
- М а р у а ш в и л и Л.И. 1956. Целесообразность пересмотра существующих представлений о палеогеографических условиях ледникового времени на Кавказе. Изд-во АН ГССР. Тбилиси.
- М е ж л у м я н С.К. 1964. О нахождении остатков речного бобра (*Castor fiber*) из энеолитических слоев с. Шенгавит. Изв. АН Арм. ССР, сер. биол., 12.
- Н е й ш т а д т М.И. 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. Изд-во АН СССР. Москва.
- Н е й ш т а д т М.И., Х о т и н с к и й Н.А., Д е в и р ц А.Л., М а р к о в а Н.Г. 1965. Имнатское болото. Сб.: Палеогеография и хронол. верхн. плейстоцена и голоцена по данным радиоуглеродн. метода. Изд-во "Наука". Москва.
- Р а д д е Г.И. 1866. Путешествие в Мингрельских Альпах и в трех их верхних долинах. Зап. Кавк. отд. Русск. Геогр. об-ва, VII.
- С а т у н и я К.А. 1920. Млекопитающие Кавказского края. Тр. Муз. Грузии, т. II, 2, I.
- С м и р н о в Н.А. 1923-24. О некоторых млекопитающих Западного Закавказья в каменном веке. Изв. Аз. ун-та, 3.
- Т у м а д ж а н о в И.И., Г о г и ч а й ш в и л и Л.К. 1969. Основные черты послехвалынской истории лесной растительности Иоркской низменности. Сб.: Голоцен. Изд-во "Наука". Москва.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Векуа М.Л., Суладзе А.И. Об экосистеме раннепонтического моря (по материалам из района г. Евпатория)	5
Габуния Л.К., Чочиева К.И. К вопросу о коэволюции гипшарио-новой фауны и растительности в полосе Паратетиса	18
Майсурадзе Л.С. История развития и основные биоценотические группировки фауны фораминифер сармата Грузии	46
Игенти Е.М. Значение эволюционного развития некоторых представителей моллюсков для геохронологии среднемиоценовых отложений восточной части Паратетиса	56
Гамкрелидзе Н.П. О тератологическом случае в развитии раковин позднемелового рудиста	70
Тактакишвили И.Г. Явление рекапитуляции и происхождение дигрессодакн	77
Ломинадзе Т.А. Закономерности развития признаков внутреннего строения и постэмбриональные возрастные стадии аммонитов	88
Габелая Ц.Д. Некоторые особенности филогенетической истории сельдеобразных кайнозоя Грузии	117
Чхиквадзе В.М. К вопросу о происхождении большоголовых черепаха	131
Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К. Некоторые общие черты палеобиологической истории быков Кавказа	147
Бендукидзе О.Г. Изменение состава фауны позвоночных Грузии в послеледниковое время	162

Напечатано по постановлению Редакционно-издательского
совета Академии наук Грузинской ССР

ИБ 1502

Редактор	Г.А.Мчедлидзе
Редактор издательства	Л.К.Кобидзе
Техредактор	Э.Б.Бокерия

Сдано в набор 2.9.1981; Подписано к печати 8.9.1981; Формат
бумаги 60x90^I/16; Бумага офсетная; Печ.л. 11,0; Уч.-изд.л. 7,1;

УЭ 01193

Тираж 500;

Заказ №2896

Цена 85 коп.

Издательство "Мецниереба", Тбилиси, 380060, ул.Кутузова, 19.

Типография АН ИССР, Тбилиси, 380060, ул.Кутузова, 19.

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОБИОЛОГИИ

Рецензенты: ДЖАНВЕЛИДЗЕ О. , докт. геолого-минер.наук;
БАГДАСАРЯН К.Г., кандидат биологических наук

Цена 85 коп.

3803