

**ФЛОРА И ФАУНА
МЕЗО-КАЙНОЗОЯ ГРУЗИИ**

«МЕЦНИЕРЕБА»

АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИИ

ИНСТИТУТ ПАЛЕОБИОЛОГИИ

им. Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

ГРУЗИИ

ФЛОРА И ФАУНА МЕЗО-КАЙНОЗОЯ ГРУЗИИ

2835

ТБИЛИСИ
«МЕЦНИЕРЕБА»
1991



28.6 (21^я)

Ф 732

В сборнике освещены отдельные вопросы палеобиологии важнейших групп микрофауны, моллюсков, водных и наземных позвоночных, а также наиболее существенные особенности эволюции третичной флоры Грузии. На основании сравнительно-морфологического материала выяснены особенности динамики эволюционных преобразований органических форм в течение мезо-кайнозоя.

Ответственный редактор И. Г. Тактакишвили

Рецензенты: О. И. Джанелидзе, доктор геолог.-минер. наук,
Н. Г. Химшиашвили, доктор геолог.-минер. наук

Ф $\frac{1904000000}{M607(06)-91}$ 65-90

© Издательство «Мецниереба»,
1991

ISBN 5-520-00775-6

ФЛОРА И ФАУНА МЕЗО-КАЙНОЗОЯ ГРУЗИИ

ТБИЛИСИ
«МЕЦНИЕРЕБА»
1991

В сборнике освещены отдельные вопросы палеобиологии важнейших групп микрофауны, моллюсков, водных и наземных позвоночных, а также наиболее существенные особенности эволюции третичной флоры Грузии. На основании сравнительно-морфологического материала выяснены особенности динамики эволюционных преобразований органических форм в течение мезо-кайнозоя.

Ответственный редактор И.Г. Тактакишвили

Рецензенты:
О. Джанелидзе, доктор
геолог.-минер. наук
Н.Г. Химшиашвили, доктор
геолог.-минер. наук

Ф 1904000000 65-90
М607(06)-91

© Издательство "Мецниереба",
1991

ISBN 5-520-00775-6

СЕМЕННЫЕ ФЛОРЫ ИЗ ГОЛОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ АБХАЗИИ

Голоценовые флоры Абхазии исследованы главным образом палинологами (Квавадзе, 1974, 1978, 1986 и др.; Квавадзе, Джейранашвили, 1982, 1985; Квавадзе и др., 1984; Балабанов, Квавадзе, 1985; Шатилова, 1974; Балабанов, Гей и др., 1975; Островский, Гей и др., 1977; Балабанов, Гей, 1981; Малайсва, 1984; Клопотовская, 1987 и др.), карпологически же они пока еще мало изучены (Рухадзе, Соловьев, 1964; Ратиани, Рухадзе, 1974; Квавадзе, Рухадзе и др., 1987, 1988; Рухадзе, Квавадзе, 1988; Рухадзе и др., 1988). В данной статье обсуждаются результаты палеокарпологического исследования голоценовых отложений низменной и предгорной частей Абхазии близ Гудаута, Эшера, Сужуми, Очамчира и высокогорий (долины рр.Амткел и Малый Ходжал).

Как известно, низменная и предгорная части Абхазии наиболее затронуты хозяйственной деятельностью. Здесь сосредоточены основные сельскохозяйственные угодья, многочисленные населенные пункты. Воссоздание палеогеографической обстановки в таких районах представляет особый интерес. Не меньшее значение оно приобретает и в высокогорьях, где растительность чрезвычайно чутко реагирует на малейшие нарушения условий нормального развития, будь то воздействие естественного или антропогенного характера.

На карпологический анализ пробы отбирались из флороносных слоев, линзовидных скоплений растительного детрита, а в высокогорьях – послойно, параллельно с образцами, взятыми на спорово-пыльцевой анализ. Однако объем зернов и образцов из разрезов высокогорий значительно уступал взятому на низменности и в предгорьях, где представлялась возможность на месте промывать огромное количество породы. И хотя из отмытой трухи получены семенные комплексы, характеризующиеся различным количеством видов (от 18 до 94), что прежде всего находится в зависимости от объема обработанной породы, описанные ниже карпофлоры вполне отражают характер исходных растительных сообществ.

В табл. I представлен общий список растений, установленный из голоценовых отложений низменности и предгорий Абхазии, в табл. 3 и 4 – из разрезов высокогорий с указанием встречаемости макроостатков в местонахождениях и их экологической принадлежности.

Таблица I

	Название растений	Кол-во макроостатков в местонахождениях					
		Г	Д	М	С ₁	С ₂	ЭГ
I	2	3	4	5	6	7	8
	Г р и б ы						
	<i>Rosellinia necatrix</i>	-	-	-	-	-	130
	М х и ^x						
ЛС	<i>Anomodon attenuatus</i> (Hedw.) Hud.	+	-	-	-	-	-
ЛС	<i>A. viticulosus</i> (Hedw.) Hook et Tayl.	+	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Brachythecium</i> sp.	+	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Cirriphyllum crassinervium</i> (Tayl.) Zoeske et Fleisch.	+	-	-	-	-	-

^x Определены А.Д. и И.И.Абрамовыми.

I	2	3	4	5	6	7	8
ЛС	<i>Eurhynchium pulchellum</i> (Hedw.) Dix.	+	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	+	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Neckera complanata</i> (Hedw.) Hüb.	+	-	-	-	-	-
ЛС	<i>N. crispa</i> Hedw.	+	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Neckera</i> sp.	+	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Pluropus euchloron</i> (Bruch.) Broth.	+	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Polytrichum</i> sp.	+	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Thamniun alopecurum</i> Hedw.	+	-	-	-	-	-
	Г о л о с е м е н н ы е						
ЛС	<i>Taxus baccata</i> L.	I	-	I	-	-	-
	П о к р ы т о с е м е н н ы е						
	О д н о д о л ь н ы е						
ВБ	<i>Juncus effusus</i> L.	-	-	-	30	-	-
В	<i>Potamogeton natans</i> L.	-	-	-	-	5	-
ЛС	<i>Smilax excelsa</i> L. ^{xx}	2	-	-	-	-	-
ВБ	<i>Iris pseudacorus</i> L.	-	-	-	2	-	-
СР	<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	-	-	-	-	-	I
СР	<i>Echinochloa crusgali</i> (L.) Beauv.	-	35	43	-	-	-
К	<i>Panicum miliaceum</i> L.	-	3	2	-	-	-
СЗ	<i>Paspalum paspaloides</i> (Michx.) Scribn.	-	-	42	-	8	-
СЗ	<i>Setaria glauca</i> (L.) Beauv.	4	-	-	3	4	I
СЗ	<i>S. viridis</i> (L.) Beauv.	-	-	2	-	-	-
ВБ	<i>Sparganium neglectum</i> Beeby	I	-	-	8	6	-
ВБ	<i>Typha latifolia</i> L.	-	-	-	7	-	-
ВБ	<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	-	-	-	44	50	-
ВБ	<i>C. elongata</i> L.	-	-	-	107	38	-
ЛС	<i>C. remota</i> L.	5	-	-	43	30	-
ВБ	<i>C. vesicaria</i> L.	-	-	-	27	41	-
О	<i>Carex</i> sp.1	3	-	-	-	-	-
О	<i>Carex</i> sp.2	-	-	-	-	-	I
ВБ	<i>Scirpus lacustris</i> L.	-	-	-	-	40	-
ВБ	<i>S. tabernaemontani</i> C.C.Gmel.	5	14	8	-	35	3
	Д в у д о л ь н ы е						
ЛС	<i>Pterocarya pterocarpa</i> (Michx.) Kunth.	9	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Juglans regia</i> L.	10	-	-	-	-	-
О	<i>Salix</i> sp.	-	I	I	-	-	-
ЛС	<i>Alnus barbata</i> L.	1000	40	7	300	140	-
О	<i>Alnus</i> sp.	I	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Carpinus caucasica</i> A.Grossh. ^{xx}	1000	68	82	-	7	-
ЛС	<i>C. orientalis</i> Mill.	43	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Corylus avellana</i> L.	150	3	4	-	-	-
ЛС	<i>Fagus orientalis</i> Lipsky ^{xx}	100	-	12	-	-	-
ЛС	<i>Quercus hartwissiana</i> Stev. ^{xx}	373	-	-	-	-	-
ЛС	<i>Ficus carica</i> L.	22	2	2	-	I	-
ЛС	<i>Morus alba</i> L.	6	4	2	-	-	-
СР	<i>Polygonum aviculare</i> L.	-	-	-	-	-	I

^{xx} Листовые остатки определены Н.К.Ратиани.

I	2	3	4	5	6	7	8
B6	<i>P. hydropiper</i> L.	54	II	92	-	I	-
B6	<i>P. lapathifolium</i> L.	4	I9	-	-	I	-
B6	<i>P. minus</i> Huds.	5	6	-	-	4	I
B6	<i>P. persicaria</i> L.	39	-	20	-	-	-
MO6	<i>Rumex crispus</i> L.	-	3	-	-	-	3
MO6	<i>R. obtusifolium</i> L.	-	I	-	-	-	-
C3	<i>Phytolacca americana</i> L.	-	48	63	-	-	-
C3	<i>Portulaca oleracea</i> L.	-	-	-	-	-	150
IC	<i>Saponaria officinalis</i> L.	-	-	I	-	-	-
CK	<i>Silene italica</i> (L.) Pers.	-	-	-	-	-	10
C3	<i>Chenopodium album</i> L.	2	-	I	-	-	24
C3	<i>Ch. polyspermum</i> L.	-	-	-	-	-	I
C3	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	-	-	-	-	-	238
IT	<i>Ranunculus acer</i> L.	4	-	-	-	-	-
C3	<i>R. arvensis</i> L.	6	-	-	-	-	I
IT	<i>R. bulbosus</i> L.	34	I	2	-	-	-
C3	<i>R. chius</i> DI.	I3	-	-	-	-	-
B	<i>R. lingua</i> L.	2	2	-	I	-	-
MO6	<i>R. repens</i> L.	I7	3	4	-	-	-
MO6	<i>R. sceleratus</i> L.	-	-	-	-	2	-
C3	<i>R. trachycarpus</i> Fisch. et Mey.	85	-	33	-	-	-
IC	<i>Berberis</i> sp.	I	-	-	-	-	-
B	<i>Ceratophyllum</i> sp.	-	-	-	-	I	-
IC	<i>Asarum caucasicum</i> (Ducharte) Kolak.	I	I	-	-	-	-
IC	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	6	-	-	-	-	-
IC	<i>Cerasus avium</i> (L.) Moench.	26	2	3	-	-	-
IC	<i>C. vulgaris</i> Mill.	I5	-	-	-	-	-
IC	<i>Crataegus microphylla</i> C.Koch.	28	-	-	-	-	-
IC	<i>C. pentagyna</i> Waldst. et Kit.	4I	-	-	-	-	-
IC	<i>Malus orientalis</i> Uglitzk.	5	-	-	-	-	-
IC	<i>Potentilla micrantha</i> Rumond.	I5	-	-	-	-	-
IC	<i>Prunus divaricata</i> Ledeb.	IO	-	I	-	-	-
IC	<i>P. spinosa</i> L.	7	-	-	-	-	-
IC	<i>Pyrus caucasica</i> Fed.	I	-	-	-	-	-
IC	<i>Rosa canina</i> L.	32	-	-	-	-	-
IC	<i>Rubus anatolicus</i> Focke	I83	I9	4I	7	IO	I
IC	<i>R. caesius</i> L.	2	-	-	-	I	-
IC	<i>R. candicans</i> Weiche	250	37	64	I4	-	-
IC	<i>R. caucasica</i> Focke	37	-	-	-	-	-
CP	<i>M. arabica</i> (L.) Hudson	3	-	-	-	-	-
CP	<i>Medicago minima</i> (L.) Bertal.	8	-	I	-	-	-
IT	<i>M. sativa</i> L.	I	-	-	-	-	-
IC	<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Scheb.	-	I	-	-	-	-
K	<i>Linum bienne</i> Mill.	-	-	-	-	-	850
C3	<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	-	-	-	-	-	2
C3	<i>E. nutans</i> Leg.	-	-	-	-	-	2
C3	<i>E. platyphyllos</i> L.	-	-	-	-	-	2
IC	<i>Acer campestre</i> L. ^{IX}	250	-	9	-	-	-

I	2	3	4	5	6	7	8
лс	<i>Ilex colchica</i> Pojark.	9	-	-	-	-	-
лс	<i>Staphylea colchica</i> Stev.	6	-	7	-	-	-
лс	<i>Buxus colchica</i> Pojark. ^{xx}	300	10	35	-	-	-
лс	<i>Frangula alnus</i> Mill.	27	-	-	20	6	-
лс	<i>Vitis sylvestris</i> C.C.Gmel.	43	2	4	-	I	-
к	<i>V.vinifera</i> L.	250	-	12	-	I	-
лс	<i>Tilia caucasica</i> Roupr.	9	4	2	-	-	-
сз	<i>Abutilon theophrasti</i> Medic.	2	-	-	-	-	-
в	<i>Lythrum</i> sp.	-	-	-	-	I	-
лс	<i>Viola alba</i> L.	36	-	2	-	-	-
лг	<i>V.reichenbachiana</i> Ford.	4	-	I	-	-	-
к	Cucurbitaceae gen.indet.	10	-	2	-	-	-
к	<i>Trichosantes</i> sp.	I	I	-	-	-	-
лс	<i>Cornus mas</i> L.	6	-	-	-	-	-
лс	<i>Swida australis</i> (C.A.Mey) Pojark.	400	5	7	2	-	-
лс	<i>Hedera helix</i> L. ^{xx}	I	-	-	-	-	-
лс	<i>Aethusa cynapium</i> L.	22	-	-	-	-	-
к	<i>Anethum graveolens</i> L.	5	-	I	-	-	-
лс	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R.Br.	8	-	-	-	-	-
вб	<i>Galium palustre</i> L.	-	-	-	8	8	-
ср	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	-	-	-	-	-	I3
лс	<i>Ajuga reptans</i> L.	6	-	I	-	I	-
лс	<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	57	I	3	-	-	-
вб	<i>Lycopus europaeus</i> L.	-	-	-	65	25	-
ср	<i>Salvia aethiopis</i> L.	2	3	-	-	-	-
ср	<i>S.nutans</i> L.	-	I	-	-	-	-
лг	<i>S.verticillata</i> L.	2	-	-	-	-	-
сз	<i>Stachys annua</i> L.	I	-	-	-	-	-
лс	<i>S.sylvatica</i> L.	I	-	-	-	-	-
сз	<i>Datura stramonium</i> L.	28	-	-	-	-	I
ср	<i>Physalis alkekengi</i> L.	2	-	-	-	-	-
сз	<i>Solanum nigrum</i> L.	12	-	-	I	-	2
лс	<i>S.persicum</i> Willd.	I	-	-	-	I	-
в	<i>Veronica</i> sp.	-	-	-	I	-	-
ср	<i>Plantago major</i> L.	-	3	-	-	-	-
лг	<i>Sambucus ebulus</i> L.	78	4	10	-	-	9
лс	<i>S.nigra</i> L.	116	3	28	-	-	I4
сз	<i>Siegesbeckia orientalis</i> L.	4	2	3	-	-	-
сз	<i>Xanthium strumarium</i> L.	35	-	-	-	-	-

Примечание. Графа I - экологическая принадлежность растений:
лс - лесные; лсб - лесные, болотные; в - водные, вб - водно-болотные; б - болотные; лг - луговые; лгб - лугово-болотные; ср - сорные; сз - сорные, заносные; к - культурные; ск - скальные; пр - паразиты; 0 - экология неизвестна. Местонахождения: Г - Гудоу, Д - Дуаб, М - Москва, С₁ и С₂ - Сухуми, ЭГ - Эшерское городище, А - Амткел, Х - Малый Ходжал.

Ниже приводим обзор семенных комплексов голоценовой флоры Абхазии по местонахождениям.

Гудоу (коллекции III-IV-V-VI-VII)

На правом берегу р.Гудоу, впадающей в Черное море на восточной окраине г.Гугаута, в разных местах обнажаются аллювиально-делювиальные слои со значительной примесью серой глины и флороносной прослойкой мощностью 30 см на глубине 2,5 м. Ниже залегают уходящие под урез воды серые песчаные глины. Из пяти обнажений (последовательно вверх по течению) получены семенные комплексы с настолько сходным флористическим составом, что их можно считать одновозрастными и рассматривать как единую флору.

Всего во флоре Гудоу установлено 94 растительных формы (табл. I, Г). Большинство видов покрытосеменных определены по плодам и семенам, пять — по листьям и карпоидам, два — только по листьям. Необходимо подчеркнуть, что совместное залегание растительных остатков в виде фитолейм, плодов и семян — явление довольно редкое. Сохранность макроостатков очень хорошая, переотложенные формы отсутствуют. Степень фоссилизации макроостатков, нахождение их под молодыми наносами и, главное, флористический состав позволяет предполагать о голоценовом возрасте исследуемого флороносного слоя.

Как видно из списка (табл. I, Г), единственное хвойное *Taxus baccata* представлено одним семенем. Однодольных — пять видов: *Smilax excelsa*, *Setaria glauca*, *Sparganium neglectum*, *Scirpus tabernaemontani*, *Carex remota*. Все остальные остатки принадлежат двудольным растениям. В наибольшем количестве (от 200 до 1000) встречаются: *Carpinus caucasica*, *Alnus barbata*, *Quercus hartwissiana*, *Fagus orientalis*, *Buxus colchica*, *Corylus avellana*, много (до 200) косточек *Crataegus pentagyna*, *C. microphylla*, *Vitis sylvestris*, *V. vinifera*, *Swida australis*, разных видов *Rubus*, семян и андрокарпов *Acer campestre*, *Sambucus nigra*. Значительно меньшим количеством семян (от 2 до 20) представлены *Pterocarya pterocarpa*, *Tilia caucasica*, *Ilex colchica*, *Cornus mas*, *Staphylea colchica* и др. Разнообразны дикие и одичавшие плодовые. Среди травянистых растений несколькими видами представлены *Polygonum*, *Ranunculus*, *Viola*, *Solanum*, *Medicago*, *Stachys*, *Salvia*, *Rumex*, *Gramineae*, *Cyperaceae*, имеются также *Aethusa cynapium*, *Physalis alkekengi*, *Potentilla micrantha*, *Xanthium strumarium*.

Интересно, что в ископаемой флоре Гудоу чуть больше половины (51,2%) всех видов (исключая мхи) составляют травянистые, что не было отмечено ни в одной более ранней флоре Западной Грузии. Этот факт, безусловно, свидетельствует о большом участии травянистых в растительном покрове района. Однако количественные соотношения содержания карпоидов в обнажениях показывают, что преобладающее положение в нем занимали древесно-кустарниковые растения, характеризующиеся обилием макроостатков, в то время как травянистые представлены большей частью несколькими или единичными экземплярами. Кроме того в каждом отдельном обнажении (за исключением обн. 2) количество видов древесных значительно превышает травянистые (табл. 2). Поэтому мы вправе считать флору Гудоу типичной лесной флорой Колхиды, свойственной ее нижнему и среднему лесным поясам. В ней представлены флористические комплексы как пойменных, болотистых и предгорных лесов, так и лесов современного ущельного типа. Она содержит виды различных местообитаний — от сухих и освещенных до влажных и затененных. Существование лесной растительности подтверждается также доминированием в данной флоре лесных элементов (более 66%).

Наличие в составе флоры 12,8% рудерально-сегетальных растений, присутствие сассапарилля, плюща, ежевик, которые, согласно В. П. Малееву (1936), обычно не произрастают в современном нетронutom лесу, а больше характерны

Таблица 2

Сравниваемые показатели	Количество обнажений р.Гуду										Всего	
	I		2		3		4		5		6	
	Кол.	%	Кол.	%	Кол.	%	Кол.	%	Кол.	%	Кол.	%
Древесные	24	58,5	29	44	24	77	22	64,7	28	72	40	48,8
Травянистые	17	41,5	37	56	7	22,5	12	35,3	11	28	42	51,2

для опушек, свидетельствует о нарушении лесного покрова. О хозяйственной деятельности человека можно судить по находкам семян винограда, проса, люцерны, тыквенных, укропа, плодовых.

Изложенное выше дает основание предполагать, что флора подобного типа могла развиваться в условиях влажного, теплого климата, скорее всего, второй половины атлантического периода голоцена.

С у х у м и (коллекция I-II)

Слой ископаемого торфа, содержащие растительные макроостатки, были вскрыты в западной части города двумя скважинами. Сква. I расположена к югу от ж/д вокзала, примерно в 1 км от берега моря. Кровля торфа находится на гл. 6,4 м от поверхности земли. Сква. 2 - к югу от Главпочтамта, в 100 м от берега моря; кровля - на гл. 4,5 м. Состав и расположение слоев коррелируются с данными Л.Н.Соловьева (1947), Ч.П.Джанелидзе (1980), Э.В.Квавадзе, П.Л.Асланшвили, В.Г.Джеифаншвили (1984), что позволяет экстраполировать указанный ими возраст на рассматриваемые осадки и считать горизонт торфа, вскрытый скв. I, соответствующим атлантическому периоду голоцена (6425±150 л.н., ТБ - 352), а горизонт торфа, вскрытый скв. 2, - суббореальному времени (3500 л.н. - данные археологии).

Список растений приведен в табл. I (C₁ и C₂), из которого видно, что из скв. I установлено 18, а из скв. 2 - 29 растительных форм. Всего 36 видов, принадлежащих 24 родам и 21 семейству. Флористический состав первого семенного комплекса говорит о доминировании болотных типов растительности. Обращает внимание обилие семян ситника, орешков осок, зюзника и ольхи, представленной также и большим количеством сережек. Весьма характерны типичные водно-болотные растения: рогоз, ежеголовник, лютик ядовитый, подмаренник, дербенник, вероника, касатик. Во флористическом составе второго семенного комплекса также доминируют болотные типы растительности. Преобладают орешки ольхи, осок и зюзника, но представлены они в меньшем количестве. Характерно обилие камыша. Встречаются три вида гречишника и типичные водные растения: рдест, роголистник, лютик длиннолистный. Ситник, рогоз и другие водно-болотные элементы отсутствуют. Интересно присутствие в этом комплексе орешков граба. Появляются растения - индикаторы хозяйственной деятельности человека: культурный виноград, мышей сизый, паспалом (гречка), паслен.

Типично современный состав древесной и травянистой растительности погребенных торфяников свидетельствует о молодом возрасте рассматриваемой флоры и подтверждает ее голоценовый характер. Флора торфяников Сухуми указывает на существование климата типа приморского, теплоумеренного, значительно более влажного в атлантическом периоде, нежели в суббореальном. Изменения, происшедшие в составе растительности и ее распределении, могли быть вызваны как некоторым иссушением климата, так и, в не меньшей мере, воздей-

ствием антропогенного фактора.

Позднеголоценовые семенные флоры Абхазии

О ч а м ч и р а (коллекции УШ-IX)

В Очамчирском районе на террасах рр. Дуаб и Моква, в 2-3 км вверх от их слияния, из обнажений I2 и I3 получены сходные по составу семенные комплексы. Из Дуаба установлено 36, из Моквы - 43, всего 53 растительных формы, относящихся к 38 родам и 28 семействам (табл. I, Д, М). Таксономический состав флористических комплексов наиболее близок к таковым с р. Гудоу, но значительно беднее. Наполовину меньше здесь древесных, а также лесных трав, но богаче и разнообразнее представлены сорные растения. Травянистые достигают 57%. Особенно много семян *Phytolacca americana*, *Echinochloa crusgali*, различных видов *Polygonum*, *Paspalum paspaloides*, *Sambucus ebulus*, *Ranunculus trachycarpus*. Остальные встречаются в значительно меньшем количестве. Древесных видов хотя и меньше, чем травянистых, однако представлены они достаточно большим количеством карпоидов. Доминируют ольха, граб, бук, клен, липа, самшит, боярышник, лещина, бузина черная, много плодовых.

Анализ флоры Дуаба и Моквы позволяет предполагать о существовании долинных лесов из граба, бука, клена, липы с богатым подлеском и участием плодовых. В пойме рек были распространены заросли ольхи и травянистой бузины. Опушки леса изобиловали ежевикой, свидиной, боярышником. Состав и соотношение таксонов свидетельствует о сильном антропогенном влиянии на растительный покров района, где, вероятно, уже существовал ряд поселений, цепочкой углубляющихся в континент подобно современным селам. Этому способствовал и рельеф местности: здесь горы отступают от моря вглубь континента и равнина значительно расширяется.

Отсутствие в изученных отложениях фауны затрудняет определение их возраста. Однако наличие в ископаемой флоре адвентивных растений, особенно *Phytolacca americana* позволяет судить об очень молодом возрасте флоры Дуаба и Моквы и датировать отложения второй половиной позднего голоцена.

Э ш е р а (коллекция XI)

При раскопках Эшерского городища (II-I вв. до н.э.) абхазским археологом Г.К. Шамба были обнаружены семена, определенные нами как *Linum bienne* Mill. - стелющаяся культурная форма льна, имеющая в прошлом широкое распространение в Абхазии (Малия, 1983; Рухадзе и др., 1988, 1989). Это пока что единственная находка в Колхиде ископаемых семян культурного льна, хотя история его возделывания в этой стране уходит корнями в далекое прошлое (Геродот, пер. Мищенко, 1886; Хоштария, 1944 и др.). Среди семян льна найдено около десятка семян *Silene italica*, по всей вероятности засорявшей посеvy льна. В результате послыного палеоботанического исследования отложений по семенам установлено всего 22 вида растений, относящихся к 17 родам и 15 семействам (табл. I, ЭГ). Флористический комплекс представлен главным образом сорными (73%), болотными и культурными растениями. Весьма интересна находка перитециев гриба *Rovellinia pesatrix* из класса аскомицет, поражающего виноградные лозы и плодовые деревья.

Накопление изученных слоев, согласно схеме Блитта-Сернандера, происходило в течение субатлантического периода. Обилие семян разнообразных сорных растений (*Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*, *Portulaca oleracea*, *Convolvulus arvensis* и др.) и, особенно культурного льна, а также присутствие пыльцы культурных злаков (Рухадзе и др., 1988) свидетельствуют об интенсив-

ной хозяйственной деятельности в данном районе. Здесь было развито земледелие, в частности, занимались возделыванием льна. Местные жители занимались виноградарством, садоводством, огородничеством, на что косвенно указывает находка перитетиев разеллинии, а также животноводством (масса костных остатков домашних животных). Несомненно, было развито ткачество и виноделие. Вышеизложенные данные согласуются с археологическими (Соловьев, 1947) и этнографическими (Малия, 1983) материалами и, по-видимому, отражают ситуацию, существовавшую на рубеже эр во всей приморской и предгорной Абхазии.

Привлекая пыльцевые данные (Гухадзе, Квавадзе и др., 1988), можно предполагать, что примерно 2200 л.н. климат был несколько более прохладным, а затем уже близким современному. Появление же в растительных комплексах на гл.80 см водно-болотных растений (осоки, рогоз, гречишники, итерис критский) связано, вероятно, не столько с увлажнением климата в целом, сколько с заболоченностью покинутой обитателями территории (Шамба, 1980).

А м т к е л (коллекция X)

Комплексным методом (палеокарпологический, палинологический, геоморфологический и радиоуглеродный) были изучены флювиогляциальные отложения с прослоями торфа в верховьях р.Амткел, на высоте 1830 м н.у.м. в поясе субальпийского высокоотравья и низкоствольного букового криволесья. Имеются две датировки по ^{14}C с гл.45 см и 87 см соответственно 970 ± 45 л.н. (КИ-2133) и 1600 ± 50 л.н. (КИ-2146). В таблице 3 приводится список растений, установленных из разреза в верховьях р.Амткел. Семенные комплексы рассматриваются в пределах палинологических зон (Квавадзе и др., 1988).

Таблица 3

I	Название растений	Кол-во макроостатков в горизонтах				
		Зона I 125-100 см	Зона II 100-75 см	Зона III 75-35 см	Зона IV 35-25 см	Зона V 25-0 см
I	2	3	4	5	6	7
б	<i>Juncus filiformis</i> L.	-	-	5	-	-
вб	<i>Carex inflata</i> Huds.	-	-	10	-	-
вб	<i>Carex leporina</i> L.	4	-	-	3	-
лг	<i>Carex micropodioides</i> V.Krecz.	-	-	18	-	-
лг	<i>C.oreophila</i> C.A.Mey	-	-	20	-	-
лг	<i>C.pallescens</i> L.	-	-	17	-	-
о	<i>Salix</i> sp.	-	-	1	-	-
лс	<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	-	-	2	-	-
лг	<i>Stellaria nemorum</i> L.	-	-	2	-	-
лг	<i>Ranunculus subtilis</i> Trautv.	-	3	5	-	4
лг	<i>Alchimilla capillacea</i> Juz.	-	-	-	-	3
лг	<i>A.caucasica</i> Bus.	6	-	-	5	-
лг	<i>A.sericea</i> Willd.	7	-	-	5	-
ск	<i>Potentilla brachypetala</i> Fisch.	-	7	-	-	-
лг	<i>P.crantzii</i> (Crantz.) Beck,	5	-	-	-	-
лгв	<i>P.elatior</i> Willd.ex Schlicht.	-	-	-	4	-
лг	<i>P.erecta</i> (L.) Hampe	-	5	-	-	-
вск	<i>Rubus saxatilis</i> L.	-	-	1	-	-
лс	<i>Rhamnus imeretina</i> Booth.	-	-	1	-	-
ск	<i>Viola biflora</i> L.	7	2	-	3	-

I	2	3	4	5	6	7
лс	<i>V. canina</i> L.	-	4	3	-	5
лс	<i>Viburnum lantana</i> L.	-	-	2	-	-

Примечание. Графа I - экологическая принадлежность растений: лгв - луговые, высокотравные; всг - высокогорные; остальные - см. табл. I

Во флоре Амткелá установлено 22 растительных формы, относящихся к II родам и 9 семействам. Как видно из списка, в зоне I встречаются лишь альпийские представители травянистой растительности: *Viola biflora*, *Alchimilla caucasica*, *A. sericea*, *Potentilla crantzii* и др. Необходимо отметить обилие фрагментов листьев, побегов и корешков трав. В зоне II при сохранении *Viola biflora* появляются элементы субальпийской растительности - *Viola canina*, *Ranunculus subtilis*, *Potentilla erecta* и др. Наряду с фрагментами листьев травянистых встречается масса обломков веточек и коры кустарников. Карпофлора зоны III отличается явно выраженным комплексом субальпийской растительности. Характерно присутствие большого количества орешков различных видов осок, которые в вышележащих слоях не встречаются. Зона IV бедна макроостатками: имеются семена четырех альпийских видов - *Viola biflora*, *Alchimilla caucasica*, *A. sericea*, *Carex leporina*. Для зоны V характерны также четыре, но совершенно иных вида - *Ranunculus subtilis*, *Alchimilla capillacea*, *Potentilla elatior*, *Viola canina*.

Таким образом, состав растительности (с учетом данных палинологии, Квандзе и др., 1987, 1988), ее, несомненно, альпийский характер позволяет утверждать, что около 2-2,5 тыс. л. н. в исследуемом районе были распространены альпийские луга. Кульминация разнотравья, присутствие рододендрона кавказского, большой занос пыли сосны и др. древесных, говорящий о безлесных ландшафтах; расположение морен, указывающих на то, что нижняя граница ледника опускалась тогда до высоты 2050 м н. у. м., свидетельствуют о снижении поясов растительности не менее, чем на 500 м, вызванном соответствующими климатическими условиями.

В следующий, довольно длительный отрезок времени (около 900 лет) фиксируется потепление климата. Альпийская растительность вслед за отступившим до высоты 2350 м н. у. м. ледником поднялась на более высокие уровни гор, а ее место постепенно оказалось занятым субальпийскими ценозами, в которых большое участие принимало буковое криволесье. Интенсивное таяние ледников и снежников привело к образованию осочников, появились маленькие водоемы, по берегам которых росли *Salix*, *Viburnum lantana*, *Rhamnus imeretina*. Позднее (500 л. н.) снова отмечается кратковременное ухудшение климатических условий, приостановившее процесс смещения высотных поясов вверх. Резко сокращаются площади под буковым криволесьем, ландшафт принимает вид, характерный для современного нижеальпийского подпояса (Долуханов, Сахокия, Харадзе, 1942). В дальнейшем климат вновь становится более теплым и вертикальные пояса растительности постепенно достигают современных пределов.

М а л ы й Х о д ж а л (коллекция XII)

Разрез мощностью 220 см расположен на правом берегу р. М. Ходжал на высоте 2030 м н. у. м., в поясе субальпийской растительности. Отложения, в основном, суглинки, глины, крупно- и мелкозернистый песок, переслаивающиеся с торфом. Имеется датировка по ^{14}C : на гл. 210 см возраст торфа составляет 1230 л. н.

I	Название растений	Кол-во макроостатков в горизонтах		
		Зоны I, II 240-126 см	Зоны III, IV 126-90 см	Зоны V-VI 90-64 см
	Мхи неопределенные	-	МН	МН
ВБ	<i>Carex canescens</i> L.	-	15	20
ВБ	<i>C. capitellata</i> Boiss. et Bal. ex Boiss.	-	II	-
б	<i>C. dacica</i> Neuff.	-	18	10
ЛГ	<i>C. micropodioides</i> V. Krecz.	-	14	9
ЛГ	<i>C. oreophila</i> C.A. Mey	-	7	-
ЛГ	<i>Rumex alpestris</i> L.	-	4	-
О	Caryophyllaceae gen. indef.	-	I	-
ЛГ	<i>Hypericum caucasicum</i> (Woronow) Gorschk.	-	2	-
ЛГ	<i>Alchimilla capillaceae</i> Fuz.	-	-	14
ЛГ	<i>A. caucasica</i> Bus.	-	21	7
ЛГ	<i>A. sericea</i> Willd.	-	18	8
СК	<i>Potentilla brachypetala</i> Fisch.	-	4	2
ЛГВ	<i>P. elatior</i> Willd. ex Schlecht.	-	-	5
ЛГ	<i>P. ruprechtii</i> Boiss.	-	6	3
О	Leguminosae gen. indef.	-	I	-
ЛГ	<i>Euphorbia oblongifolia</i> C. Koch.	-	2	-
ЛГ	<i>Epilobium algidum</i> M. B.	-	2	-
СК	<i>Thymus caucasicus</i> Wild.	3	-	-
О	<i>Campanula</i> sp.	-	25	10
ЛГВ	<i>Heraclium apifolium</i> Boiss.	-	-	3

Всего установлено 20 растительных форм, принадлежащих к 10 родам и 11 семействам. Как видно из таблицы, нижняя часть слоев (зона I) бедна в карпологическом отношении, вероятно, вследствие небольшого количества промытой породы. Обнаружено лишь три семени *Thymus caucasicus*, часто встречающегося в альпийском поясе на щебнистых и скалистых местах до 2700 м н.у.м. Характерно большое количество фрагментов вегетативных органов растений, что позволяет судить о существовании на исследуемой территории травянистых ассоциаций.

Наиболее богат флористически семенной комплекс с глубиной 126-90 см. В составе макроостатков представлены как виды, свойственные альпийским луговым, ковровым и плотнодерновым ассоциациям, или обычные для скальных и щебнистых местообитаний, так и компоненты субальпийских лугов. Вероятно, в результате фиксируемого в зоне III палинологическими данными (Квавадзе, Рухадзе, 1989) похолодания, соответствующего по времени вышестоящему в верховьях р. Амткел, ландшафт здесь имел нижнеальпийско-верхнесубальпийский характер. В пределах гл. 90-62 см появляются компоненты высокотравья. Значительно уменьшается вегетативная масса травянистых, но характерно большое количество обломков древесины и веточек кустарников. В пределах гл. 126-62 см отмечается много орешков осок и стебельков мхов, что указывает на распространение характерных высокогорных болот. В вышележащих горизонтах карпоидов не обнаружено.

Таким образом, голоценовая карпофлора Абхазии содержит 169 растительных

форм, относящихся к 100 родам и 55 семействам. Многие ее виды не отмечены в других ископаемых флорах Кавказа, а большинство из них в виде плодов и семян приводится впервые. Как видно из списков, подавляющее большинство указанных видов растений и сейчас широко распространены в Абхазии (Колаков - ский, 1980, 1982, 1985, 1986). Обобщая вышеприведенные данные, попытаемся воспроизвести картину развития растительного покрова Абхазии в течение среднего и позднего голоцена.

Основными лесообразователями нижнего лесного пояса и приморской равнины в среднем голоцене были граб, бук, дубы и, несомненно, каштан, который в ископаемых карпофлорах, к сожалению, не представлен, что можно объяснить как плохой сохранностью его плодов в ископаемом состоянии, так и, возможно, расколосением исследованных разрезов вне зоны его произрастания. Однако, судя по палинологическим данным (Квавадзе, Рухадзе, 1989), в атлантическом периоде, благодаря оптимальным климатическим условиям - максимуму тепла и влажности, происходила экспансия каштановых лесов, занимавших предгорья и поднимавшихся, вероятно, и в средний лесной пояс. На затененных и более влажных северных и северо-западных склонах были развиты буковые и буково-грабовые леса. Грабово-дубовые и дубовые по гребням доходили до значительных высот.

Большое распространение в предгорьях получил влаголюбивый вид дуба *Quercus hartwissiana*, встречающийся сегодня в Абхазии рассеянно и в наиболее влажных районах - между Гагра и Пицундой, по течению рр.Кодори и Маджара, в окрестностях Ткварчели. Поэтому весьма интересным представляется широкое распространение в атлантике дуба Гартвиса в одном из наиболее сухих в настоящее время районов страны, о чем свидетельствуют многочисленные находки его плодов и листьев в голоценовых отложениях окрестностей Гудаута. Этот факт, вероятно, может дать приблизительное представление о режиме влажности и распределении осадков на территории Абхазии в атлантическом периоде голоцена.

В пойме рек произрастали ольховые леса, местами с небольшими площадями, занятыми долиной, которые сменялись долинными или размещенными на склонах ущельного типа смешанными лесами с грабом, буком, кленом, липой и др. В лесах было много плодовых: инжир, яблоня, груша, алыча, черешня, шелковица и др. Подлесок отличался богатством видов. В зависимости от типов леса, содержания в почве извести, локальных условий местообитания он был представлен самшитом, грабинником, лещиной, клекачкой, кизилом, крушиной, падубом, тиссом и др. В лесу был распространен виноград лесной. Для опушек леса и осветленных участков характерны лианы - сассапариль, ежевика, а также кустарники - боярышник, свидина. Под пологом кустарников развивались естественные ценозы трав.

Преобладающими ландшафтами прибрежной зоны были влажные низовые ольховые леса с широким развитием осоково-ситниково-зизниковых группировок с теми доминирующими видами, которые отмечены А.А.Колаковским (1948) для Ю.Абхазии. Можно предполагать, что низовые заболоченные леса, характерные в настоящее время для Ю.Абхазии и доходящие узкой полосой до устья р.Кодори, в прошлом имели широкое распространение по всему побережью. По берегам болот росли крушина и ежевика беловатая. На безлесных освещенных участках - свидина и ежевика азиатская.

Позднее, в суббореале, характерно существование болот с господством камышевых и осоково-зизниковых группировок, а также наличие водных бассейнов (озер, лагун) с соответствующей флорой. Основной же фон растительности

по берегам болот и лагун по-прежнему создавали ценозы с доминированием ольхи. Местами были развиты гигрофильные грабовые леса.

Падение температур и особенно резкое уменьшение влажности в нижней лесной полосе и на равнине вызвало, по данным палинологии (Квавадзе, Рухадзе, 1989) сокращение площади каштановых лесов почти на две трети. Получили развитие грабовые и грабово-дубовые леса с подлеском из грабинника, хмелеграба, лещины. В ущельных лесах преобладал ильм и сильно сократилось участие липы.

Следы хозяйственной деятельности человека можно усмотреть в наличии в составе среднеголоценовой карпофлоры представителей культурных и сорных растений. Лесной покров уже был в какой-то мере нарушен за счет развивающегося земледелия. Местные жители высевали просо, льцерну, огородные культуры, выращивали виноград, плодовые.

Палеогеографическая обстановка позднего голоцена, дающая достаточно ясное представление о движениях и перераспределении растительных формаций, наиболее ярко выражена в высокогорьях, где в течение субатлантического периода на фоне общего потепления климата происходили большие или меньшие по масштабу изменения климатических условий и связанные с ними перемещения растительных формаций (Квавадзе, Рухадзе, 1989). Палеокарпологический материал дает возможность отчетливо проследить ухудшение климатических условий 2500 л.н. и примерно 700 л.н., соответствующие похолоданиям, отмечаемым в это время во многих регионах планеты (Шнитников, 1957; Гумилев, 1966; Тушинский, 1969; Леруа Ладюри, 1971; Ковалюх и др., 1985 и мн.др.).

Наиболее сильным было похолодание на рубеже суббореала и субатлантика, когда на Чхалтинском хр. и в верховьях р.Амткел языки ледников спускались до 2050 м абс.высоты (Табидзе, 1971; Квавадзе и др., 1987), что вызвало смещение верхнегорных поясов вниз не менее чем на 500 м. В районе разреза Амткел господствовали альпийские луга (сейчас - заросли букового криволеся), и в районе разреза Ходжал располагался субнивный пояс (сейчас - субальпийские луга и фрагменты букового криволеся). Достаточно сильным было и похолодание в XII в. (700 л.н.), когда изученная территория Амткела находилась на стыке альпийского и субальпийского поясов, а на Ходжале были распространены альпы. Указанные похолодания оказывали значительное влияние на положение верхней лесной границы и, хотя несущественно, но все же отражались и в нижних поясах растительности.

Необходимо подчеркнуть, что в позднем голоцене проявляется особенно сильное антропогенное воздействие на растительный покров страны, значительно нарушающее закономерности естественного хода его развития и, вероятно, в гораздо большей степени, чем предполагается, оказывающее влияние на современное состояние климата. Воздействие антропогенного фактора выражается в отдельных случаях в распространении ольхи и заболоченности, которая особенно быстро наступала на покинутые человеком или оставленные без присмотра территории. Основная же часть освободившейся земли оказалась занятой сельскохозяйственными угодьями и населенными пунктами. Вырубка ольхи и осушение болот приводили к постоянной смене естественных формаций вторичными типами растительности. К последним нужно отнести также и одичавшие плодовые, образующие скопления в долинах, к которым обычно были приурочены стоянки человека, обусловившие их интразональное распространение (Васильев, 1938).

Деятельность человека приводила к искусственному расширению ареалов одних растений, сокращению других. Резкие изменения среды обусловили развитие сорных растений, являющихся не менее важными индикаторами освоения че-

ловеком обширных территорий. Помимо случайного заноса растений из других регионов, человек практиковал продолжающееся и в настоящее время сознательное введение новых, чуждых для растительного покрова страны элементов. Об интенсивном земледельческом освоении страны дают представление находки культурных растений. Это прежде всего культурный лен, культурные злаки, виноград, тыквенные, укроп, плодовые и др.

SEED AND FRUIT FLORAS FROM THE HOLOCENE DEPOSITS OF
ABKHAZIA

L.P.Rukhadze

SUMMARY

The results of carpological studies of the middle Holocene and late Holocene lowlands, foothills and highland in Abkhazia are presented. Seed and fruit complexes characterizing some stages of Holocene flora evolution contain 169 floral forms relating to 100 genera and 55 families and the most part of which is found in the Caucasus in its fossil state for the first time.

The reconstruction of the paleogeographical situation presenting information about the movements and redistribution of the floral formations in the vertical vegetation belts are given here. Development of vegetation cover, climate and the human activity during middle Holocene and late Holocene are also discussed.

ЛИТЕРАТУРА

- Балабанов И.П., Гей Н.А. 1981. История развития Пигундской лагуны в среднем и верхнем голоцене. В кн.: Палинология плейстоцена и голоцена. Изд. Ленингр. ун-та, Л., с.78-87.
- Балабанов И.П., Квавадзе Э.В. 1985. Зависимость характера развития приморских участков малых рек Гагрского побережья в голоцене от колебания уровня моря. *Сообщ. АН ГССР, том 118, № 3*, с.553-556.
- Балабанов И.П., Островский А.Б., Измайллов Я.А., Гей Н.А. и др. 1975. Палеогеографические условия новейшей черноморской трансгрессии в связи с проблемами внутривассейновых корреляций. *Инф. бюлл. № 3 Координац. центра стран - членов СЭВ по проблеме изучен. хим., физ., биол. и др. процессов важнейших районов мир. океана. М.*
- Геродот. 1886. История. Перевод Мищенко.
- Гумилев Л.Н. 1966. Гетерохронность увлажнения Евразии в древности (ландшафт и этнос. IУ). *Вестн. ЛГУ № 18, сер. геол. и геогр., в.3, с.81-90.*
- Джанелидзе Ч.П. 1980. Палеогеография Грузии в голоцене. Мецниереба. Тб.
- Квавадзе Э.В. 1974. Палинологическое исследование голоценового торфяника в устье реки Колхидки (Зап. Грузия), М., *Вестн. Моск. ун-та, сер. географ. № 5, с.113-115.*
- Квавадзе Э.В. 1978. Новая схема развития растительного покрова Колхидской низменности в голоцене. *ДАН СССР, т.241, № 1, с.170-173.*
- Квавадзе Э.В. 1986. Значение пыльцы широколиственных пород для стратиграфического расчленения голоценовых отложений Зап. Кавказа. Корреляция отлож., событий и процессов антропогена. *Тез. докл. У1 Весовян. совещ. по изуч. четв. периода. Кишинев, с.230.*
- Квавадзе Э.В., Асланишвили П.Л., Джебраншвили В.Г. 1984. Палинологическая характеристика верхнеплейстоценовых и голоценовых отложений Су-

- хуми. Сообщ.АН ГССР, т.115, № 3, с.657-660.
- Квавадзе Э.В., Джеиранашвили В.Г. 1982. Голоценовая история растительности Гагрского хребта и его предгорий. М., Тез. XI конгр. ИНКВА, т.2, с.116-117.
- Квавадзе Э.В., Джеиранашвили В.Г. 1985. Голоценовая история развития растительности Гагрского хребта и его предгорий. В кн.: Вопросы геологии голоцена, Ереван, с.103-108.
- Квавадзе Э.В., Рухадзе Л.П., Третьяк П.Р., Петренко Л.В. 1987. О миграции верхнегорных поясов растительности позднего голоцена в долине р. Амткел (Абхазия). Сообщ.АН ГССР, 125, № 2, с.421-424.
- Квавадзе Э.В., Петренко Л.В., Третьяк П.Р., Рухадзе Л.П. 1988. Высокогорная растительность верховьев реки Амткел в субатлантическое время. Сб. Актуальн.вопр.биол. и медиц., Изв.АН ГССР, сер.биол., с.321-331.
- Квавадзе Э.В., Рухадзе Л.П. 1989. Растительность и климат голоцена Абхазии. Мецниереба, Тб., 256 с.
- Клопотовская Н.Б. 1985. Интерпретация результатов спорово-пыльцевого анализа отложений пещеры Апианча в Абхазии. В кн.: Палинология четв. периода. М., Наука, с.104-115.
- Ковалых Н.Н., Петренко Л.В., Третьяк П.Р. 1985. Геохронология нивально-гляциальных отложений среднегорья Украинских Карпат. Бюлл.ком.по изуч.четв.пер. № 54, с.113-118.
- Колаковский А.А. 1948. Основные фитоценозы приморской низменности Южной Абхазии. Труды Тифл.бот.ин-та, т.ХП, с.55-80.
- Колаковский А.А. 1980,1982,1985,1986. Флора Абхазии, тт.1,2,3,4, Мецниереба, Тбилиси.
- Малия Е.М. 1983. Льноводство и льняные изделия у абхазов. Изв. АБНИИ, т.1, Тб., с.84-113.
- Ратиани Н.К., Рухадзе Л.П. 1974. Некоторые данные о голоценовой флоре р.Гуду. Тр.Сух.бот.сада АН ГССР, в.Х1Х, с.163-188.
- Рухадзе Л.П., Соловьев Е.Л. 1964. Голоценовая флора торфяников Сухуми. Тр. Сух.бот.сада АН ГССР, в.ХУ, с.101-112.
- Рухадзе Л.П., Квавадзе Э.В., Шамба Г.К. 1988. Динамика растительности окрестностей Эшерского городища (Абхазия). Изв.АН ГССР, сер.биол.
- Рухадзе Л.П., Квавадзе Э.В. 1988. Ботанические материалы из Эшерского городища (Абхазия). Тез.докл.Межд.конф. Проблемы голоцена, Тб., с.91-92.
- Соловьев Л.Н. 1947. Следы древнего солевого промысла близ г.Сухуми и г.Очамчире. Тр.Абх.гос.музея, в.1, с.23-55.
- Табидзе Д.Д. 1971. Большой Кавказ. В кн.: Геоморфология Грузии. Изд.Мецниереба, Тб., с.155-157.
- Хоштария Н. 1944. Диха Гудзуба, древнее поселение Колхидской низменности. Сообщ.АН ГССР, У, 2, с.207-216.
- Шамба Г.К. 1980. Эшерское городище. Мецниереба, Тбилиси.
- Шатилова И.И. 1974. Палинологическое подразделение четвертичных отложений мыса Пицунда. Сообщ.АН ГССР, т.76, № 1, с.205-206.
- Шнитников А.В. 1957. Изменчивость общей увлажненности материков Северного полушария. Зап.ГО СССР, нов.сер., т.16, М.-Л.

СЕМЕЙСТВО ТАХОДИАСЕАЕ ИЗ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ

В настоящее время семейство *Taxodiaceae* состоит из десяти моно- и олиготипных родов, разделяемых на четыре более или менее четко обособленные трибы. Первая из них - секвоевые (*Sequoiaceae*) объединяет монотипные североамериканские и китайский роды - *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Metasequoia*. Триба таксодиевых (*Taxodieae*) состоит из двух родов - олиготипного североамериканского - *Taxodium* и монотипного китайско-вьетнамского - *Glyptostrobus*. Триба куннингамиевых (*Cunninghamieae*) включает четыре рода - монотипный китайско-японский род *Cryptomeria*; олиготипные: китайский - *Cunninghamia*, китайско-бирманский - *Taiwania* и австралийский - *Athrotaxis*. Трибу сциадопитисовых (*Sciadopityeae*) представляет монотипный японский род *Sciadopitys*, нередко выделяемый в самостоятельное семейство *Sciadopityaceae*. Немногочисленные виды этих родов: *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchh., *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl., *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Sheng, *Taxodium distichum* (L.) Rich., *T. ascendens* Brongn., *T. mucronatum* Tenore, *Glyptostrobus pensilis* (Staunt) C. Koch., *Cryptomeria japonica* (L.) Don, *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook, *C. kawakamii* Hayata, *C. konishii* Hayata, *Taiwania cryptomerioides* Hayata, *T. flousiana* Gausson, *Athrotaxis cupressoides* Don, *A. laxifolia* Hook, *A. selaginoides* Don, *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Sieb. et Zucc. являют собой ценнейшие по качеству древесины, редчайшие по красоте и величине, редкие, как и все прекрасное, реликты растительного мира прошлых геологических эпох. Широко разорванные, в преобладающем большинстве небольшие и изолированные ареалы этих таксонов локализованы в ряде регионов Северной и Центральной Америки, Восточной Азии, Австралии (Тасмания). Очертания ареала таксодиевых уже сами по себе явствуют о сложной и длительной геологической истории семейства. Геологической истории, предрешившей концентрацию девяти из десяти родов *Taxodiaceae* во флорах Северного полушария и реликтовый эндемизм одного из них - *Athrotaxis* - в Южном. Самые ранние следы таксодиевых ведут в глубь мезозоя (Buchholz, 1948; Вахрамеев, 1964). Знаменательно при этом, что в мезозойских отложениях встречаются остатки (древесина, отпечатки олиственных побегов и шишек, пыльца) таксонов, принадлежащих не только родам, исчезнувшим со временем в геологическом же прошлом, но и родам, поныне образующим остов семейства. С юры отмечаются, например, *Sequoia* (Хахлов, 1924; Геология Кореи, 1964) и *Sciadopitys* (Buchholz, 1948; Каравили, 1977). С неокома - *Taxodium*, *Glyptostrobus* и неопределенные до рода *Taxodiaceae* (Атлас..., 1964; Воронова, 1971; Маркова, 1971). С апта, альба, низов сеномана и с турона известны: *Taiwania*, *Cunninghamia*, *Cryptomeria*, *Metasequoia* (Атлас..., 1964; Свешникова, Буданцев, 1969; Самылина, 1976; Буданцев, 1983). Но если в юре и неокоме остатки таксодиевых еще редки, хотя и широко разбросаны (Англия, Португалия, Кавказ, Тургайский прогиб, Иркутский бассейн, Корея...), то с альба частота находок их вегетативных и репродуктивных органов стремительно возрастает. Остатки их становятся обильными, таксономически разнообразными, местами массовыми. Согласно В.А. Вахрамееву (1976), альбский век был переломным в развитии меловых флор Сибирско-Канадской флористической области, например. Резко меняется состав папоротников - исчезают *Coniopteris*, редкнут виды *Cladophlebis*, широкое развитие получают *Adiantopteris*, *Asplenium*, *Arctopteris*, отчасти *Acrostichopteris*. Преобладают цельнолистные формы *Ginkgo*. Среди хвойных видную роль начинают играть *Taxodiaceae*. Появляются

покрытосеменные растения. С альба по миоцен расцвет таксодиевых явный, для тельный, широкий. Ареал семейства охватывает почти все Северное полушарие. Особенно обширен он у *Sequoia*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Taxodium*. Обилие их остатков и определяет в сущности роль таксодиевых, как "преобладающих", "ведущих" или "доминирующих" таксонов той или иной флоры, среди хвойных во всяком случае (Ахметьев, 1966; 1973; Братцева, 1969; Палеогеография Севера., 1975; Hojo, 1975; Zastawniak, 1978, 1981, Камеева, 1982 и др.). Сочетание - *Metasequoia* = *Glyptostrobus* = *Taxodium*, *Taxodium* = *Sequoia* = *Metasequoia*, *Sequoia* = *Taxodium* = *Glyptostrobus*, *Metasequoia* = *Glyptostrobus*, *Taxodium* = *Glyptostrobus* являются, пожалуй, самыми типичными для флор позднего мела и палеогена. Нередки случаи, когда среди мегафоссилий хвойные представлены только таксодиевыми, в частности, *Metasequoia* или *Glyptostrobus*. Значительно реже наблюдаются макрофоссилии *Cunninghamia*, *Cryptomeria*, *Taiwania*, *Athrotaxis*, *Sciadopitys* и, особенно, *Sequoiadendron*. Естественно думать, что подобное соотношение остатков таксонов семейства в какой-то степени обусловлено характером их экотопов, высотным уровнем зон развития их древостоя.

На обширнейшем, охватывающем почти все Северное полушарие, домиоценовом ареале таксодиевых, флоры Арктики, Северной Америки, Японии, Дальнего Востока, Сибири, Казахстана явно выделяются насыщенностью таксонами семейства и, видимо, широким развитием их древостоя. Однако, несмотря на то, что в миоцене таксодиевые еще обильны во флорах Северной Америки, Японии, Приморья, Сахалина, Камчатки, Кавказа, Европы, несмотря на то, что местами еще встречаются "заделы" олиственных побегов и шишек некоторых из них (Горбунов, 1957; Красилов, Алексеенко, 1977), к этому времени и восходит, вероятно, начало заката *Taxodiaceae*. К этому времени, ибо к концу миоцена, в особенности же в раннем плиоцене резко обрисовывается обеднение флор таксонами семейства, сокращение и разобщение ареала родов, миллионы лет сосуществовавших на огромных пространствах Северного полушария. Характерно при этом, что обеднение флор таксонами семейства и сокращение площади их древостоя наблюдается не только на территориях, географически отдаленных от сегодняшних рефугиумов таксодиевых, но и в самих этих рефугиумах (Tanai, 1972; Raven and Axelrod, 1978), издревле и поныне составляющих части естественного ареала *Taxodiaceae*. На территории Северной Америки в миоцене теряются следы метасеквойи (Chaney, 1951). С миоцена же редет в Японии древостой секвойи, метасеквойи и глипостробуса (Tanai, 1972). Только метасеквойя пересекает здесь плио-плейстоценовую границу. Собственно по угасанию "флоры *Metasequoia*" и определяется она в этой стране (Iihara et al., 1972). Сегодня, как известно, в сложении растительного покрова Японии, в геологическом прошлом одной из самых богатых таксодиевых флористических провинций (*Sequoia*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Parataxodium*, *Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Taiwania*, *Glyptostrobus*, *Protosequoia*, *Sciadopitys*...), участвуют лишь *Cryptomeria* и *Sciadopitys*. Любопытно, что при несомненном угасании древостоя таксодиевых на большей части первоначального ареала, в плиоцене Европа и Кавказ начинают выделяться относительно частотой находок их пыльцы и макрофоссилий. Во флорах Европы в целом состав таксодиевых в плиоцене богаче, нежели в любой из нынешних областей их естественного развития. К плейстоцену, однако, они значительно редет и таксономически и количественно. Европейские палинологи, как известно (Lona, 1971), долгое время предполагали и предлагали определение границы между плиоценом и плейстоценом по резкому сокращению или полному исчезновению пыльцы *Taxodiaceae*, в частности же - *Taxodium* в поро-

де. Со временем, однако, это предположение было опровергнуто геологической историей таксодиевых на территории Европы же (Michaux et al ., 1979: Suc and Zagwijn , 1983).

В позднем плиоцене и плейстоцене на большей части первоначального ареала таксодиевых, расположенной за пределами их нынешних рефугиумов, прослеживаются уже лишь редкие следы реликтовых древостоев некоторых из таксонов этого семейства (*Metasequoia* , *Taxodium* , *Sciadopitys*) . На большей части первоначального ареала, исключая, однако, Колхиду, которая с мезозоя по плейстоцен (голоцен?) являла собой часть естественного ареала таксодиевых.

Согласно данным спорово-пыльцевого анализа (Карашвили, 1977), самые ранние находки остатков таксодиевых, в частности же рода *Sciadopitys* , на территории Грузии датируются нижней юрой (лейас). Пыльца *Sciadopitys* выделена и из позднерурских (желловей) отложений Западной Грузии (Долуденко, Сванидзе, 1969). С нижнего мела (альб) в ископаемых флорах Колхиды начинают отмечаться *Sequoia* и *Glyptostrobus* (П.Мчедlishvili, 1956; Лоладзе, 1979, 1983). Если можно и, несомненно, можно поставить под сомнение описываемое Е.М.Лоладзе видовое разнообразие как рода *Sequoia* (*S.colchica* Lol. , *S.delicata* Lol. , *S.caucasica* Lol. , *Sequoia* sp. , так и *Glyptostrobus* (*G.stenocaeus* Lol. , *G.vulgaris* Lol. , *G.aff.groenlandicus* Neer , *Glyptostrobus* sp. a, b) , то достоверность самого существования этих таксонов в альбской флоре Колхиды уже едва ли подлежит какому-либо сомнению.

Палеогеновые отложения Грузии, к сожалению, почти совсем не изучены палеоботанически. Тем не менее данные по флорам последующих геологических эпох позволяют не без уверенности предполагать непрерывность участия таксодиевых в сложении растительного покрова приморских районов Грузии, Западной Грузии, во всяком случае. Отпечатки и противоотпечатки олистевенных побегов *Glyptostrobus europaeus* , например, найдены в нижнемиоценовых отложениях Восточной Грузии (Джапаридзе, 1981). В этих же отложениях, обнаруженных в окрестностях сел Цедиси и Уплисхике, И.Н.Джапаридзе (1981:22) обнаружены олистевенные побеги и *Taxodium dubium*.

С низов же миоцена отмечается во флорах Колхиды род *Cryptomeria* . Малая степень изменчивости вегетативных органов таксодиевых общеизвестна. Судя по данным палинологов, значительной стабильностью отличаются, видимо, черты строения и репродуктивных органов таксонов семейства. Так, например, о большом сходстве ископаемой и рецентной пыльцы *Sciadopitys* и о низкой степени изменчивости ее во времени свидетельствуют описания и определения пыльцы зонтичной пихты голубых глин Калининградской области и гурийских отложений Западной Грузии (Атлас... , 1960; Шатилова и др., 1984) под одним и тем же видовым названием - *Sciadopitys verticillatiformis* . Трудно, конечно, согласиться внутренне, во всяком случае, и с вероятностью единства миоценовой *Cryptomeria* Колхиды (Ананишвили, Пурцеладзе, 1976; Джапаридзе, 1981) и рецентного японо-китайского реликтового эндема - *C.japonica* . Однако ни ископаемая пыльца, ни олистевенные побеги не позволяют пока распознать истинную сущность древних форм не только криптомерий, но и большинства таксонов семейства. Усугубляется сложность этой проблемы и тем, что выделение ископаемых видов обосновывается не столько специфичностью тех или иных признаков вегетативных и генеративных органов, сколько в преобладающем большинстве случаев огромным разрывом во времени и пространстве между ископаемыми и рецентными формами.

Судя по данным палинологического анализа (Рамшвили, 1982), *Sequoia* , *Taxodium* , *Cryptomeria* , *Taxodiaceae* gen.indet. на территории Восточной Гру-

зии произрастали вплоть по средний миоцен. Какова была степень участия таксодиевых в сложении растительного покрова этого региона в последующие геологические века пока что судить трудно. После длительного перерыва следы их вновь возникли в позднем плиоцене. В акчагыльских отложениях Ширакской степи З.Л.Маймин (1936) нашла отпечаток побега *Sequoia langsdorffii* (Палибин, 1936). Из костеносных же слоев Квабеби было выделено несколько пыльцевых зерен *Sequoia* sp. (Векуа, Квавадзе, 1981). В спорово-пыльцевом комплексе апшеронских отложений, выходящих на поверхность восточнее с.Квемо-кеди Н.С.Мамацашвили приводится *Taxodiaceae* gen.indet. Опад ли это реликтовых рощ таксодиевых береговой полосы Восточной Грузии или принесенные волнами моря остатки позднелиоценовой растительности суши, расположенной юго-восточнее рассматриваемой территории — покажут дальнейшие исследования.

В Колхиде после альба *Sequoia* начинает отмечаться вновь лишь с низов миоцена. Предполагаем, что этот огромный разрыв во времени альб — миоцен обусловлен не вымиранием и последующей, очередной миграцией секвойи в Колхиду, а пробелом в наших знаниях ископаемой истории флоры этой ботанической провинции, в почти полном отсутствии данных по палеогеновым и олигоценным флорам Грузии.

Значительная часть олиственных побегов *Sequoia* из мио-плиоценовых отложений рассматриваемой территории отнесена к одному из наиболее широко известных третичных видов рода — *S.langsdorffii*, несомненно сборному. Из сарматских отложений Абхазии, по своеобразию эпидермальной структуры описана *S.corniculata* Kolak. et Schagr. (Колаковский, Шакрыл, 1970). Преобладающее большинство остатков секвойи из более молодых отложений определено в основном до рода (*Sequoia* sp.).

Палинологический анализ миоценовых отложений значительно восполнил геологическую историю таксодиевых на территории Грузии. Тем не менее, истинный состав семейства во флорах Грузии прошлых геологических эпох раскрылся лишь в плиоцене.

Вопреки закономерности в распространении таксодиевых, наблюдаемой во флорах других стран Северного полушария (Ferguson, 1967; Tanai, 1967, 1972), на территории Грузии именно с низов плиоцена возрастает не только частота находок остатков таксодиевых, но и их таксономическое многообразие. Так, например, в Гурии, области многолетних, а в последние десятилетия и постоянных палеоботанических исследований, не известно, в сущности, ни одной плиоценовой или плейстоценовой флоры, в которой не был бы представлен тот или иной таксон семейства, а в преобладающем большинстве случаев — и несколько вместе. В мзотической флоре Гурии и Абхазии, например, по олиственным побегам и пыльце выявлены: *Sciadopitys* (Пурцеладзе, 1968), *Sequoia langsdorffii* (Михайловский, 1928; П.Мчедlishvili, 1956), *Sequoia* (Пурцеладзе, 1977; Челидзе, Квавадзе, 1983), *Taxodium dubium*, *Taxodium* sp. (Колаковский, 1956; Челидзе, Квавадзе, 1983), *Cryptomeria japonica*, *Cryptomeria* sp. (Узнадзе, 1955; Свешникова, 1963; Пурцеладзе, Цагарели, 1974; Челидзе, Квавадзе, 1983).

В понтических отложениях Гурии и Абхазии *Sequoia* представлена как отпечатками олиственных побегов, так и пыльцой (Палибин, 1930; Ульянов, 1954; Н.Мчедlishvili, 1963; Рамишвили, 1969). Пыльца *Taxodium* выделена И.Ш.Рамишвили (1969) из понтических отложений не только Гурии и Абхазии, но и Мегрелии. Но это едва ли показатель расширения ареала рода. Неравномерная исследованность даже Черноморской полосы Грузии и определяет в сущности условность большей части представлений о времени появления, развитии и распространении

таксодиевых, как и любой другой таксономической единицы флор Грузии прошлых геологических эпох.

Во флоре Западной Грузии понтического времени известны также *Cryptomeria* и *Glyptostrobus* (Колаковский, 1962). Вполне реальной представляется находка пыльцы *Metasequoia* в понтических отложениях Абхазии и Мегрелии (Рамишвили, 1969; 20-22, 24-26, 36), хотя наличие ее в конкретных спорово-пыльцевых спектрах (опорная скважина Мокви № I, разрез у с. Джуми) представляется малодостоверным.

Таким образом, в доплиоценовых флорах Западной Грузии из *Taxodiaceae* известны - *Taxodium*, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Metasequoia*. В конце же плиоцена, в чаудинских отложениях установлены: *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Cryptomeria*, *Glyptostrobus*, *Athrotaxis*, *Cunninghamia*, *Taxodiaceae gen. indet.* (Чочиева, 1968, 1975; Шатилова, Мчедlishvili, 1980; Мамацашвили, Чочиева, 1983). Сегодня даже во флоре Китая, области наибольшей концентрации таксонов семейства, *Taxodiaceae* представлены лишь пятью родами: *Metasequoia*, *Glyptostrobus*, *Cryptomeria*, *Taiwania*, *Cunninghamia*. Нам не известна в сущности ни одна флористическая область прошлых геологических эпох, в плио-плейстоцене которой таксодиевые были бы представлены в такой полноте, как в Колхидском рефугиуме. Как не известна и область такого длительного существования таксонов семейства за пределами их нынешних естественных ареалов.

Более того, если на большей части третичного ареала уже с миоцена и глубин плиоцена определялась реликтовость, в широком понимании, таксонов семейства, то в Колхиде, судя по частоте, а местами и массовости остатков ряда из них (Чочиева, 1968, 1975; Мамацашвили, 1975; Чочиева, Мамацашвили, 1977, 1983), даже к концу плиоцена и в плейстоцене отнюдь не все из них занимали реликтовые позиции.

В Европе, как известно (Sue and Zagwijn, 1978), время резкого падения содержания в породе пыльцы таксодиевых определяется в 2,5 млн. лет. Это именно тот предел, который предлагался европейскими палинологами за основу границы между плиоценом и плейстоценом. Однако, в то время как в Европе уже исчезли или исчезали следы таксодиевых, как и следы других реликтовых форм (*Tsuga*, *Carya*, *Liquidambar...*), в Колхиде еще высились массивы секвоевых лесов, еще обширным был древостой болотного кипариса, еще росли - *Metasequoia*, *Cryptomeria*, *Athrotaxis*, *Glyptostrobus*, *Cunninghamia*. Менялся, однако, характер рельефа, сокращалась акватория моря, смещалась береговая линия, смешался и сокращался ареал береговых лесов с господством редвуд. Чаудинский век в Колхиде был, видимо, кульминационным в развитии таксодиевых и, быть может, кипарисовых. Как древний эвксин - началом заката, ибо палинологические спектры последующих отложений несут уже следы неуклонной гибели их древостоев.

Чауда-древний эвксин - это рубеж, с которого начинают прослеживаться ощутимые следы глубочайших преобразований, происходивших во флоре и растительности Колхиды на протяжении антропогена. Следы ускоренных темпов вымирания таксонов ее ископаемых флор, областями естественного развития которых сегодня являются Европа, Восточная Азия, Северная Америка, Австралия (Тасмания). Таксонов самой различной амплитуды высотного распространения, а, следовательно, и различных климатических поясов, различной требовательности к условиям влажности и температур, к эдафическим условиям. Тем не менее, изменения, происшедшие в растительном мире Колхиды в постчаудинское время резкими воспринимаются лишь суммарно. Если же сравнить последовательный ряд антропогеновых флор, то обеднение их предстает как явление более или менее посте-

пенное. Так, несмотря на относительную бедность и иные, чем в спектрах чау-динских слоев, пропорции пыльцы составляющих таксонов, в спорово-пыльцевых спектрах древне-эвксинских отложений все еще высока доля таксонов, не встречающихся ныне в Колхиде в природных условиях. Все еще высока была, видимо, и степень участия некоторых из них в сложении растительного покрова исследуемой территории. Массовость пыльцы *Taxodium* одна из самых характерных черт спорово-пыльцевых спектров отложений Древнеэвксинского бассейна (Мамацашвили, 1975; Чочиева, Мамацашвили, 1977), отличающая их от спектров всех неогеновых и антропогенных отложений Грузии. Высокие показатели по пыльце *Taxodium* в спектрах древнеэвксинских отложений как Гурии, так и Мегрелии позволяют предполагать обширность заболоченных пространств приморской полосы Колхиды и широкое развитие на них древостоя болотного кипариса.

Характерно, что спорово-пыльцевой комплекс узунларских отложений мало чем отличается от древнеэвксинского. Состав "экзотов" в нем почти столь же обширен, как в предшествующем (Чочиева, Мамацашвили, 1979). Однако содержание пыльцы этих таксонов в них предельно низкое, редки и спектры их несущие. Пыльца *Glyptostrobus*, например, наблюдалась только в одном спектре. По единичным пыльцевым зернам в двух спектрах установлена *Sequoia*. И только пыльца *Taxodium* была выделена из всех проанализированных образцов. При этом пыльцы ее было больше (0,3-6%), чем пыльцы всех остальных "экзотов" (*Podocarpus*, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Taxodiaceae gen.indet.*, *Carya*, *Engelhardtia*, *Magnolia*, *Liquidambar*, *Parrotia*) узунларской флоры, но несравненно меньше, чем в древнеэвксинских отложениях той же территории (II-76%). Как мы уже отмечали (Чочиева, 1980, 1982), создается впечатление, что трансгрессивные воды Узунларского бассейна поглотили основные массивы древостоя болотного кипариса, как возможно, древостой и ряда других таксонов.

Пыльца *Sequoia*, *Taxodium*, *Cryptomeria*, *Taxodiaceae gen.indet.*, выделенная из предполагаемых карангатских отложений Гурии и единичные зерна пыльцы *Taxodium* из голоценовых торфяниках Черноморской полосы Грузии (Н.С. Мамацашвили, из доклада на XI Конгрессе ИНКВА. Москва, август 1982) — самые поздние находки остатков *Taxodiaceae* за пределами нынешних областей их естественного развития.

Столь длительное существование на рассматриваемой территории таксонов, обитающих ныне в условиях паратропического, субтропического и умеренного, очень влажного климата, как и аборигенность основного ядра мезофильной лесной флоры Колхиды, исключают, как мы предполагаем, вероятность каких бы то ни было резких флуктуаций климата этого рефугиума на протяжении антропогена и тем более плейстоцена.

Наблюдения последних лет убеждают, что изменения, которые таксодиевые ископаемые флоры Колхиды претерпели во времени, состав и соотношение их остатков в позднелистоценовых и плейстоценовых отложениях рассматриваемой территории настолько характерны, что несомненно могут быть использованы как один из критериев определения возраста флороносных слоев. Однако геологическая история семейства *Taxodiaceae* на территории Европы (Michaux et al., 1979; Suc and Zagwijn, 1983) и Грузии (Чочиева, 1980) убеждает, что семейство это, как видимо, и любое другое, взятое в отдельности, в отрыве от комплекса в целом, не может служить стратиграфическим репером широких масштабов.

Вместе с тем, таксодиевые, как и большинство других "экзотов" ископаемых флор Колхиды, несомненно могут и должны быть широко использованы при реконструкции климатических условий прошлого. Именно эти таксоны и представля-

ются нам наиболее точными показателями пределов колебания температуры и влажности.

FROM GEOLOGICAL HISTORY OF THE TAXODIACEAE

SUMMARY

The first traces of the representatives of the family of Taxodiaceae (Pagiophllum, Elatides, Sciadopitys) on the territory of Georgia go back to the Jurassic. Beginning with the Miocene and up to the Pleistocene including, there is not known a single fossil flora in Colchis not containing alongside with others the representatives of the Taxodiaceae. Out of ten recent genera of the family nine (Sequoiadendron, Sequoia, Metasequoia, Taxodium, Glyptostrobilus, Cryptomeria, Athrotaxis, Cunninghamia, Sciadopitys) have been distinguished in paleofloras of these region, eight being in Chauda (1,2-0,7 m.y.) itself.

We cannot mention a single floristic region of past geological epochs where the genera taxons of the Taxodiaceae could survive for such a long period of time beyond their present natural areas as in the case in the Colchian refugium. It is not only the duration of their existence in Colchis as such, but also the duration of the coexistence of so many taxa of the family of the Taxodiaceae that are startling the investigator.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананиашвили Г.Д., Пурцеладзе Х.Н. 1976. Палинологическая характеристика тарханских отложений Западной Грузии (Рачинско-Лечхумская синклиналь). Сообщ.АН ГССР, 82(2):421-424.
- Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. Л., 1960, 574 с.
- Атлас нижнемеловых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. М.: Недра, 1964, 551 с.
- Ахметьев М.А. 1966. Кайнозойские флоры Восточного Сихотэ-Алиня. Бюлл. МОИП, отд.геол., 6: 141-149.
- Ахметьев М.Л. 1973. Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока СССР и сопредельных стран и их стратиграфическое положение. Сов. Геол., 7: 14-29.
- Братцева Г.М. 1969. Палинологические исследования верхнего мела и палеогена Дальнего Востока. М.: Наука, 56с.
- Буданцев Л.Ю. 1983. История Арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 152 с.
- Вахрамеев В.А. 1964. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. Тр.Геол.ин-та АН СССР, вып.102, 261 с.
- Вахрамеев В.А. 1976. Развитие меловых флор северной части Тихоокеанского пояса. Палеонтология, морская геология МГК, XXV сессия, Докл.сов. геол. М., с.128-137.
- Векуа А.К., Квавадзе Э.В. 1981. Палинологическая характеристика плиоценовых костеносных отложений Иорского плоскогорья. Сообщ.АН ГССР, 104 (3): 741-744.

- Воронова М.А. 1971. Палинологическое обоснование стратиграфического расчленения нижнемеловых отложений Днепровско-Донецкой впадины. Киев: Наукова Думка, 112 с.
- Геология Кореи. 1964. М.: Недра, 263 с.
- Горбунов М.Г. 1957. Остатки рода *Metasequoia* в третичных отложениях Западной Сибири. Сборник памяти А.Н.Криштофовича. М.-Л., с.313-326.
- Джапаридзе И.Н. 1981. Раннемиоценовая флора Восточной Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 118 с.
- Долуденко М.П., Сванидзе Ц.И. 1969. Позднеюрская флора Грузии. Тр.Геол.ин-та АН СССР, вып.178, 114 с.
- Камаева А.М. 1982. Флора кивдинской свиты Приамурья. Новые данные по стратиграфии и палеогеографии Дальнего Востока. Владивосток, с.70-78.
- Карашвили Б.Д. 1977. Спорово-пыльцевые комплексы нижнеюрских отложений Западной Грузии. Палинологические исследования в Грузии. Тбилиси: Мецниереба, с.69-77.
- Колаковский А.А. 1956. Плиоценовая флора Дуаба. Тр.Сухум.ботан.сада, вып.9, с.213-309.
- Колаковский А.А. 1962. Понтическая флора Пицунды. Тр.Сухум.ботан.сада, вып. 14, с.3-57.
- Колаковский А.А., Шакрыл А.К. 1970. Особенности строения устьичного аппарата у нового вида секвойи из сармата Абхазии. Тр.Сухум.ботан.сада, вып.ХУП: с.119-126.
- Красилов В.А., Алексеенко Т.М. 1977. Смена растительных сообществ в палеогене и неогене Приморья. Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток, с.7-21.
- Лоладзе Е.М. 1979. Новые данные о позднеюрской и раннемеловой флорах Абхазии и Дзирульского массива. Сообщ.АН ГССР, 94(2): 385-388.
- Лоладзе Е.М. 1983. Позднеюрская и раннемеловая флора Западной Грузии. Автореферат. Тбилиси, 24 с.
- Мамацашвили Н.С. 1975. Палинологическая характеристика четвертичных континентальных отложений Колхиды. Тбилиси: Мецниереба, 114 с.
- Мамацашвили Н.С., Чочиева К.И. 1983. О соотношении макро- и микрофитофоссилий в чаудинских отложениях Гурии (Западная Грузия). Палинология и палеогеография. Свердловск, с.112-115.
- Маркова Л.Г. 1971. История развития раннемеловой флоры Западно-Сибирской низменности (по данным палинологии). М.: Недра, 100 с.
- Михайловский С.Н. 1928. Геологические исследования в северной части нефтяных месторождений Гурии (предварительный отчет). Изв.геол.ком., 46(9): 1031-1042.
- Мchedlishvili Н.Д. 1963. Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа. Тбилиси: Изд.АН ГССР, 196 с.
- Мchedlishvili П.А. 1949. О меловой флоре Западной Грузии. Сообщ.АН ГССР, 10 (6): 345-349.
- Палеогеография Севера СССР в юрском периоде. Новосибирск: Наука, 1983, 192 с.
- Палибин И.В. 1930. Отчет о работах (Разведочные работы полевых партий Геолого-разведочного нефтяного института ГРУ в 1928-29 гг.). Нефтяное хозяйство. Приложение № 3: 11, 12.
- Палибин И.В. 1936. Этапы развития флоры Прикаспийских стран со времени мелового периода. М.-Л.: Изд.АН СССР, 60 с.
- Пурцеладзе Х.Н. 1968. Меловая флора бассейнов рр.Натанеби и Супса по данным палинологического анализа. Сообщ.АН ГССР, 52(1): 121-126.

- Пурцеладзе Х.Н. 1977. Палинологическая характеристика мезотических отложений Западной Грузии. Палинологические исследования в Грузии. Тбилиси: Мецниереба, с.78-93.
- Пурцеладзе Х.Н., Цагарели Е.А. 1974. Мэотическая флора юго-западной Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 227 с.
- Рамишвили И.Ш. 1969. Понтическая флора Западной Грузии по данным палинологического анализа. Тбилиси: Мецниереба, 132 с.
- Рамишвили И.Ш. 1982. Среднемиоценовая флора Грузии по палинологическим данным. Тбилиси: Мецниереба, 138 с.
- Самылина В.А. 1976. Меловая флора Омсукчана. Л.: Наука, 206 с.
- Свешникова И.Н. 1963. Определитель современных и ископаемых представителей *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* по эпидерме листьев. Тр. ботан. ин-та АН СССР, сер.8, Палеоботаника, вып.4: 205-237.
- Свешникова И.Н., Буданцев Л.Ю. 1969. Ископаемые флоры Арктики. Л.: Наука, 120 с.
- Узнадзе М.Д. 1955. Сарматская флора Грузии. Тр. Геол. ин-та АН СССР, сер. геол. 8(13): 1-57.
- Ульянов А.В. 1954. Геологическая история Западной Грузии в третичное время. М.: Изд. АН СССР, 107 с.
- Хахлов В.А. 1924. Ископаемые растения Иркутского угленосного бассейна. Известия Сиб. отд. Геол. ком., 4, вып.2: 1-39.
- Челидзе Л.Т., Квавадзе Э.В. 1983. Новые данные о мэотической флоре Грузии. Сообщ. АН СССР, 10(3): 641-643.
- Чочиева К.И. 1968. Новые данные о позднеплиоценовой-постплиоценовой растительности Западной Грузии. Сообщ. АН СССР, 52(1): 219-221.
- Чочиева К.И. 1975. Хварбетский ископаемый хвойный лес. Тбилиси: Мецниереба, 184 с.
- Чочиева К.И. 1980. Семейство *Taxodiaceae* в ископаемых флорах Грузии. Изв. АН СССР, сер. биол., 6(1): 61-66.
- Чочиева К.И. 1982. Реликты позднеплиоценовых и плейстоценовых флор Колхиды и их стратиграфическое значение. Четвертичная система Грузии. Тбилиси: Мецниереба, с.107-116.
- Чочиева К.И., Мамапашвили Н.С. 1977. Данные спорово-пыльцевого анализа о древневексинской флоре Грузии (Западная Грузия). Докл. АН СССР, 235(5): 1184-1151.
- Чочиева К.И., Мамапашвили Н.С. 1979. Новые данные об узунларской флоре Грузии (Западная Грузия). Докл. АН СССР, 245(3): 692-696.
- Шатилова И.И. 1974. Палинологическое обоснование геохронологии верхнего плиоцена и плейстоцена Западной Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 193 с.
- Шатилова И.И., Мchedlishvili Н.Ш. 1980. Палинологические комплексы чаудинских отложений Западной Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 98 с.
- Шатилова И.И., Рамишвили И.Ш., Мchedlishvili Н.Ш. 1984. Пыльца рода *Sciadopitys* Sieb. в позднеплиоценовых отложениях Западной Грузии. Проблемы современной палинологии. Новосибирск: Наука, с.78-80.
- Buchholz J.T. 1948. Generic and subgeneric distribution of the Coniferales. Bot. Gaz., 110(1): 80-91.
- Chaney R.W. 1951. A revision of fossil *Sequoia* and *Taxodium* in western North America based on the recent discovery of *Metasequoia*. Trans. Amer. Philos. Soc., N.S., 40(3): 171-263.
- Ferguson D.K. 1967. On the phytogeography of coniferales in the European Cenozoic. Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeocol., 3(1): 73-110.

- Hojo J. 1973. Some Miocene plant fossils - from Tottou and Shimane Prefec - tures, San in diatRICT. Mem.Fac.Sci.Kyushu Univ. D 22, N 1: 13-35.
- Itihara M., Kamei T., Suzuki K., Kuwano Y. 1972. The basis of the Plio-Pleis - tocene Boundary in Japan. Intern.Colloq.Coll of papers. II. M., pp.75-116.
- Lona F. 1971. Correlazioni fra alcune sequenze micropaleobotaniche Plio - Pleistocenche continentali e marine dell'Italia Centrosettenfrio - nale ed Europa centro-occidentale, con riferimento al limite Tibe - riano. Ateneo Parmense. Acta Nat. 7(2): 145-157.
- Michaux J., Suc J.-P., Vernet J.-L. 1979. Climatic inference from the his - tory of Taxodiaceae during the Pliocene and the Early Pleistocene in Western Europe. Rev.Palaeobot., Palyn. 27: 185-191.
- Raven P.H., Axelrod D.I. 1978. Origin and relationships of the California flora. Univ.Calif.Press, Berkeley, 134 p.
- Suc J.-P., Zagwijn W.H. 1983. Plio-Pleistocene correlations between the north-western Mediterranean region and north-western Europe accor - ding to recent biostratigraphic and palaeoclimatic data. Boreas, 12: 153-166. Oslo.
- Tanai T. 1967. Miocene floras and climate in East Asia. Abh. Zentr. Geol. Inst. H. 10: 195-205.
- Tanai T. 1972. Tertiary history of vegetation in Japan. In: A.Graham. Flo - ristics and palaeofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam, 235-255.
- Zastawniak E. 1978. Upper Miocene leaf flora from mirostowice dolne (Western Poland). Acta Palaeobotánica 19(1): 41-66.
- Zastawniak E. 1981. Tertiary plant remains from Kaffiöyra and Sarsöyra, For - landsundet, Spitzbergen. Stud. geol. Pol. 73: 37-42.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ СЕМЕЙСТВА БУКОВЫХ
(FAGACEAE) В ИСКОПАЕМЫХ ФЛОРАХ

Семейство *Fagaceae* состоит исключительно из деревьев, которые занимают очень видное место в составе лесов. По всем данным, так было и в прошлые геологические эпохи кайнофита, о чем свидетельствуют ископаемые флоры. Листья представителей этого семейства обычно хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и более или менее легко опознаются по своим внешним признакам. Нередко они оказываются так называемыми массовыми видами в захоронениях, благодаря чему являются также и весьма удобными объектами для изучения и, следовательно, для стратиграфии. Это обусловило постоянный интерес палеоботаников к этому семейству. В прошлом веке его изучали Унгер, выделивший ряд видов *Quercus*, Сапорта, описавший виды *Dryophyllum* - ископаемого рода, чье положение в семействе до сих пор неясно, и многие другие. Так как почти в каждой крупной третичной флоре имеются *Fagaceae*, то и каждый автор в той или иной мере касался вопросов систематики этого семейства. Отдельного же монографического описания всех ископаемых представителей его пока нет. У нас в стране в последнее время вопросами систематики *Fagaceae* занимались И.А. Ильинская и А.А. Колаковский.

Это семейство включает в себя немного родов. Согласно Ю.Л. Меницкому (1984), в Северном полушарии к нему относятся роды *Fagus*, *Castanea*, *Quercus*, *Lithocarpus*, *Trigonobalanus*. Роды *Pasania*, *Cyclobalanopsis* и *Erythrobalanus* он включил в *Lithocarpus* и *Quercus*. В южном полушарии известен также род *Nothofagus* - южный бук, родственник северному буку и несколько похожий на него.

Плоды *Fagaceae* снабжены образованием, именуемым плюской (купула), которая у *Quercus* состоит из одной части, а у других родов из нескольких частей. Строение плюски имеет диагностическое значение, как и плода. У *Castanea* и у *Fagus* она состоит из четырех частей, а у дуба эти части срастаются. У *Lithocarpus* плюска срастается с плодом - односемянным орехом, называемым у дуба желудь. Этот орех у каштана, бука и тригонобалануса трехгранный, у дуба и литокарпуса - цилиндрический, у южного же бука один уплощенный (центральный), а два других трехгранные, при этом все крылатые по ребрам. У некоторых видов *Nothofagus* все или большинство орехов уплощенные.

По Меницкому (1984), самым древним родом, имеющим признаки исходного типа, является *Trigonobalanus* с трехгранными плодами, от которого выводятся *Fagus* и *Nothofagus*. Близко к этому же исходному типу стоят *Castanea* и *Castanopsis*, у которых в плюске по три плода. Роды же *Quercus* и *Lithocarpus*, имеющие по одному плоду в плюске, являются эволюционно более молодыми, продвинутыми, поскольку развитие тут шло по пути олигомеризации. На это же обстоятельство указывал Льюнг Нгок Тоан (1965), говоря о нем, как о способе различения родов *Castanopsis* и *Lithocarpus*.

Следовательно, как и вообще в систематике ныне живущих растений, классификация *Fagaceae* построена на особенностях генеративных органов и для палеоботанических находок, состоящих в большинстве из остатков листьев, неприемима. То есть, очевидно, что должны быть две отдельные системы ископаемых по плодам и по листьям, которые лишь с большой осторожностью могут связываться друг с другом. Совершенно недопустимо давать одни и те же названия желудям и листьям, если только они не найдены в естественном сочленении, како-

вые случаи мне лично неизвестны ни в литературе, ни из собственного опыта.

Таким образом, остается классифицировать ископаемые листья исключительно по их собственным признакам. В этом случае мы фактически лишены возможности воспользоваться системами внутривидовых подразделений (секций, подсекций и т.д.), разработанными разными исследователями и Меницим в их числе, для рода *Quercus*. Мы даже не всегда можем отличить *Castanopsis* от *Quercus*, от *Lithocarpus* и т.д. Причина этого кроется в чрезвычайно распространенном явлении конвергенции листьев (впрочем, не только листьев), особенно у тропических деревьев.

Более или менее уверенно можно отличить бук от остальных родов и без сомнений опознают дубы робуридного типа. Они принадлежат к деревьям умеренного климата, для которых вообще характерна четкая дифференциация родов по листовым признакам, чего нельзя сказать о тропических и субтропических деревьях, к которым относятся и *Castanopsis*, и *Lithocarpus*. Поэтому представляются поспешными переопределение и ревизия ископаемых видов, предпринимаемые только потому, что некоторые находки были подвергнуты эпидермальном анализу, показавшему возможность такого переопределения. Эти исследования могли бы давать основание только для выделения новых видов из старых, с сохранением статуса последних, который не может быть уничтожен, пока все находки не будут изучены новыми методами. Сказанное можно отнести и к *Castanopsis decheni* Kr. et Weyl., выделенному из *Rhamnus decheni* Web. Крейзе-лем и Вейландом (Kreusel und Weyland, 1951). Также нет основания переводить в *Castanopsis* и в *Dryophyllum* ряд дубов из олигоцена Азербайджана (Касумова, 1966), что было сделано И.А.Ильинской (1982). Вообще надо придерживаться старого палеонтологического правила, что правильное опознание однажды названного ископаемого не менее важно, чем его точное определение.

И.А.Ильинская (1980) ввела критерий для разграничения *Dryophyllum* от *Castanopsis* и от *Quercus*, согласно которому у *Castanopsis* должно быть более или менее закругленное основание листа, а у *Dryophyllum* наряду с узким основанием и узкой же верхушкой — еще и зубцы должны начинаться почти от самого основания. Но в противоречии с этим она перевела в *Castanopsis* *Quercus vetusta* Kussm. из олигоцена Инджа-чая (Азербайджан), у которого очень длинно-суженное основание при линейной пластинке (Ильинская, 1982, с.86). Уместнее было бы перевести его, если уж невозможно оставить в прежнем состоянии, в род *Dryophyllum*, исходя из вышеупомянутого критерия. Перевод же *Quercus indjatschaensis* Kussm. (оттуда же) в *Cyclobalanopsis* вообще вызывает недоумение, поскольку главный признак рода *Cyclobalanopsis*, как показывает его название, заключается в кольцеобразной структуре поверхности плоски и устнаивливать этот род по листьям, указывая притом, что они "конвергируют с листьями некоторых видов рода *Castanopsis*" (с.88), добавим, и дубов, по меньшему мере непоследовательно.

Из этих примеров видно, что, во-первых, за ископаемыми *Fagaceae* в большинстве случаев лучше сохранять их первоначальные названия, а, во-вторых, систематика современных представителей лишь с очень большими оговорками может быть применена к ископаемым.

Для ископаемых *Fagaceae* принципы их классификации по листьям в общем такие же, как и у остальных ископаемых семейств. В основу кладутся особенности строения листовой пластинки и, если возможно, кутикулы. Можно сказать, что семейство *Fagaceae* имеет настолько характерные листья с общими для всех родов признаками, что они могут быть опознаны почти всегда, причем семейство может быть установлено гораздо вероятнее, чем род. Главный общий при-

нак — это чрезвычайная мощность центральной и боковых вторичных жилок и слабое сравнительно развитие всякого рода петель и разветвлений жилок меньших порядков. Такие петли хорошо развиты лишь на лопастных листьях дубов робуроидного облика, которые сами по себе тоже легко опознаваемы, так что это исключение лишь подтверждает правило.

Все листья *Fagaceae* толстые, кожистые, даже если они летнезеленые. Наиболее тонкие листья у бука. Зубцы могут быть хорошо развиты или отсутствовать, но если они есть, то всегда имеют краспедодромную жилку. Если зубца нет, боковая жилка, подходя к краю, сразу утончается и загибается вдоль него. Изредка бывает при зубцах вильчатые раздвоения концов жилок. Возможны разветвления толстых боковых жилок в виде тератологических (уродливых) исключений, а также их соединения, но не в виде правила.

Жилки третьего порядка очень тонкие, так что на отпечатках далеко не всегда бывают видны. Промежуточные жилки вообще не свойственны семейству и поэтому те ископаемые *Fagaceae*, на которых они присутствуют, являются сомнительными.

Строение эпидермиса с ископаемых листьев изучалось разными исследователями, начиная с Крейзеля и Вейланда. Клетки нижней поверхности листа отличаются от клеток верхней, имеют различную у разных родов форму, отчего их изучение может существенно дополнить диагностику ископаемых видов. Кожная кутикула на ископаемых листьях сохраняется не всегда.

Попробуем выделить основные отличительные признаки родов.

FAGUS. Форма пластинки овальная или яйцевидная. Боковые жилки прямые, в нижней половине листа они отходят под слегка большим углом. Край либо цельный, либо волнистый, либо неясно-зубчатый. В последнем случае окончания боковых жилок также неясно-краспедодромные. Все эти признаки лучше всего выражены у современного восточного бука — *Fagus orientalis* Lipsky, который, по-видимому, наиболее примитивный. У других видов эти признаки испытывают отклонения в сторону большего или меньшего развития. Так, у *F. grandifolia* Ehrh. из Северной Америки зубцы выражены хорошо, у *F. sylvatica* L. в Европе форма пластинки обратно-яйцевидная, тогда как у *F. orientalis* овальная, а у *F. grandifolia* просто яйцевидная. Ископаемые формы тяготеют к тем или иным современным. *F. attenuata* Goerr. в миоцене Европы весьма похож на восточный бук, а не на европейский. То же самое относится и к казахстанскому олигоценовому буку *F. antipofi* Neer, , хотя можно сказать, что он тяготеет также и к китайскому — *F. longipetiolata* Seem.

CASTANEA. Каштаны могут быть опознаны по удлиненным листьям с весьма характерными одинаковыми почти на всем протяжении пластинки боковыми жилками, которые имеют резко краспедодромное окончание и как бы выходят за пределы ткани листа. В действительности, конечно, этого нет и игольчатый зубец оторочен едва заметной тканью листа. У дубов с листьями каштановидного типа шиповатый зубец тоже оторочен тканью и даже в большей мере, чем у каштана. Основание пластинки у каштана может быть широко-клиновидным, но у рода *Castanopsis* основание более округлое. Верхушка у каштана узко-вытянутая и не отличается сколько-нибудь принципиальной от таковой у *Castanopsis* или некоторых видов *Quercus*. Таким образом, отличить каштан от других родов можно только по зубцам.

CASTANOPSIS. Формы листьев в этом роде весьма разнообразны. Встречаются виды с короткой и удлиненной пластинкой, зубчатые и цельнокрайние. Твердых критериев для отличия от *Quercus* или *Lithocarpus* нет.

QUERCUS. Этот род имеет представителей в самых разнообразных эколо —

гических условиях и поэтому формы листьев у них весьма различны. Можно выделить следующие основные типы форм.

1. Л о п а с т н ы е. Сюда относятся так называемые робуроидные дубы умеренного пояса Северного полушария. По Ю.Д.Меницкому (1984), исходным для них является *Q. mongolica* Fisch. Часть их встречается в субтропическом поясе (*Q. dentata* Thunb.). Ксерофитные формы - *Q. infectoria* Oliv., *Q. aegilops* L.

2. К а с т а н о и д н ы е. Листья по форме напоминают каштан. Примеры - *Q. acutissima* Carruth., *Q. castaneifolia* SAM, *Q. libani* Oliv. *Q. acutissima* Carruth. и *Q. variabilis* Bl. очень похожи и ареалы их совпадают.

3. Ж е с т к о л и с т н ы е дубы. Мелкие листья, с шиповатыми зубцами, с жесткой кожистой пластинкой. Одни жестколистные дубы (их большинство) развивают листья миртоидного типа - с короткой листовой пластинкой, овальные, зубчатые (зубцы шиповатые) или цельнокрайние. Примеры - *Q. spinosa* David, *Q. pannosa* Hand.-Mazz. Другие же имеют ланцетную пластинку (*Q. handeliana* A. Camus), которую можно назвать миркоидной (по сходству с листьями рода *Myrica*).

4. Л а в р о в о л и с т н ы е дубы - с вечнозелеными цельнокрайними листьями широко-ланцетной формы - *Q. ilex* L., *Q. oxyphylla* (Wils.) Hand.-Mazz., *Q. acrodonta* Seem., *Q. kingiana* Craib., *Q. dilatata* Royle, *Q. Franchetti* Sean., *Q. engleriana* Seem.

5. Весьма большая группа дубов из тропических областей имеет листья овальные, цельнокрайние или слабо-зубчатые, часто с оттянутым острием на верхушке, которые можно назвать листьями дождевого типа. Сюда относятся *Q. gemelliflora* Blume, *Q. valdinervosa* Soepadmo, *Q. elmeri* Merrill и многие другие. Все они принадлежат к подроду *Cyclobalanoides* (по системе Меницкого), плоски желудей у них имеют характерную кольчатую структуру, отличающуюся от чешуйчатых плосок остальных дубов.

Первые же четыре типа форм листьев разделяются по секциям Меницкого следующим образом. Лопастные листья свойственны секциям *Quercus* и *Cerris* подрода *Quercus*; каштановидные - этим же секциям и секции *Ilex* подрода *Heterobalanus* (*Q. incana* Roxb. и *Q. lanata* Smith); жестколистные - подроду *Heterobalanus* (миртоидные обоем секциям *Heterobalanus* и *Ilex*, миркоидные - секции *Ilex*); лавровые же - секции *Ilex*.

Таким образом, разделение дубов по формам листьев лишь частично совпадает с современным таксономическим делением.

Система Меницкого является последним словом систематики дубов Азии; в нее не попали дубы Америки, которые также имеют ископаемых аналогов в Европе - например, *Q. phellos* L. и *Q. humboldti* Wopl., соответствующие ископаемому *Q. neriifolia* A.Br. по их лавролистной форме.

LITHOCARPUS. Надежно отличить этот род от дубов по листьям не представляется возможным. Они имеют дождевую форму, как и дубы подрода *Cyclobalanoides* с его восемью секциями, и некоторые *Castanopsis*. К *Lithocarpus* Меницкий отнес также род *Ravania* с листьями дождевой формы.

DYORPHYLLUM. За 120 лет, прошедших с тех пор, как название *Dyorphyllum* появилось в палеоботанической литературе (Saporta, 1868), вопрос о том, какие формы относить к этому роду, и что считать его типом, был запутан до полной невозможности что-либо понять. Существуют два типа рода: один, принадлежащий Сапорта (1868), который взял это название из рукописи Дебея, и самого Дебея, более поздний (Debey, 1881). Сапорта описывал растения из палеоцена Сезанна, а Дебей - из сенона Аахена (Ильинская, 1957).

При этом у Сапорта приведены изображения, которые никоим образом не могут быть отнесены к *Fagaceae* (там есть явный *Juglans*, один *Salix* и несколько, скорее всего, мирик). Что имел в виду Дебей, мне неизвестно, за недоступностью его работы. Но вот в 1873 году Сапорта переводит в род *Dryophyllum* описанную Ватле (Watelet, 1866) *Myrica curticeleuse Watelet* из Гелиндена в Парижском бассейне и описывает еще ряд видов под этим же родовым названием (*Dr. laxinerve*, *Dr. dewalquei*). Все эти последние листья действительно похожи на представителей каких-то неизвестных *Fagaceae*, то ли дубов, но ли каштанов, и в дальнейшем все палеоботаники пользуются названием *Dryophyllum* применительно к листьям именно этого типа, а не какого-либо другого. Таким образом, действительно обнаруженные два типа рода (один, принадлежащий Сапорта по хронологическому приоритету, другой - Дебей, чей приоритет Сапорта сам признал с самого начала) существуют как бы сами по себе и повисают в воздухе. Фактическим типом оказываются гелинденские образцы и как бы ни относиться к этому с точки зрения буквы номенклатурных правил, нельзя не признать, что это обстоятельство приобрело силу традиции и не противоречит здравому смыслу, как, например, у А.А. Колаковского в "Основах палеонтологии" (1963, с. 475, т. 15), где за тип рода принят *D. curticeleuse (Wat.) Sap.*, "ошибочно", по мнению И.А. Ильинской (1982). Оставляя этот вопрос на разрешение другим, мы вынуждены при определении новооткрытых ископаемых остатков пока основываться именно на *Dr. dewalquei Sap.* и *Dr. curticeleuse (Wat.) Sap.* Эти виды и были установлены у нас в Грузии в олигоценовой флоре Тори и в эоценовой флоре Ахалцихе.

ЛИТЕРАТУРА

- Ильинская И.А. 1980. К систематике ископаемых *Fagaceae* СССР, установленных по остаткам листьев, цветков и отпечаткам плодов. Систематика и эволюция высших растений, Л., с. 20-29.
- Ильинская И.А. 1982. Семейство *Fagaceae* (роды *Fagus*, *Castanea*, *Dryophyllum*, *Castanopsis*, *Cyclobalanopsis*, *Quercus*). В кн.: "Ископ. цветк. раст. СССР", т. 2, Л., с. 60-100.
- Касумова Г.М. 1966. Флора олигоценовых отложений северо-восточных предгорий Малого Кавказа. Баку.
- Колаковский А.А. 1982. Роды *Lithocarpus*, *Quercus*. В кн.: "Ископ. цветк. раст. СССР", т. 2, с. 88-89.
- Льонг Нгок Тоан. 1965. Граница между родами *Castanopsis* и *Lithocarpus* и некоторые данные по их таксономии. Ботан. журн., т. 50, № 7, с. 997-1001.
- Kreusel R., Weyland H. Kritische Untersuchungen zur Kutikularanalyse der tertiärer Blätter. Palaeontographica, B, 91, 1951-54.
- Saporta G. 1868. Prodrôme d'une flore fossile des travertins anciens de Sezanne. Mem. de la Soc. Geol. de la France, t. 7, 2-e ser., N 3.
- Saporta G., Marion F. 1873. Essai sur l'état de la végétation à l'époque des Marnes heersiennes de Gelinden. Mem. couronnées et mem. des savants étrangers, t. XXXVII, Bruxelles.
- Watelet Ad. 1866. Description des plantes fossiles du bassin de Paris. Paris.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
МЭОТИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ АБХАЗИИ

Исследуемый материал из мэотических отложений Западной Грузии был собран из двух точек Абхазии - в ущелье р.Геджири и на правом берегу р.Галидзга, недалеко от устья р.Геджири.

Ниже дается обзор комплексов мэотической флоры Абхазии по местонахождениям.

Список ископаемых растений	Русло р.Геджири, от устья на расстоянии 250-300м	Правый берег р.Галидзга, ниже устья р.Геджири, к северу от подвесного моста на расстоянии 70-80 м
I	2	3
Polypodiaceae		
<i>Polypodium palaeoserratum</i> Kol.		X
<i>Cyclosorus</i> sp.		X
<i>Asplenium wegmanni</i> A. Brong.		X
Taxaceae		
<i>Torreya</i> sp.	X	
Pinaceae		
<i>Pinus</i> sp. 1-2	X	
Taxodiaceae		
<i>Cryptomeria japonica</i> D. Don.	X	
<i>Sequoia</i> sp.	X	
<i>Taxodiaceae</i> gen. et sp. indet.	X	X
Salicaceae		
<i>Salix coriacea</i> Uzn. et Tsagareli		X
<i>Salix varians</i> Goepf.	X	X
<i>Salix</i> sp.	X	
Betulaceae		
<i>Carpinus subcordata</i> Nath.		X
Fagaceae		
<i>Fagus orientalis</i> Lipsky var. <i>palibini</i> Iljinsk.	X	X
<i>Fagus attenuata</i> Goepf.	X	X
<i>Castanea pliosativa</i> Kol.	X	X
<i>Castanea elisabethae</i> Kol.	X	X
<i>Castanopsis guriaca</i> (Uzn.) Iljinsk.	X	
<i>Quercus neriifolia</i> Al. Br.	X	
<i>Quercus pontica-miocenica</i> Kubat		X
<i>Quercus</i> sp.		X
<i>Quercus mediterranea</i> Ung.		X
<i>Lithocarpus longifolia</i> (Kol.) Kol.	X	
Aristolochiaceae		
<i>Aristolochia</i> sp.		X

I	2	3
Magnoliaceae		
Magnolia dzundzeana (Palib.) Takht.	X	
Magnolia euxina Palib.		X
Magnolia sp.	X	
Lauraceae		
Actinodaphne dolichophylla Takht.	X	X
Cinnamomum lanceolatum (Ung.) Heer	X	X
Cinnamomum sp.	X	
Laurus pliocenica (Sap. et Mar.) Kol.	X	X
Litsea primigenia (Ung.) Takht.	X	X
Neolitsea magnifica (Sap.) Takht.	X	X
Neolitsea palaeosericeae Takht.	X	X
Ocotea heeri (Gaud.) Takht.	X	
Ocotea pulchella Mart.		X
Persea colchica Kol.	X	
Platanaceae		
Platanus sp.	X	
Hamamelidaceae		
Parrotia pristina (Ett.) Stur.		X
Leguminosae gen. et sp. indet.	X	X
Caesalpiniaceae		
Cercis sp.		X
Anacardiaceae		
Rhus sp.		X
Aquifoliaceae		
Ilex Falsani Sap. et Mar.	X	X
Ilex colchica A. Pojark.	X	
Ilex microcassine Kol.		X
Ilex sp.	X	
Aceraceae		
Acer sp.		X
Styracaceae		
Styrax pseudoofficinale Baik.		X
Oleaceae		
Fraxinus sp.		X
Aprosynaceae		
Aprosynophyllum linearifolium Kol.	X	X
Caprifoliaceae		
Viburnum sp.	X	X

Исследуемый материал, составивший более 1000 отпечатков листьев, принадлежит к 52 формам. Все эти формы установлены по отпечаткам листьев и только 7 - по хвое. Из установленных видов три принадлежат папоротникам, 7 - голосеменным, а все остальные - покрытосеменным двудольным растениям.

52 ископаемых растения относятся к 22 семействам и 38 родам, из них 35 видов впервые отмечаются для мэотической флоры Абхазии, а 22 вида — для мэотиса Грузии.

Подавляющее большинство видов мэотической флоры Абхазии имеет близкие формы среди современной растительности. Значительная часть рецентных видов, близких к мэотическим растениям, сосредоточена в тихоокеанской части Азии и в Северной Америке, меньше — в средиземноморской области и на Кавказе.

По макроостаткам в мэотисе Абхазии папоротников и хвойных очень мало. Из папоротников встречаются только представители *Polypodiaceae*. Хвойные представлены отпечатками отдельных хвоинок *Torreya*, *Pinus*, *Sequoia*, *Taxodiaceae gen. et sp. indet.* и побегами *Cryptomeria japonica*. Если к этому добавить хвойные растения, обнаруженные палинологическими исследованиями мэотических отложений Абхазии (1,2,3), получим I субтропический (*Podocarpus*), 9 теплоумеренных (*Torreya*, *Ginkgo*, *Keteleeria*, *Cathaya*, *Cedrus*, *Cryptomeria*, *Sequoiadendron*, *Sequoia*, *Cupressua*) и 4 умеренных (*Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Tsuga*) родов хвойных растений, принадлежащих к шести семействам (*Taxodiaceae*, *Ginkgoaceae*, *Pinaceae*, *Taxaceae*, *Cupressaceae*, *Podocarpaceae*). Из всех перечисленных родов хвойных растений в настоящее время на Кавказе *Abies* и *Picea* имеют по одному представителю, *Pinus* — 4 вида, а остальные полностью вымерли.

Основное ядро мэотической флоры Абхазии составляют двудольные растения, представленные древесными и кустарниковыми породами.

Из 17 семейств двудольных наибольшим числом видов представлены семейства *Fagaceae* (девятью видами, относящимися к 5 различным родам) и *Lauraceae* (девятью видами семи родов). Наиболее часто встречающимися видами *Fagaceae* являются *Castanea pliosativa*, *Castanopsis elisabethae*, *Fagus orientalis Lipsky var. palibinii Iljinskaja* и *Fagus attenuata Goepp*. *Fagus orientalis Lipsky var. palibinii* по всем морфологическим признакам листьев совпадает с современным *Fagus orientalis Lipsky*, однако, по мнению И.А. Ильинской (4), поскольку отсутствуют еще многие характеристики рассматриваемого ископаемого бука, например, детали строения пильки и т.д., представляется не вполне доказанным тождество мэотического ископаемого бука с современным кавказским *Fagus orientalis Lipsky* и поэтому мы его приводим под названием, данным ему И.А. Ильинской.

Из исследуемых отложений мэотиса Абхазии для спорово-пыльцевого анализа были переданы 5 образцов. Полученный спектр, по определению Э.В. Квавадзе (1), характеризуется богатым составом пыльцы древесных и кустарниковых пород (89–98%). Среди широколиственных пород доминирует пыльца *Fagus*. Единичны и не во всех образцах отмечена пыльца *Lauraceae*. Среди споровых преобладают *Polypodiaceae*.

Аналогичные по составу спорово-пыльцевые спектры установлены в мэотических отложениях рр. Галидзга, Геджири, Бричиквара, Цициквара, С.Гвада, в окрестностях г. Ткварчели (3).

Список мэотической флоры Абхазии по палинологическим данным: *Lycopodium sp.*, *Selaginella sp.*, *Polypodium sp. 1–3*, *Pteris sp. 1–4*, *Pteridium sp. 1–3*, *Dicksonia sp.*, *Cyathea sp.*, *Schisaceae gen. indet.*, *Gleicheniaceae gen. indet.*, *Ginkgo sp.*, *Podocarpus sp.*, *Pinus sp.*, *Abies.*, *Tsuga sp.*, *Cathaya sp.*, *Picea sp.*, *Cedrus sp. 1–3*, *Ketelleria sp.*, *Cryptomeria japonica D. Don.*, *Sequoiadendron sp.*, *Sequoia sp.*, *Taxodiaceae gen. et sp. indet.*, *Cupressaceae gen. indet.*, *Ephedra sp.*, *Graminea gen. indet.*, *Typha sp.*, *Palmae gen. indet.*, *Myrica sp.*, *Juglans sp. 1–4*, *Pterocarya sp. 1–2*, *Engelhardtia sp.*, *Carpinus*

sp.1-3, *Betula* sp., *Alnus* sp., *Corylus* sp., *Ostrya* sp., *Fagus* sp., *Castanea* sp., *Castanopsis* sp., *Quercus* sp., *Ulmus* sp., *Zelkova* sp., *Chenopodiaceae* gen.et sp.indet., *Magnolia* sp., *Moraceae* gen.indet., *Lauraceae* gen.indet., *Liquidambar* sp., *Sycopsis* sp., *Parthenocissus* sp., *Tilia* sp., *Myrtaceae* gen.indet., *Araliaceae* gen.indet., *Onagraceae* gen.indet., *Umbelliferae* gen.indet., *Symplocos* sp., *Oleaceae* gen.indet., *Compositae* gen.indet.

Наличие в одних и тех же слоях обильных остатков листьев, а также пыльцы и спор позволило полнее восстановить растительный покров Абхазии в мезотическое время.

Обоими методами, по числу видов, господствующими формами в мезотической флоре Абхазии являются представители мезофильных лесов теплоумеренного климата, хотя довольно много и субтропических вечнозеленых видов.

Хотя мезотическая флора Абхазии характеризуется политопностью, тем не менее обилие некоторых ее видов дает возможность признать существование нескольких поясных типов лесной растительности.

Распределение видов мезотической флоры Абхазии по экологическим группам (по отпечаткам листьев).

I. Элементы влажно-субтропических лесных флор (30%)

Деревья и кустарники

Вечнозеленые

<i>Castanopsis guriaca</i>	<i>Cinnamomum</i> sp.
<i>Lithocarpus longifolia</i>	<i>Laurus pliocenica</i>
<i>Magnolia dzundzeana</i>	<i>Persea colchica</i>
<i>Litsea primigenia</i>	<i>Ocotea pulchella</i>
<i>Neolitsea magnifica</i>	<i>Ocotea heeri</i>
<i>N.palaeosericeae</i>	<i>Aprocynophyllum linearifolium</i>
<i>Cinnamomum lanceolatum</i>	

Папоротники

<i>Cyclosorus</i> sp.	<i>Asplenium wegmanni</i>
-----------------------	---------------------------

II. Элементы влажно-теплоумеренных лесных флор (56%)

Деревья и кустарники

Вечнозеленые

<i>Pinus</i> sp.1-2	<i>Actinodaphne dolichopylla</i>
<i>Torreya</i> sp.	<i>Ilex Falsani</i>
<i>Cryptomeria japonica</i>	<i>Ilex</i> sp.
<i>Sequoia</i> sp.	<i>Ilex microcassine</i>
<i>Taxodiaceae</i> gen.et sp.indet.	

Листопадные

<i>Salix coriaceae</i>	<i>Quercus nerifolia</i>
<i>Salix varians</i>	<i>Quercus</i> sp.1-2
<i>Salix</i> sp.	<i>Aristolochia</i> sp.
<i>Carpinus subcordata</i>	<i>Magnolia</i> sp.
<i>Castanea pliosativa</i>	<i>Magnolia euxina</i>
<i>Castanopsis elisabethae</i>	<i>Parrotia pristina</i>
<i>Fagus attenuata</i> Goepf.	<i>Platanus</i> sp.
<i>Quercus pontica-miocenica</i>	<i>Acer</i> sp.

Папоротники

<i>Polypodium palaeoserratum</i>

Ш. Элементы субсерофильных теплоумеренных лесных флор (8%)

Деревья и кустарники

Вечнозеленые

Quercus mediterranea

Rhus sp.

Cercis sp.

Styrax pseudoofficinale

IV. Элементы умеренных лесных флор (6%)

Деревья и кустарники

Листопадные

Fagus orientalis Lipsky

Fraxinus sp.

var. *palibinii*

Viburnum sp.

Подавляющее большинство видов флоры – листопадные растения влажного теплоумеренного климата (56%), но довольно много представителей влажносубтропических лесных флор (30%), роль субсерофильного (8%) и умеренного (6%) элементов незначительна.

Посмотрим теперь как изменилась эта характеристика при включении в анализ всех данных по мезотической флоре Абхазии по отпечаткам листьев (5,6).

I. Элементы влажносубтропических лесных флор (25,4%).

II. Элементы влажно-теплоумеренных лесных флор (48,6%).

III. Элементы субсерофильных теплоумеренных лесных флор (10%).

IV. Элементы умеренных лесных флор (16%).

Как видим, суммарные показатели по экологическим группам мезотической флоры Абхазии лишь в очень малой степени изменили отмеченные нами представления об ее общем экологическом облике.

Основу растительного покрова, видимо, составляли различные варианты смешанных теплоумеренных лесов: по предгорным долинам и на склонах гор росли *Castanea plicativalis*, *Castanopsis elisabethae*, *Fagus attenuata*, f. *orientalis* Lipsky var. *palibinii*, *Torreya*, *Cryptomeria japonica*, *Quercus*, *Magnolia*, *Ginkgo*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Carpinus*, *Zelkova*, *Tilia*, *Parrotia*, *Fraxinus*.

В подлеске этих лесов встречались *Ilex colchica*, *Cercis*, *Corylus*, *Parthenocissus*, *Rhus*, *Viburnum*, в травяном покрове – *Aristolochia*, *Polypodium*, *Pteridium*, *Pteris*.

Прибрежные и низинные участки характеризовались лесами с участием *Salix coriacea*, *S. varians*, *Myrica*, *Carya*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Alnus*, *Ulmus*, *Liquidambar*, *Quercus neriifolia*, *Platanus*, *Ilex microcassina* и другие.

Исходя из того, что *Castanea*, *Castanopsis*, *Fagus* и семейство *Lauraceae* представлены в мезотисе Абхазии сравнительно большим числом отпечатков, надо полагать, что эти породы играли большую роль в составе лесов того времени. При общей сильной влажности климата *Fagus* мог произрастать значительно ниже его современного предела.

Наиболее теплолюбивыми формами мезотиса Абхазии являются виды лавровых лесов (*Litsea primigenia*, *Neolitsea magnifica*, *N. palaeocericaceae*, *Cinnamomum lanceolatum*, *Laurus pliocenica*, *Persea colchica*, *Ocotea heeri*, *O. pulchella*, *Actinodaphne dolichophylla*), с папоротниками *Cyclosporium*, *Asplenium*, *Dicksonia*, *Cyathea*, с примесью других вечнозеленых пород – *Castanopsis*, *Podocarpus*, *Lithocarpus*, *Symplocos*, *Magnolia*, *Engelhardtia*, *Arceuthobium linearifolium*, которые, по-видимому, занимали нижние ступени наиболее теплых и влажных склонов и ущелий, защищенных от ветров.

Не исключена возможность нахождения смешанных формаций из вечнозеленых

и листопадных теплоумеренных пород на низменности и по склонам нижней горной полосы.

Существование хвойных лесов устанавливается, главным образом, палинологическими данными (1,2,3), так как макроостатки имеются в виде единичных, плохо сохранившихся отпечатков хвои *Torreya*, *Pinus*, *Sequoia*, побегов *Cryptomeria japonica* и многочисленных, неопределимых отдельных хвоенок. Пыльца хвойных разнообразна: *Podocarpus*, *Ginkgo*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga* sp.1-3, *Cathaya*, *Keteleeria*, *Cedrus* sp.1-2, *Pinus* sp.1-3, *Cryptomeria japonica*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Cupressaceae*.

Мэотическая флора Абхазии сохраняет тесную связь и генетическую преемственность с предшествующими флорами, особенно с сарматской, но в отличие от сарматской, основное ядро составляют растения влажно-теплоумеренной группировки. Несмотря на наличие значительного количества вечнозеленых субтропических форм, мэотическая флора совершенно лишена видов тропических семейств и родов: *Mastixiaceae*, *Melastomaceae*, *Ventilago* и других, встречающихся в сарматской флоре Абхазии (7) и характерных вообще для более древних олигоценово-миоценовых флор. Вместе с тем и вечнозеленые роды и виды, кроме лавровых, представлены в мэотисе гораздо в меньшем числе, чем в сарматской флоре. В мэотисе замечается также увеличение количества видов горных лесов и уже определено появляются виды, тождественные современным, или очень близкие к ним.

Вечнозеленые влажносубтропические растения хотя и составляли еще значительную примесь к летнезеленым, однако ландшафтообразующей роли в мэотисе уже не играли.

Роль субсерофильного элемента в мэотисе и вообще в плиоцене Абхазии незначительна.

В пределах Абхазии переход сарматской флоры в мэотическую происходит постепенно, о чем свидетельствуют многочисленные миоценовые реликты в мэотической флоре. Этому, по-видимому, способствовал теплый климатический режим и избыток влаги на всем протяжении верхнего миоцена и плиоцена.

Мэотическая флора Абхазии, сохраняя тесную генетическую связь с предшествующими, тем не менее, по преобладающему составу таксонов и господствующему типу растительности, значительно ближе к плиоценовым флорам (понт, киммерий), нежели к миоценовым.

Сопоставление экологических элементов сарматских и плиоценовых флор Западной Грузии (по отпечаткам листьев)

Группа экологических элементов	Сармат	Мэотис	Понт	Киммерий
Элементы влажносубтропических лесных флор	42,2%	25,4% 30%	30,5%	17,8%
Элементы влажно-теплоумеренных лесных флор	41,8%	48,6% 56%	52,9%	60,4%
Элементы субсерофильных лесных флор	8,5%	8-10%	10,4%	8,4%
Элементы умеренных лесных флор	7,3%	6-16%	7,2%	13,4%

THE SYSTEMATICAL COMPOSITION AND ECOLOGICAL PECULIARITY
OF MEOTIAN FLORA OF ABCHAZIA

SUMMARY

By the leaf-prints 52 forms of plants are determined from the Meotian of Abchazia. Among them 35 species are noted at first for the flora of Abchazia and 22 species - for the Meotian flora of Georgia. The Meotian flora of Abchazia still preserved the genetic connection with the Sarmatian one. Never the less by composition of the predominant taxons and type of vegetation it is closer to the Pliocene (Pontian, Kimmerian) floras than to the Miocene one.

ЛИТЕРАТУРА

- Челидзе Л.Т., Квавадзе Э.В. Сообщения АН ГССР, 122, 177-180, 1986.
Челидзе Л.Т., Квавадзе Э.В. 1987. Сообщения АН ГССР, 125, 2, 425-427.
Попхадзе Л.И., Цурцеладзе Х.Н., Бадзошвили Ц.И. 1980. Сообщения АН ГССР, 98, 2, 365-368.
Ильинская И.А. 1982. В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР, 2, Л., Наука, 62-63.
Узнадзе М.Д. 1965. Неогеновая флора Грузии. Тб., Мецниереба, 96-98.
Колаковский А.А., Рухадзе Л.Н., Шакрыл А.К. 1970. Труды Сухумского ботанического сада, 17, 89-119.
Колаковский А.А., Шакрыл А.К. 1976. Труды Сухумского ботанического сада, 22, 98-143.

О ВОЗМОЖНОСТИ РАСПОЗНАВАНИЯ ПЕРЕОТЛОЖЕННОЙ ПЫЛЬЦЫ
В ГОЛОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ (НА ПРИМЕРЕ КAVКАЗА)

При палеопалинологических исследованиях часто возникает значительные трудности, связанные с переотложением пыльцы и ее идентификацией. Особенно остро проблема стоит в горных странах с большой амплитудой высот и сложным геологическим строением. На Кавказе нередко в одном ущелье на протяжении всего лишь нескольких десятков километров обнажаются слои различного возраста — от мезозойского и голоценового. Это в большой мере относится к западной части Кавказа, где влажный морской климат способствует сильному развитию гидрографической сети.

Помимо сложной геологической истории регион этот отличается особой орографией, осевые линии которой издавна защищают Закавказье от проникновения холодных воздушных масс с севера, благодаря чему Закавказье является одним из рефугиумов третичной реликтовой флоры. В настоящее время только в Колхиде насчитывается более 30 реликтов, составляющих основное флористическое ядро. К ним относятся: *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach., *Acer laetum* C.A.Mey., *Alnus barbata* C.A.Mey., *Arbutus andrachne* L., *Buxus colchica* Pojark., *Carpinus orientalis* Mill., *Castanea sativa* Mill., *Corylus colchica* N.Alb., *Cotinus coggygria* (L.) Scop., *Daphne pontica* L., *Diospyros lotus* L., *Epigaea gaulterioides* (Boiss.) Takht., *Epimedium colchicum* (Boiss.) Trautttv., *Fagus orientalis* Lipsky, *Hedera colchica* C.Koch, *Ilex colchica* Pojark., *Laurocerasus officinalis* Roen., *Lonicera caprifolium* L., *Mespilus germanica* L., *Ostrya carpinifolia* Scop., *Paliurus spina christi* Mill., *Periploca graeca* L., *Pterocarya pterocarpa* (Mchx.) Kntz., *Quercus pontica* C.Koch, *Quercus hartwissiana* Stev., *Quercus iberica* Stev., *Rhododendron luteum* Sweet, *Rhododendron ponticum* L., *Smilax excelsa* L., *Sorbus caucasigena* Kom., *Staphylea colchica* Stev., *Taxus baccata* L., *Vaccinium arctostaphylos* L., *Viburnum orientalis* Pall. (Stuchlik, Kvaqvadze, 1987).

Как видно из приведенного списка, почти все доминанты теперешних лесов имели широкое распространение и в течение плейстоцен-голоценового времени. Поэтому при палинологическом изучении голоценовых отложений крайне важно отличать голоценовую пыльцу от неголоценовой, т.е. необходимо найти пути распознавания вторичной пыльцы.

Для равнинных регионов в литературе имеется ряд работ, посвященных проблеме переотложения. В 1936 году Иверсен (Iversen, 1936) опубликовал статью под названием "Вторичная пыльца как источник ошибок". На примере изучения позднеледниковых отложений Дании Иверсен установил присутствие переотложенной пыльцы третичного времени в моренных образованиях. Вопросу о переотложенной пыльце в осадках четвертичного времени большое внимание уделено в работах М.П.Гричук (1950), В.П.Гричука (1950), Andersen (1957), Анановой (1959) и др. По Е.Н.Анановой (1960), переотложенная пыльца легче выделяется, когда разность возрастов первичного и вторичного комплексов значительна. В противном случае приходится решать особенно трудную задачу. Отличительными особенностями переотложенной пыльцы она считает плохую сохранность, темный цвет, нарушение объемности пыльцевых зерен и др. Именно степени метаморфизации вторичной пыльцы особое внимание было уделено ранее М.П.Гричук (1950).

Большой интерес представляют данные Л.М.Ятайкина (1964), которым на основе комплексного изучения (палинологическим, карпологическим, листовым методами) плиоценовых отложений Нижней Камы были выделены в них переотложенные формы и развиты следующие основные критерии распознавания вторичной пыльцы:

а) незначительное содержание пыльцы в образце и ее редкая встречаемость на протяжении исследуемого отрезка времени;

б) малые колебания содержания и встречаемости пыльцы в отдельные отрезки времени с различными физико-географическими условиями или значительные колебания при постоянных физико-географических условиях, так как известно, что кривая не переотложенной пыльцы всегда имеет какое-то основное направление, отображающее ход эволюции растительного покрова, вследствие изменения физико-географической обстановки;

в) морфологические изменения пыльцевых зерен (наличие деформаций, степень фоссиллизации, окраска, нарушение сферичности);

г) экологические условия, необходимые для развития той или иной растительной формы. Если она слишком отлична от условий, в которых развивается большинство растительных форм определенного периода, то можно предположить, что данная форма не свойственна этому периоду, и ее пыльца является переотложенной;

д) время наибольшего развития той или иной растительной формы. Если расцвет этой формы приурочен к более ранним периодам развития Земли, то можно предположить, что эта форма уже не существовала на данной территории в более поздний период и ее пыльца является переотложенной;

е) данные корреляционного анализа. Соответствующей математической формулой вычисляется коэффициент корреляции, основанный на том, что в спорово-пыльцевых спектрах существуют определенные взаимосвязи и взаимоотношения между количественным содержанием пыльцы тех или иных форм, в какой-то степени отражающие состав фитоценозов и их взаимоотношения на определенной территории. Если коэффициент корреляции положительный, то можно предположить, что сравниваемые формы были связаны между собой и фенотической зависимостью, т.е. произрастали в одном фитоценозе. Однако следует подчеркнуть, что только применение всех перечисленных критериев в совокупности и взаимосвязи может быть достаточным для выделения переотложенной пыльцы.

Позднее Ван Гейцалем (Gijzel, 1961, 1967) была предложена новая методика распознавания вторичной пыльцы, согласно которой возраст пыльцевых зерен находится во взаимосвязи со способностью флуоресцирования. Свечение оболочек пыльцы и спор показало, что из голоценовых отложений флуоресценция происходит в зеленых тонах, из третичных – в желтовато-оранжевых, а свечение более древней пыльцы происходит в темных тонах. Интересен и тот факт, что пыльца и споры палеозойского времени не флуоресцируют. Метод автофлуоресценций открывает большие возможности в распознавании переотложенной пыльцы (Ефимова, Бессоненко, 1966), однако, к сожалению, связанный с применением соответствующей технической аппаратуры, производство которой в настоящее время сильно ограничено, он не имеет пока широкого развития.

При изучении голоценовых флор большим преимуществом является то, что состав их почти не отличается от современного. Для Западной Грузии это подтверждается имеющимися на сегодняшний день результатами как палинологического анализа, так и данными карпологии и листовых флор (Квавадзе, Рухадзе, 1989). В целом геоморфологические условия и связанные с ними закономерности осадконакопления исследуемого региона также не претерпевали существенных

изменений. В связи с этим, при выделении переотложенной пыльцы в голоцено - вых отложениях значительную роль может сыграть метод актуализма. К сожалению, в существующей ныне литературе по изучению современных пыльцевых спектров Кавказа (Шатилова, 1968, 1973; Мамацашвили, 1972; Клопотовская, 1973; Вронский, 1974; Гогичайшвили, 1982, 1985; Работина, 1985) этому, в высшей степени сложному и интересному вопросу не уделено должного внимания.

Палинологическое изучение современных отложений нами проводилось в пунктах расположения голоценовых разрезов. Исследовались почти все генетические типы осадков: морские, аллювиальные, озерные, болотные, делювиальные, пролювиальные, флювиогляциальные, почвы, капролиты. В западной части Кавказа на разных гипсометрических уровнях (от низменной части до высокогорий) изучено более 400 образцов, с верхнегорий Восточного и Малого Кавказа - более 100 образцов. Анализ спорово-пыльцевых спектров и их сопоставление с растительностью позволили установить следующие закономерности распределения вторичной пыльцы.

Максимальное количество переотложенных форм отмечено в донных отложениях шельфа Черного моря (районы Гагра, Сухуми, Гудаута, Новый Афон, Кобулет). Большая часть вторичной пыльцы относится к плейстоцену, но есть и плиоценовые и более древние формы. В пыльцевых спектрах на долю вторичной пыльцы приходится в среднем 10-20% (рис.1). Большая часть переотложенного материала

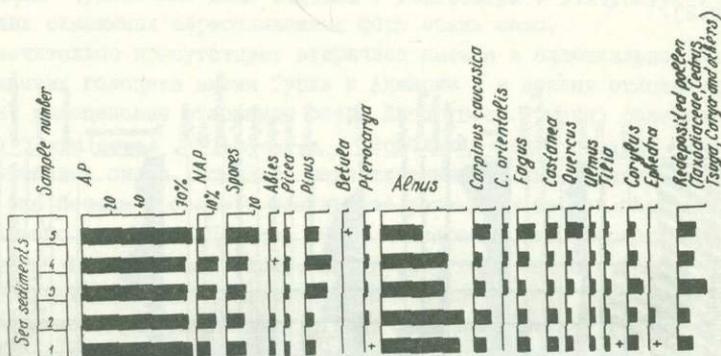


Рис.1. Субфоссильные спорово-пыльцевые спектры морских отложений и роль переотложенной пыльцы.

имеет более темную окраску. Сохранность пыльцы различная. Хорошей сохранностью отличаются голосеменные.

Меньшим количеством переотложенной пыльцы характеризуются аллювиальные пробы низменной части Западной Грузии, а также пролювиальные и делювиальные отложения. В них преобладают плио-плейстоценовая пыльца (таксодиевые, тсуга, кедр, гикори и др.), количество которой не превышает 10-15%.

Незначительное участие вторичной пыльцы отмечается в наилках истоков рек, пойменных болотных почвах и торфяниках низин, заливаемых во время паводков, либо наводнений, в горных озерах. Количество переотложенной пыльцы не превышает 1-3%. Состав вторичной пыльцы зависит от геологического возраста ложа или окружающих склонов гор.

Переотложенная пыльца и споры не обнаружены в донных пробах малых бессточных озер низин, старицах рек, торфяниках, удаленных от рек и моря, вы-

сокогорных торфяниках, в капролитах и во всех типах лесных и горно-луговых почв, расположенных вне действия паводковых вод.

Почти все перечисленные закономерности распространения переотложенной пыльцы наблюдаются и при изучении ископаемых спорово-пыльцевых спектров более 2500 образцов голоценовых отложений, представленных различными генетическими типами. Наибольший интерес представляют пыльцевые спектры морских отложений, где вторичная пыльца присутствует постоянно.

Между Гагра и Сухуми в отложениях шельфа нами выделены и геохронологически (по ^{14}C) обособлены слои пребореального, бореального, атлантического, суббореального и субатлантического периодов (скважины 72I, 723, 702, 60I, 604, 609, 607, 5II, 52I). Для отложений пребореального периода характерно присутствие переотложенных форм до 15-20%, в бореале же они достигают 30% от всей пыльцы. Доминируют хвойные (*Taxodiaceae*, *Cedrus*, *Tsuga*). В слоях, соответствующих атлантическому периоду, содержание переотложенной пыльцы составляет в среднем 5-10%, к концу периода повышаясь до 15-17%. Преобладают *Taxodiaceae*, *Carya*, *Pinaceae*. В суббореале количество вторичной пыльцы, среди которых много *Taxodiaceae*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Carya*, снова возрастает до 20-30%. В субатлантике она представлена всего лишь 5-8%. Это в основном пыльца *Taxodiaceae*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Carya*.

Исключение составляет разрез скважины 5II, разбуренной на шельфе у Нового Афона, где переотложенной пыльцы очень много. В холодные, т.е. регрессивные фазы, количество вторичной пыльцы преобладает над первичной, достигая 60-70% (рис.2).

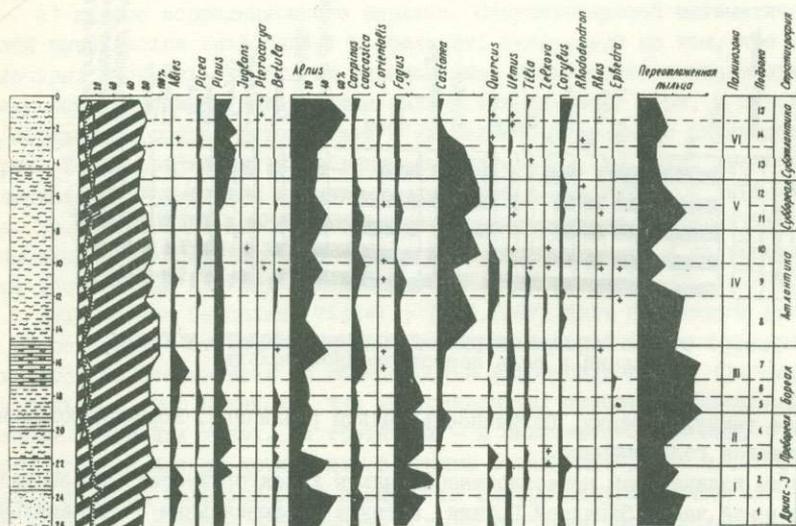


Рис.2. Спорово-пыльцевая диаграмма скв.5II (Ново-Афонский район).

Район Нового Афона отличается от других исследуемых районов сильным развитием оползней, что, видимо, являлось причиной столь огромного количества переотложенной пыльцы в отложениях голоценового времени. Таксономический состав вторичной пыльцы в скв.5II также своеобразен. Здесь доминируют архаичные виды и роды семейства *Pinaceae*, в то время как по всему побережью Черного моря преобладает пыльца *Taxodiaceae* (Кваадзе, 1984) По всей вероятности, во время

накопления голоценовых морских толщ происходило интенсивное размывание в основном пород плейстоценового возраста. Именно к этому отрезку времени приурочено максимальное участие в растительном покрове указанной территории представителей семейства *Taxodiaceae* (Чочиева, 1985).

В отличие от морских, в аллювиальных образованиях голоцена определенных закономерностей в распределении и составе вторичной пыльцы не наблюдается. Таксономический состав переотложенных форм в зависимости от геологических и геоморфологических условий долины реки разный. Например, в голоценовых отложениях надпойменных террас реки Супса в районе села Чохати и Ормети доминирует пыльца *Sarya*, что объясняется выходом на дневную поверхность понтических отложений. Согласно И.Ш.Рамишвили (1969), в понтическое время *Sarya* должна была занимать одно из главенствующих мест в прибрежных ледных формациях Колхиды.

Аллювиально-деллювиальные толщи оползневых районов Нового Афона (скв. 55, 128, 182, 149, 269) также характеризуются присутствием вторичной пыльцы. В скв. 55 переотложенные формы в атлантическом периоде составляют треть всей пыльцы, что, по-видимому, является результатом оползневой деятельности. Это в основном пыльца и споры экзотичных *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, *Cedrus*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Liquidambar*, *Myrica*, *Sarya*, *Platycarya*, *Engelhardtia*, *Anogramma*, *Dicksonia*, *Ceateha*, *Onoclea*.

Единично вторичная пыльца отмечена и в прослоях минеральных образований торфяников. Состав вторичной пыльцы в скв. 269 отличается преобладанием *Juglandaceae* (различные виды *Juglans*, *Pterocarya*, *Platycarya*, *Sarya*). В остальных скважинах переотложенных форм очень мало.

Незначительно присутствует вторичная пыльца в аллювиально-деллювиальных отложениях голоцена низин Гурии и Джарии и в донных отложениях горных озер. Так, голоценовые отложения озера Лиси (Вост. Грузия) содержат единичные зерна *Taxodiaceae*, *Platycarya*, нескольких видов *Juglans* и трехлучевые палеогеновые споры. Комплекс переотложенной пыльцы свидетельствует о том, что она попала в озеро в результате размыва и эрозии окружающих склонов эоценового возраста (Панова, 1988). Интересно, что переотложенные формы приурочены здесь лишь к слоям, соответствующим атлантическому периоду, когда в аридных областях Восточной Грузии в результате потепления и увеличения испаряемости (Гогичайшвили, 1988; Квавадзе, Векуа, 1989) уровни озер, по всей вероятности, отличались максимумом регрессивной фазы, которая в свою очередь вызвала интенсивность эрозионных процессов.

Единичные зерна вторичной пыльцы отмечены и для высокогорных озер голоцена на Малом Кавказе (Маргалитадзе, 1967, 1977).

Следует отметить, что помимо вторичной пыльцы, для которой свойственна темная окраска и нарушение сферичности, имеются слои, где переотложенная пыльца ничем не отличается от пыльцевых зерен основного комплекса. Однако, несмотря на то, что светлая окраска довольно редкое явление и в целом для 80% переотложенной пыльцы характерен более темный цвет, при интерпретации ископаемого материала, как уже отмечалось, необходим комплексный подход с привлечением экологических потребностей доминантов спектра.

Исходя из вышеизложенного, следует считать невозможным произрастание *Podocarpus*, *Engelhardtia*, *Sarya*, *Taxodium*, *Cedrus* в голоцене Колхиды, утверждаемое некоторыми авторами (Мамацашвили, Чочиева, 1982, 1985; 1988; Чочиева, 1983, 1985) на основе единичных находок пыльцы, без указания окраски пыльцевых зерен, анализа основного пыльцевого комплекса и приведения пыльцевых диаграмм, без привлечения данных карпологии, палеонтологий

или метода I⁴C. Сомнительность произрастания перечисленных таксонов в голоцене Кавказа подтверждается данными климатических диаграмм их современных областей распространения и нынешними климатограммами Кавказа (рис.3-8).

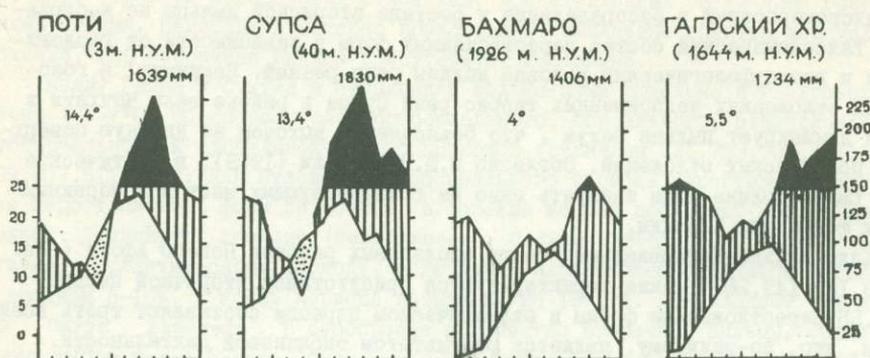


Рис.3. Климатические диаграммы Кавказа.

Так, например, для произрастания большинства видов рода *Podocarpus* и *Engelhardtia* (рис.4,5) необходим муссонный тропический климат, характеризу-

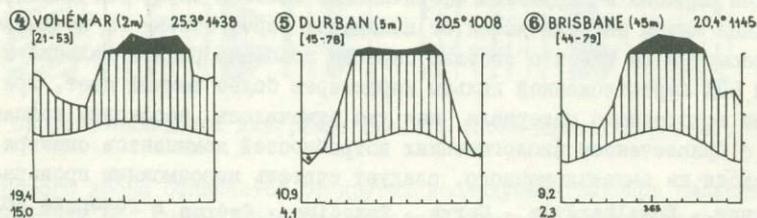
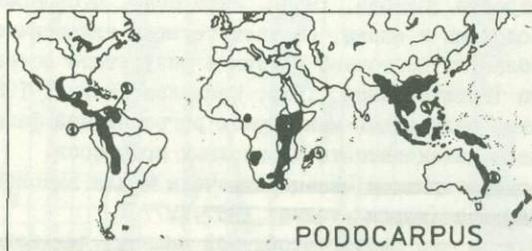
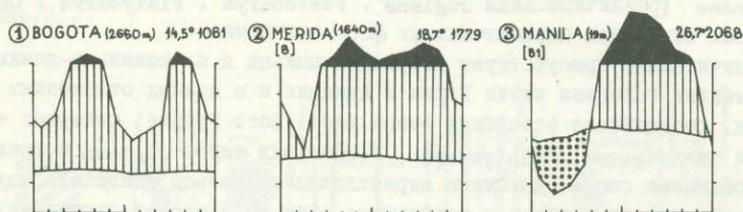


Рис.4. Климатограмма^X и карта-ареал *Podocarpus* (по Krüssmann, 1972).

^X Все климатические диаграммы построены по Вальтеру и Литху (Walter & Lieth, 1960).

ющийся незначительной амплитудой годовых температур и выраженностью летнего дождливого сезона. Климат экваториальных муссонов отличается высокими пока-

зателями среднегодовых темпера- тур, достигающих на низменности до $25-27^{\circ}$, а в горах, на высоте 2000 м - 18° , в то время как в Западной Грузии среднегодовая температура на низменности не превышает $13-14^{\circ}$, а на высоте 2000 м достигает лишь $4-5^{\circ}$. Вы- сокими годовыми температурами ($21-24^{\circ}$) характеризуются ареалы произрастания *Taxodium* и *Saya* (рис.6,7). Таким образом, следуя мнению Н.С.Мамацшвили и К.И.Чочиевой о существовании указанных таксонов в голоцене Колхиды, климат этого времени следовало бы реконструировать как тропический, что противоре- чит имеющимся к настоящему вре- мени фактическим данным по пале- оклиматам голоцена нашей плане- ты, поскольку как на низких, так и на высоких широтах, даже в оп- тимумы голоцена температурные показатели отличались от совре- менных не более чем на $2-3^{\circ}$.^X

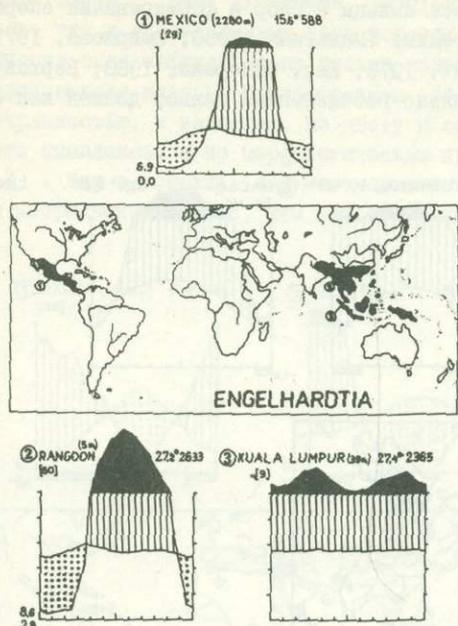


Рис.5. Климатограмма и карта-ареал *Engelhardtia* (по Walter & Straka, 1970).

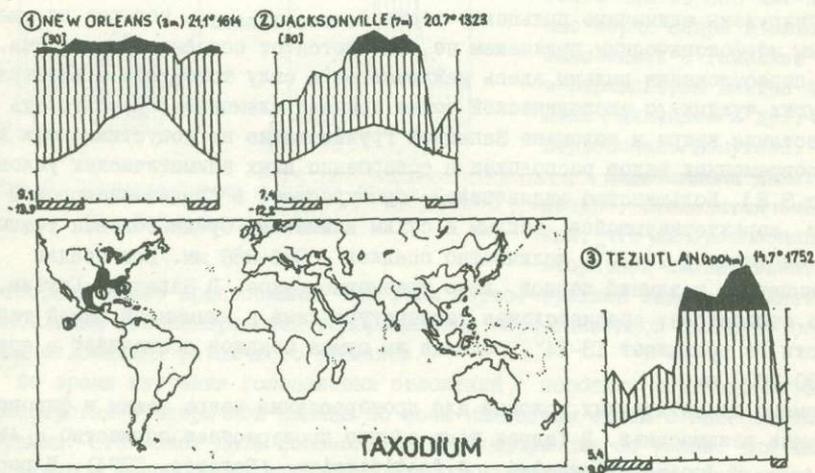


Рис.6. Климатограмма и карта-ареал *Taxodium* (по Krüssmann, 1972).

^X Краткий обзор развития климата голоцена горных стран на разных континентах приводится нами в монографии "Растительность и климат голоцена Абхазии" (Квавадзе, Рухадзе, 1989).

Необходимо отметить, что в голоценовых отложениях наряду с перестро- женной может быть встречена пыльца, занесенная с далеких регионов, принадле- жащих к совершенно иным физико-географическим районам. На равнинных тер- риториях роль дальнего ветрового заноса пыльцы и спор в формировании споро- во-пыльцевых спектров довольно значительна (Мальгина, 1959; Смирнова, 1971; Гричук, 1973; Волкова, 1976; Давидович, 1978; Кац, Федорова, 1983; Верхов- ская, 1988 и др.). В высоких горах сильно расчлененный рельеф должен как бы

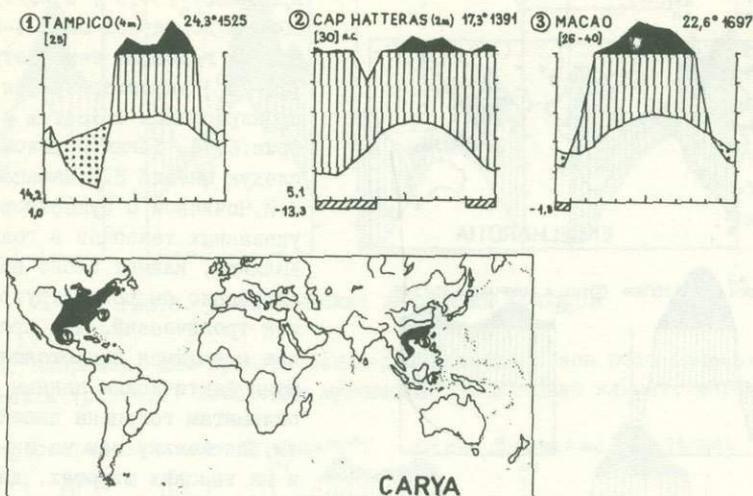


Рис.7. Климатограмма и карта-ареал *Carya* (по Krüssmann, 1976).

препятствовать этому процессу. Однако, исходя из пыльцевых спектров высоко- горных торфяников Западной Грузии, становится ясным, что дальний занос пыльцы здесь не менее существен. Так, в большинстве исследуемых разрезов нами обнаружены единичные пыльцевые зерна *Cedrus libani*, которые по цвету и другим морфологическим признакам не отличаются от основного комплекса. Фактор переотложения пыльцы здесь исключается в силу того, что в спектрах нет других чуждых (с экологической точки зрения) элементов. Вероятность произрастания кедра в голоцене Западной Грузии также не допустима, так как ареал современных видов расположен в совершенно иных климатических услови- ях (рис.3,8). Большинство видов *Cedrus* произрастает в средиземноморской области, характеризующейся теплым и сухим климатом. Среднегодовая темпе- ратура составляет 19–20⁰, количество осадков – 382–888 мм. Все осадки здесь выпадают в зимний период, лето чрезмерно сухое. В Западной Грузии, как уже отмечалось, среднегодовая температура даже в низменной самой теп- лой части не превышает 13–14⁰, годовая же сумма осадков составляет в сред- нем 1800–2000 мм.

Помимо климатических условий для произрастания кедра важны и фитоце- нотические взаимосвязи. В Таврах кедр обычно произрастает совместно с *Abies cilicica* и *Juniperus excelsa*, *J. foetidissima* (Вальтер, 1974). В горах Алжира *Cedrus atlantica* местами произрастает с кипарисом и астрагалом (Brandmaur, 1985). Исходя из этого, кедр являясь типичным гемиксерофи- том, никак не мог произрастать в условиях гумидного климата голоцена За- падной Грузии (Квавадзе, Рухадзе, 1988). Присутствие пыльцевых зерен в

торфяниках высокогорий можно объяснить результатом заноса с территории Малой Азии, где *Cedrus libani* имеет довольно широкое распространение в горах Тавр (Devis, 1965; Krüssmann, 1972; Вальтер, 1974). Здесь следует отметить, что в исследованных нами морских отложениях и на низменной части континента была зафиксирована пыльца кедра двух типов: перестроженная, характеризующаяся видовым разнообразием, более интенсивной окраской и худшей сохранностью, и заносная, по цвету и сохранности не отличающаяся от основного комплекса, а по морфологическим признакам схожая с пыльцой *Cedrus libani*. Как в морских, так и в континентальных образованиях привносной пыльцы несравненно меньше, чем перестроженной.

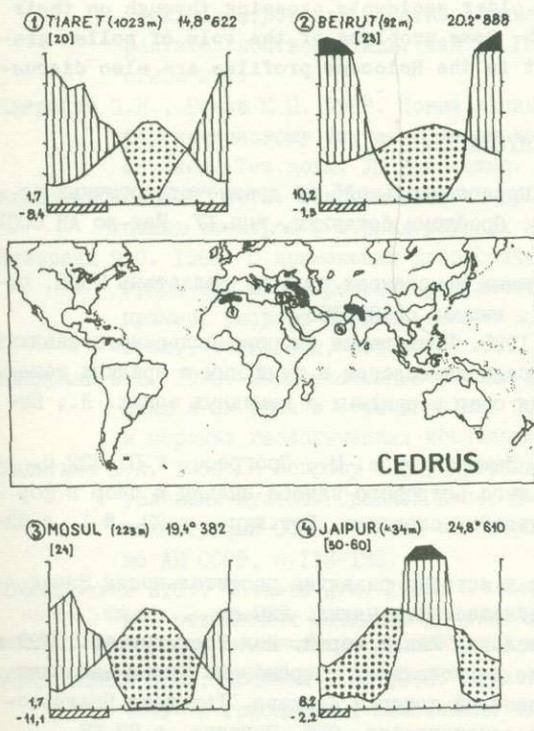


Рис. 8. Климатограмма и карта-ареал *Cedrus* (по Krüssmann, 1972).

все теоретические предпосылки. При этом первоочередной задачей является установление закономерностей распределения перестроженной пыльцы в современных отложениях различного генезиса.

Во время изучения голоценовых отложений, особенно морских, необходимо фиксирование вторичной пыльцы по всем пыльцевым зонам с нанесением на диаграммы. Это может дать вспомогательную информацию не только для выяснения режима и закономерностей осадконакопления, стратиграфического подразделения исследуемых толщ (Дийвранд, 1969, 1976), но и для разрешения некоторых вопросов палеогеографии (регрессия, либо трансгрессия водного бассейна, активизация оползней, наводнений и т.д.).

Возможность дальнейшей транспортировки пыльцы *Cedrus* подтверждаются работами Ван Зейста (Van Zeist, 1975, 1978), отмечающего в голоценовых отложениях озера Ван, удаленного от ареала *Cedrus libani* более чем на 400 км, до 5-10% его пыльцы. В верхнегорных голоценовых торфяниках Тибета (гора Какиту, северо-восточного плато Киндет-Ксизинд) фиксируются единичные зерна кедра, которые Х.Ю.Бойг (Beug, 1987), исследовавший торфяные слои на высоте 4620 м, считает занесенными из Гималаев. Гора Какиту удалена от ареала произрастания *Cedrus deodara* более чем на 600 км. Пыльцевые зерна кедра в голоцене заносились с Гималаев также в верхнегорья Памира и Тянь-Шаня (Михайлов и др., 1982; Бердовская, Хомутова, 1985).

Подытоживая вышеизложенное, становится очевидным, что для распознавания вторичной пыльцы имеются

ON THE POSSIBILITY OF DISTINGUISHING OF REDEPOSITED POLLEN
IN HOLOCENE SEDIMENTS (ON THE CAUCASUS EXAMPLE)

E.V.Kvavadze

SUMMARY

The most important principles of distinguishing of redeposited pollen grains among other spore-morphs in Holocene profiles of the Caucasus are discussed. Some results of palynological investigations of Holocene profiles with redeposited pollen are presented. Mostly secondary pollen grains are to be found in the sea shelf sediments and various alluvial deposits. The main account of redeposited pollen comes with the river waters contaminating washed out material from older sediments crossing through on their way from the spring to the mouth. Some problems of the role of pollen grains from long distance transport in the Holocene profiles are also discussed.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананова Е.Н. 1959. Флора типа "перигляциальной" из древнечетвертичных отложений района р.Камн. Проблемы ботаники, вып.IV. Изд-во АН СССР, М.
- Ананова Е.Н. 1960. О переотложенных комплексах пыльцы. Бюллетень МОИП, отдел биолог., том L XV, вып.3, с.132-135.
- Бердовская Г.Н., Хомутова В.И. 1985. Применение спорово-пыльцевого анализа при решении вопросов палеолимнологии в гумидных и аридных зонах. В сб.: Палеолимнология озер в аридных и гумидных зонах. Л., Наука, с.141-170.
- Вальтер Г. 1974. Растительность Земного шара. М., Прогресс, т.II, 422 с.
- Верховская Н.Б. 1988. Роль дальнего ветрового заноса пыльцы и спор в формировании спорово-пыльцевых спектров. Бот.жур., т.73, № I, с.62-65.
- Волкова В.С. 1976. Стратиграфия и история развития растительности Запад - ной Сибири в позд. кайнозой. М., Наука, 220 с.
- Вронский В.А. 1976. Маринопалинология южных морей. Изд.Рост.универ., 199 с.
- Гогичайшвили Л.К. 1985. Значение региональных современных пыльцевых спектров в изучении голоценовой истории Кавказа. Тез.докл.Палинологические таксоны в биостратиграфии. ВПН, Саратов, с.62-63.
- Гогичайшвили Л.К. 1988. История развития лесной растительности низменностей и предгорий Восточной Грузии в голоцене. Автореф.докт.дисс. Ереван, 50 с.
- Гричук В.П. 1950. Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время. Тр.Ин-та географии АН СССР, вып.4.
- Гричук М.П. 1950. Опыт выделения различных генераций пыльцы и спор в межстадиальных отложениях ус.Ильинского по степени их метаморфизации. М.
- Гричук М.П., Каревская И.А., Карташова Г.Г. и др. 1973. Состав пыльцы и спор в различных современных осадках восточной Сибири и Дальнего Востока. В кн.: Методические вопросы палинологии. М., Недра, с.77-81.
- Давидович Т.Д. 1979. Современные спорово-пыльцевые спектры восточного и южного побережья Чукотского полуострова. В сб.: Палинологические

- исследования на север.-вост. СССР. Владивосток, с.74-80.
- Ефимова Л.И., Бессоненко Э.А. 1966. Автофлуоресценция пыльцы некоторых хвойных и лиственных растений. В сб.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М., Наука, с.247-249.
- Кац Н.Я., Федорова Р.В. 1983. О возможности использования спорово-пыльцевого анализа при проведении исследований в высокоширотных районах Арктики. Бюлл.МОИП, отд.биол., т.88, вып.2, с.63-70.
- Квавадзе Э.В. 1984. О переотложенной пыльце в голоценовых отложениях Колхиды. Сообщ.АН ГССР, т.113, № 2, с.421-424.
- Квавадзе Э.В., Рухадзе Л.П. 1989. Растительность и климат голоцена Абхазии. Тбилиси, Мецниереба, 236 с.
- Квавадзе Э.В., Стухлик Л. 1988. Значение изучения субрецентных спорово-пыльцевых спектров для восстановления истории развития голоценовой растительности Колхиды. Изв.АН ГССР, сер.биол., т.14, № 4, с.250-257.
- Квавадзе Э.В., Векуа М.П. 1989. Новые данные к палинологическому и микро-фаунистическому изучению позднеледниковых и голоценовых отложений оз.Лиси. Тез.докл. УШ Всес.симп. История озер. Минск, с.64-65.
- Клопотовская Н.Б. 1973. Основные закономерности формирования спорово-пыльцевых спектров в горных районах Кавказа. Тб., Мецниереба, 184 с.
- Лийвранд Э.О. 1969. О применении флористического анализа и метода вариграмм при интерпретации результатов спорово-пыльцевого анализа на примере разреза Харимяэ (Южная Эстония). Изв.АН ЭССР, сер.хим., геол., т.18, № 2, с.107-112.
- Лийвранд Э.Д. 1976. Переотложенные пыльца и споры в плейстоценовых отложениях и их роль в стратиграфии. Сб. "Палинология в континентальных и морских геологических исследованиях". Рига, Зинатне, с.166-178.
- Мальгина Е.А. 1959. К вопросу о формировании спорово-пыльцевых спектров в условиях пустынь Средней Азии. В кн.: Мат-лы по геоморфологии и палеографии СССР. Работы по спорово-пыльцевому анализу. М., Изд-во АН СССР, с.113-138.
- Мамацашвили Н.С., Чочиева К.И. 1982. О находке пыльцы "экзотов" в голоценовых отложениях Колхиды. Докл.на симпозиуме голоц.комиссии ИНКВА, Ереван.
- Мамацашвили Н.С., Чочиева К.И. 1985. О находке пыльцы *Cedrus*, *Taxodium*, *Sagua* в голоценовых отложениях Колхиды. Сб. Вопросы геологии голоцена. Изд.АН Ар.ССР, Ереван, с.97-103.
- Мамацашвили Н.С., Чочиева К.И. 1988. О находке пыльцы "экзотов" в голоценовых отложениях Колхиды. Тез.докл.межд.конф. Проблемы голоцена. Тб., Мецниереба, с.70.
- Маргалитадзе Н.А. 1967. Развитие лесной растительности Тадзрисской котловины в голоcene по данным спорово-пыльцевого анализа. Сообщ.АН ГССР, 47, 1.
- Маргалитадзе Н.А. 1977. История растительности Джавахетского нагорья и Цалкинского плато в голоcene. Сб. Палинологические исследования в Грузии. Мецниереба, с.124-147.
- Михайлов Н.Н., Романова Е.А., Спиридонова Е.А. 1982. Некоторые итоги палинологического изучения конечных морей различных стадий распада последнего оледенения в Центральном Таджикистане. В сб.: Динамика ландшафтов в равнинных и горных странах. Л., с.169-185.
- Панова Л.А. 1988. Палинстратиграфия неогеновых отложений Кавказа. В кн.:

- Палинология в СССР. Новосибирск, Наука, с.143-147.
- Работина Е.Н. 1985. Основные закономерности формирования субрецентных спорово-пыльцевых спектров северо-восточного склона Малого Кавказа по профилю х.Шахдаг-г.Шамхор. Изв.АН Азерб.ССР, сер.наук о земле, № 6, с.88-95.
- Рамишвили И.Ш. 1969. Понтическая флора Западной Грузии по данным палинологического анализа. Тб., Мецниереба.
- Смирнова Т.И. 1971. Современные спорово-пыльцевые спектры восточной части Большеземельской тундры. В кн.: Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях. М., изд-во МГУ, с.57-64.
- Чочиева К.И. 1983. Колхидский рефугиум в позднем плиоцене и плейстоцене. Тез.докл.УП Всес.съезда, Бот.общ. Донецк, с.63.
- Чочиева К.И. 1985. Ископаемые Taxodiaceae Колхиды. Тб., Мецниереба, 108 с.
- Шатилова И.И. 1968. Пыльца и споры из донных отложений Черного моря. ДАН СССР, т.179, № 5.
- Шатилова И.И. 1973. Палинологические исследования современных осадков Черного моря. В сб.: Палинология голоцена и маринопалинология. М., Наука, с.133-137.
- Шилова Г.Н. 1984. К методике интерпретации спорово-пыльцевых спектров в горных районах Монголии. В кн.: Проблемы современной палинологии. М., Наука.
- Ятайкин Л.М. 1964. Переотложенная пыльца и применение корреляционного анализа в целях ее распознавания. В сб.: Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор. М., Наука, с.169-176.
- Andersen S.Th. 1957. New investigations of interglacial Fresh-Water deposits in Jutland. Eiszeitalter und Gegenwart, N 8.
- Beug Hans-Jurgen. 1987. Palynological studies on a peat Layer in Kakitu Mountain, North-Eastern Qinghai-Xizang Plateau. In.: J.Höfermann u.w.Wenyung (eds), 1987: Reports on the Northeastern part of the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau, p.496-501.
- Brandmayr, 1985, цит.по G.B.Martinucci and P.Omodeo. 1987. Comparison of the Carthworm fauna of some oak forests in Italy and Algeria. Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 2, Murchi,Modena,p.225-234.
- Gijzel P. 1967. Palynology and fluorescence microscopy. Rev.Paleob.and Palynol., vol.2, N 1, p.49-79.
- Davis P.H. (Editor). 1965. Flora of Turkey and the East Aegean Islands, 1. University Press,Edinburgh.
- Iversen J. 1936. Sekundäre Pollen als Fehlerquelle. Danmarks geologiske unders, Bd.2, Verh.III, Intern.Quart.Konf.Wien.
- Krüssmann G. 1972. Handbuch der Nadelgehölze. Paul Parey Berlin-Hamburg. 366 S.
- Krüssmann G. 1976. Handbuch der Laubgehölze, Bd.1 A-D. Paul Parey, Berlin-Hamburg. 486 S.
- Stuchlik L. and Kavadze E.V. 1987. Subrecent spore-pollen spectra and their relation to recent vegetation of Colchis (Western Georgia, USSR). Palaeontographica Abt.B,207, Lfg.1-6, p.133-151.
- Walter H., Lieth H. 1960. Klimadiagramm-Weltatlas. G.Fischer, Jena.
- Walter H., Straka H. 1970. Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik. Verl Eugen Ulmer, 478 S.
- W.van Zeist, H.Woldring, D.Stapert. 1975. Late Quaternary vegetation and Climate of Southwestern Turkey. Palaeohistoria, 17, p.113.

К ИСТОРИИ РОДА *TSUGA* CARR.

Одним из основных компонентов третичной растительности Евразии был род *tsuga*. В его состав входило большое количество видов, из которых лишь 14 сохранились в современной флоре Северного полушария.

В настоящее время род *tsuga* обладает весьма ограниченным дизъюнктивным ареалом. Виды, в прошлом распространенные по всему Земному шару, ныне сосредоточены в двух областях - в Северной Америке и Восточной Азии (рис. I).

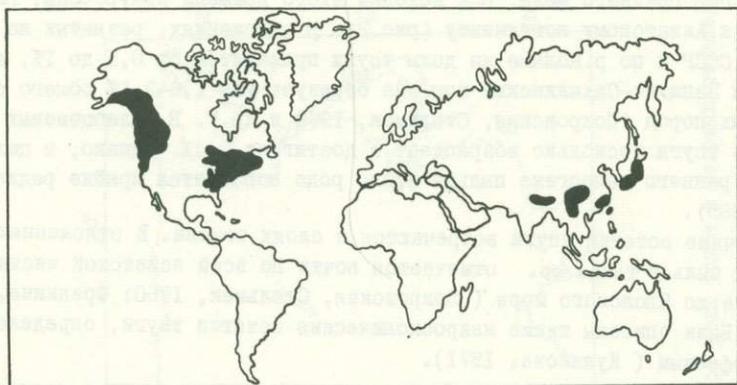


Рис. I. Ареал рода *Tsuga* Carr. (по Толмачеву, 1954)

Наибольшее количество видов обитает в Китае - *Tsuga chinensis* (Franch.) Pritz., *Tsuga yunnanensis* (Franch.) Mast., *Tsuga patens* Downie, *Tsuga forrestii* Downie, *Tsuga tchenkiangensis* Flous и в Северной Америке - *Tsuga canadensis* (L.) Carr., *Tsuga caroliniana* Engelm., *Tsuga heterophylla* (Rafin.) Sarg., *Tsuga pattoniana* Engelm.; три вида встречаются в Японии - *Tsuga diversifolia* (Maxim.) Mast., *Tsuga sieboldii* Carr., *Tsuga blaringhemi* Flous и один в Гималаях - *Tsuga brunoniana* (Wall.) Carr.

Все современные тсуги являются горными растениями, произрастающими на значительных высотах (600-3500 м), в условиях умеренного влажного климата с мягкой зимой и частыми туманами.

Тсуги участвуют в формировании хвойных и хвойно-широколиственных древостоев. Обычными их спутниками являются сосна, пихта, ель, жетсуга, кипарисовик, клен, дуб, береза и другие. В насаждениях такого типа тсуга обычно доминирует вместе с пихтой, елью и сосной, но иногда образует чистые древостой (Толмачев, 1954; Вальтер, 1968).

В геологической летописи тсуга отмечается с мезозоя. Из триасовых, юрских и меловых отложений Евразии, Америки, Австралии было выделено большое количество пыльцевых зерен тсугоидного типа и установлено более десяти видов, относимых исследователями к трем искусственным родам: *Zonalapollenites Pflug*, *Tsugaepollenites Potonie* и *Tsugella Maljavkina* (Малаякина, 1949; Couper, 1958 и др.). Однако, по данным И.Сивака (Sivak, 1978), большинство мезозойских видов в действительности не являются тсугами.

Как показали исследования В.В.Зауер и Н.Д.Мчедlishvili (1966), род *Tsugaepollenites* является сборным. Под этим названием, помимо настоящих тсуг, определялись формы, принадлежащие другим таксонам. Так, например, широко

распространенная форма *Tsugaepollenites mesozoicus* Couper, описанная Р.Купером (Couper, 1958) из мезозойских отложений Великобритании, является сциадопитисом и должна именоваться *Sciadopitys mesozoicus* (Couper) Sauer et Mchedl.

Род *Tsugella* был выделен В.С.Малывкиной (1949). Она приводит описание и изображение 6 видов этого таксона из меловых отложений Западной Сибири и Среднего Урала (табл. I). К роду *Tsugella* были отнесены также пыльцевые зерна, найденные в меловых отложениях, развитых по рекам Колыма и Индигирка (Покровская, Стельмак, 1964).

Пыльцевые зерна из поздне меловых отложений советские палинологи относят к родам *Tsugella* Mal. и *Tsuga* Carr., представленного двумя формами: *Tsuga prima* Stelmak и *Tsuga* sp. Последняя является довольно частым компонентом палинокомплексов позднего мела. Все находки этого времени приурочены, главным образом, к Азиатскому континенту (рис. 2). В отложениях, развитых на Северо-Востоке СССР и по р. Колыме на долю тсуги приходится от 0,5 до 1%, а в средней части Западно-Сахалинских гор она образует уже 1,6–2,1% общего состава древесных пород (Покровская, Стельмак, 1960 и др.). В палеоценовых спектрах роль тсуги несколько возрастает и достигает 5,4%. Однако, в целом, в отложениях раннего палеогена пыльца этого рода попадает крайне редко (Фрадкина, 1985).

Гораздо чаще остатки тсуги встречаются в слоях эоцена. В отложениях этого времени пыльца *Tsuga* sp. отмечается почти по всей азиатской части СССР, от Урала до Японского моря (Покровская, Стельмак, 1960; Фрадкина, 1985 и др.). Были описаны также макроскопические остатки тсуги, определенные П.И. Дорофеевым (Кулькова, 1971).

В конце эоцена и в олигоцене общее содержание пыльцы тсуги в составе палинокомплексов увеличивается, достигая в некоторых районах до 20% (Болотникова, 1979). Разнообразнее становится и ее видовое содержание. Судя по данным различных исследователей (Покровская, 1956; Заклинская, 1957; Болотникова, 1979; Панова, 1979; Фрадкина, 1985 и др.), на территории Сибири, Средней Азии и Кавказа в различные отрезки палеогена и в начале миоцена существовало несколько видов тсут (табл. I, рис. 3).

В неогене на Азиатском континенте роль тсуги значительно возрастает (рис. 4). По данным различных исследователей (Белова, 1973; Фрадкина, 1976; Брутман, 1979 и др.), спорово-пыльцевые комплексы миоценовых отложений Западной Сибири, Якутии, Дальнего Востока, Байкальской рифтовой зоны, Сахалина, западного побережья Японского моря содержат до 40% пыльцы этого рода, отличающегося большим видовым разнообразием (табл. I).

В Северной Азии сокращение видового состава тсуги начинается с четвертичного времени (рис. 5, табл. I). В нижнелайсценных отложениях род представлен 1–2 видами. В палинокомплексах они образуют от 0,1 до 8%, а в отдельных местонахождениях до 20% (Голубева, Раевский, 1962; Волкова, 1971; Караулова, Назаренко, 1972; Белова, 1973 и др.).

В поздние отрезки плейстоцена тсуга полностью исчезает на большей части азиатского континента (рис. 6). Лишь единичные пыльцевые зерна встречаются в отложениях, соответствующих низам верхнего плейстоцена (Караулова, Назаренко, 1972).

Западнее Урала достоверные остатки тсуги отменяются с эоцена (табл. II, рис. 3). Пыльцевые зерна нескольких видов были описаны из эоценовых и олигоценых отложений Северо-Западного Предкавказья, Степного Крыма, Белоруссии, Украины и Прибалтики (Покровская, Стельмак, 1960; Манькин, 1966; Па-

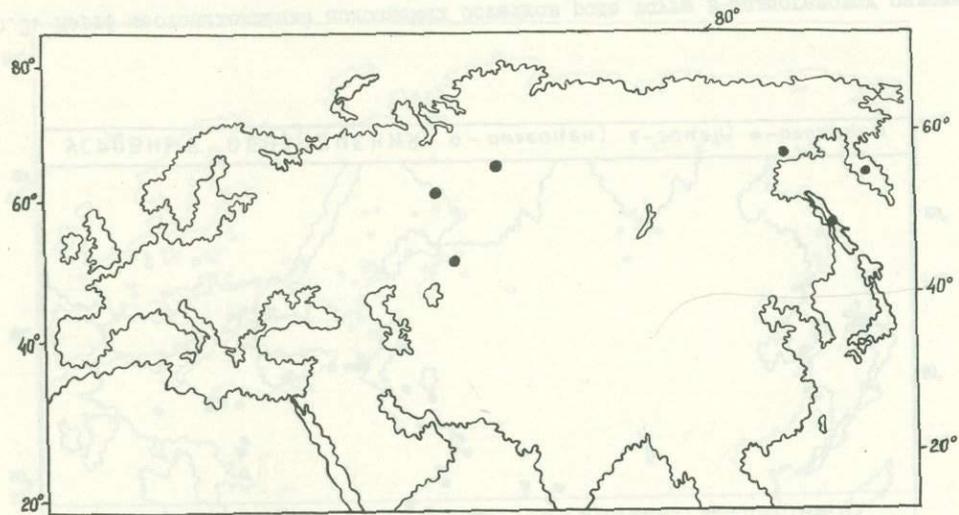


Рис.2. Карта местонахождений ископаемых остатков рода *тсуга* в меловых отложениях.

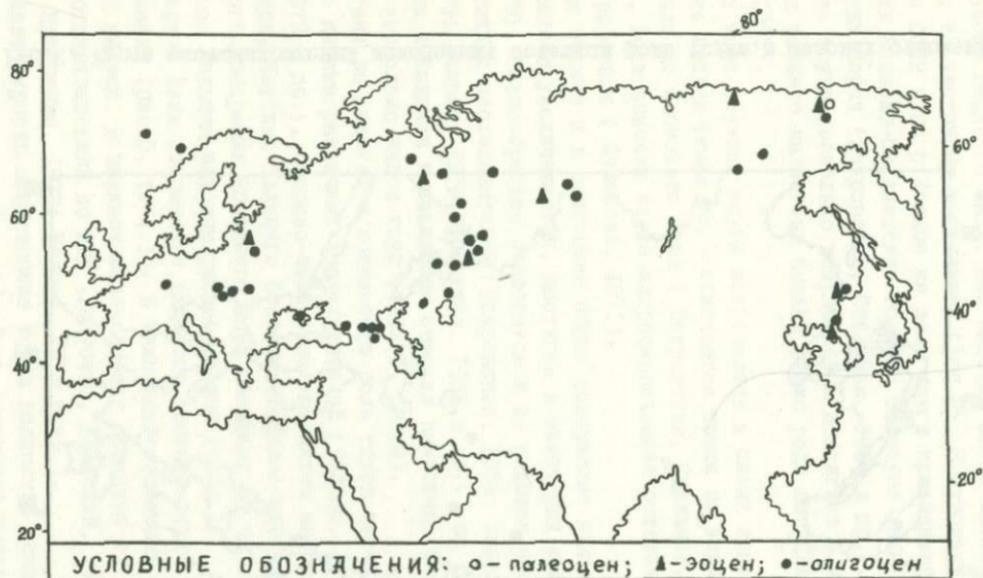


Рис.3. Карта местонахождений ископаемых остатков рода тсуга в палеогеновых отложениях.



Рис.4. Карта местонахождений ископаемых остатков рода *Тсуга* в неогеновых отложениях.

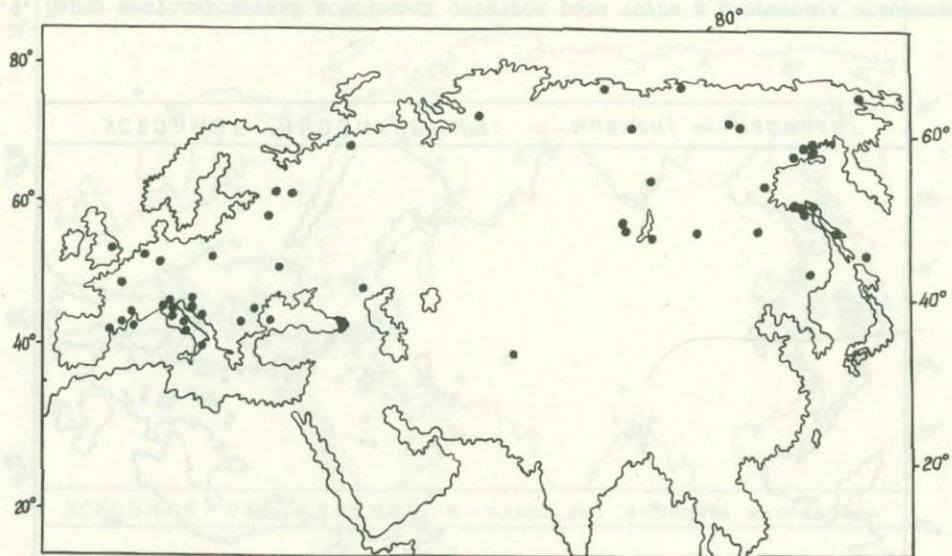


Рис.5. Карта местонахождений ископаемых остатков рода тсуга в нижнелейстоценовых отложениях.

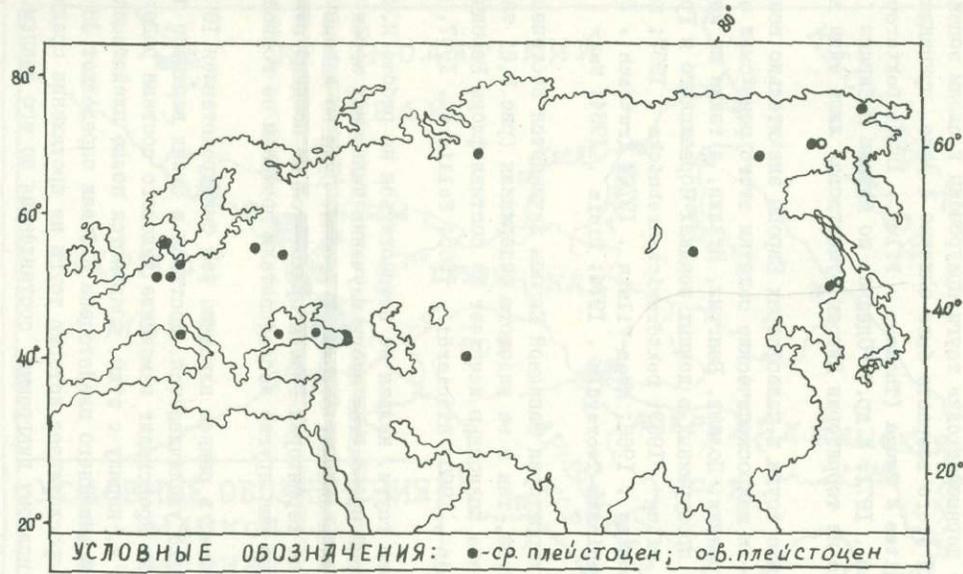


Рис. 6. Карта местонахождений ископаемых остатков рода тсуга в средне- и верхнеплейстоценовых отложениях.

нова, 1971 и др.).

На территории Европейской части СССР наивысшего расцвета тсуга достигает в неогене (рис.4, табл.П). Ее остатки встречаются на юге Русской Равнины, в Белоруссии, Молдавии, на Украине, в Закарпатье, Прикамье, в Башкирском Приуралье, в Крыму, Восточном Приазовье, в Северном Прикаспии (Дорофеев, 1955; Мчедlishvili, 1963; Ананова, 1974 и др.).

В четвертичных отложениях Восточной Европы содержание тсуги невелико (рис.5,6). В раннеплейстоценовых отложениях Южной Карелии, Архангельской области, междуречья Ловати и Куньи, Русской равнины и Украины отмечаются единичные пыльцевые зерна, принадлежащие в основном *Tsuga canadensis* (L.) Carr. (Ананова, 1965; Спиридонова, Малаховский, 1965 и др.).

В Западной Европе первые находки тсуги приурочены к слоям эопена (табл. III, рис.3). Из отложений этого возраста было описано 4 вида, принадлежащие 2 родам - *Zonalapollenites* и *Tsuga* (Thomson, Pflug, 1953; Doktorowicz-Hrebnička, 1957; Krutzsch, 1971; и др.). Однако, по мнению И.Сивака (Sivak, 1978), в позднем эопене на территории Европы существовал лишь один вид *Tsuga carrierei* Siv.

В неогене содержание тсуги в палеофлорах Европы значительно возрастает (рис.4, табл.III). Микро- и макроскопические остатки этого рода были описаны из миоцена Франции, Германии, Польши, Венгрии, Италии, а также из кернов глубоководных скважин, пробуренных в донных осадках Норвежского и Гренландского морей (Thomson, Pflug, 1953; Doktorowicz-Hrebnička, 1957; Zagwijn, 1960; Szafer, 1961; Sonntag, 1966; Meon-Vilain, 1970; Krutzsch, 1971; Sivak, 1973, 1978; Ziembińska-Tworzydło, 1974; Diniz, 1984; Nagy, 1985 и др.).

В плейстоцене на территории Западной Европы начинается постепенное сокращение как ареала тсуги, так и ее видового содержания (рис.5,6; табл.III). К концу этого времени она полностью исчезает из состава флоры Европы (Lona, Follieri, 1957; Zagwijn, 1960; Ricciardi, 1965; Follieri, 1967; Suc, 1973 и др.).

Проследивая историю тсуги, нельзя не остановиться на работе И.Сивака (Sivak, 1978), в которой приводятся итоги изучения пыльцевых зерен этого рода из мезозойских и кайнозойских отложений Европы. Судя по данным этого автора, расцвет тсуги на территории Европы приходится на поздний плиоцено-ранний плейстоцен, тогда как другие исследователи временем ее господства считают миоцен (рис.8).

Как отмечает И.Сивак, в раннем плиоцене род был представлен 19 видами, число которых затем резко увеличивается, достигая в слоях верхнего плиоцена 57. В начале плейстоцена происходит изменение видового состава рода: исчезают плиоценовые формы и, наряду с этим, появляются новые плейстоценовые виды. Всего из комплексов нижнего плейстоцена И.Сивак определяет 48 видов. К сожалению, автор не проследивает историю тсуги на протяжении среднего и позднего плейстоцена, поэтому диаграмма, составленная по его данным, имеет незаконченный вид (рис.8).

История рода тсуга на Кавказе прослеживается с олигоцена (рис.7). Макростатки и пыльцевые зерна *Tsuga* sp. отмечаются в олигоценовых, миоценовых и плиоценовых отложениях Северного Кавказа, Предкавказья, Краснодарского края, Армении и Азербайджана (Гладкова, 1953; Дорофеев, 1964; Манукян, 1973 и др.).

Вне современного ареала тсуги, на всем континенте Евразии одной из об



Рис.7. Карта местонахождений ископаемых остатков рода тсуга на Кавказе.

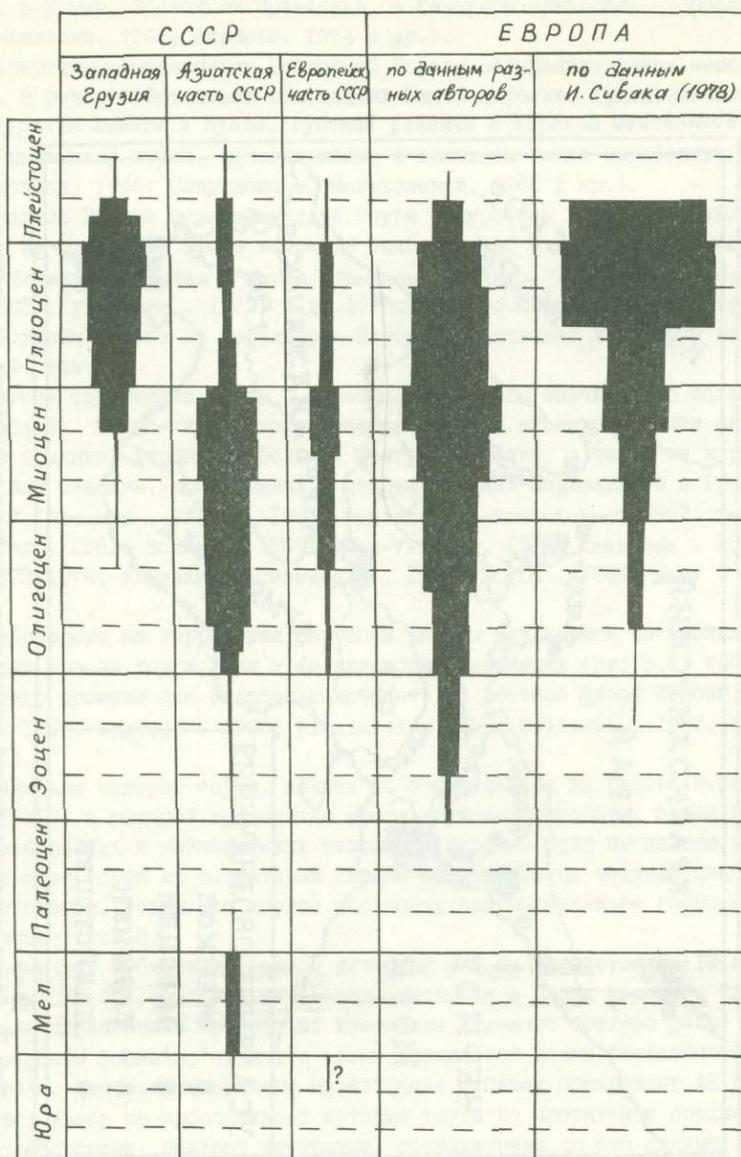


Рис.8. Геохронологическое распространение представителей родов *Zonalapollenites*, *Tsugaepollenites*, *Tsugella* и *Tsuga*.

ластей, где в конце плиоцена и в начале плейстоцена род достигает наивысшего расцвета, является Западная Грузия (рис.7, табл.IV).

Первая находка тсуги на территории Грузии датируется палеогеном. В спорово-пыльцевых комплексах олигоцен-нижнемиоценовых отложений Джгальского района отмечается 0,3% пыльцы *Tsuga* sp. (Галочка, 1960). В палинологических спектрах среднего миоцена и сармата этот таксон едва достигает 0,5% (П.А. Мchedlishvili, Н.Д. Мchedlishvili, 1954; Рамишвили, 1982).

После сармата процентное содержание тсуги заметно возрастает. Более разнообразным становится и систематическое содержание рода (Пурцеладзе, 1977; Мchedlishvili, 1984). В спорово-пыльцевых комплексах раннего плиоцена (понт) на долю тсуги приходится от 10% и более. Число видов этого рода достигает 8 (Рамишвили, 1969; Мchedlishvili, 1984).

На протяжении киммерия, куяльника и гурья роль тсуги в составе ценозов неизменно возрастает. Увеличивается и число видов, количество которых в позднем плиоцене достигает 14 (Колаковский, 1952; Чочиева, 1965, 1975; Шатилова, 1984; Мchedlishvili, 1984). Наряду с видами, имевшими в третичное время широкое распространение на территории Евразии (*Tsuga europaea* (Menz.) Szaf., *Tsuga diversifolia* (Maxim.) Mast., *Tsuga canadensis* (L.) Carr., *Tsuga pattoniana* Engelm., *Tsuga aculeata* Anan.), выделяются формы, уже в неогене обладавшие узким ареалом (*Tsuga patens* Downie, *Tsuga yunnanensis* (Franch.) Mast., *Tsuga blaringhemii* Flous, *Tsuga inordinata* Mched., *Tsuga korenevae* Mched., *Tsuga schatilovae* Mched., *Tsuga meierii* Mched., *Tsuga tortuosa* Mched., *Tsuga sivakii* Mched.).

Доминирование тсуги продолжается и в ранней чауде. В это время она является одним из эдификаторов хвойных лесов, образуя почти половину общего состава древесных растений. Перелом в развитии тсуги наступает после ранней чауды, когда она с позиции доминанты переходит на положение подчиненного компонента ценозов. Одновременно происходит обеднение видового состава рода; из 14 видов лишь 5 отмечаются во флоре поздней чауды. В древнем эвксине тсуга уже не восстанавливает своего доминирующего положения. Постепенно сокращая свой ареал, она к концу плейстоцена полностью исчезает из состава флоры Западной Грузии (Шатилова, 1974; Чочиева, Мамапашвили, 1976, 1977; Шатилова, Мchedlishvili, 1980; Мchedlishvili, 1984).

Из приведенного материала видно, что первые находки ископаемых остатков тсуги приурочены к Азии. Здесь уже из меловых отложений известно около 7 видов, число которых в течение палеогена возрастает до 10 (табл.I). Расцвет рода наступает в миоцене и продолжается в раннем плиоцене. В дальнейшем происходит сокращение роли тсуги и ее вымирание на большей части азиатского континента.

В Европе существование тсуги в мезозое ставится под сомнение и достоверными признаются лишь эоценовые находки пыльцевых зерен. Весь неоген соответствует периоду расцвета этого рода. На границе миоцена и плиоцена исчезают некоторые древние формы и возникают виды, характерные для позднего кайнозоя. Поэтому в неогене на территории европейского континента одновременно существует около 15-16 таксонов, число которых в плейстоцене постепенно сокращается и к концу этого времени тсуга полностью вымирает (табл. II, III).

Несколько позднее, чем в Европе, начинается господство тсуги на территории Западной Грузии. Вероятно, это было связано с отсутствием здесь в ранние отрезки неогена биотопов, соответствующих ее экологическим свойствам. Лишь после сармата, в течение которого на Кавказе имеют место крупные ортогенетические движения, возникают условия, благоприятные для развития тсуги.

Тем не менее, в раннем плиоцене она продолжает оставаться подчиненным компонентом ценозов. Лишь к концу неогена начинается расцвет рода. В позднем плиоцене и в первой половине раннего плейстоцена тсуга является строителем почти чистых древостоев, обладающих в то время наибольшим ареалом. Несмотря на это, к концу плейстоцена тсуга полностью исчезает из состава флоры Западной Грузии, как и на всем континенте Евразии, исключая области ее современного распространения.

Таким образом, анализ палеоботанического материала показал, что в различных частях Евразии развитие тсуги протекало по-разному. Моменты появления таксона в геологической летописи и становления как доминанта фитоценозов, а также периоды деградации и полного вымирания не были синхронны в отдельных областях континента. Тем не менее, на протяжении всей истории тсуги можно выделить несколько крупных отрезков, соответствующих основным этапам ее развития.

Мезозой и палеоген – время становления рода, формирования видов и расширения географического ареала. Можно предполагать, что миграция шла с востока на запад, так как первые достоверные остатки тсуги приурочены к меловым отложениям Азии. В Европе род отмечается с эоцена и лишь в олигоцене – на территории Кавказа.

Миоцен и ранний плиоцен соответствуют пышному расцвету тсуги почти по всей территории Евразии, за исключением Западной Грузии. Здесь в течение первой половины неогена она продолжает оставаться подчиненным компонентом ценозов, бедной в систематическом отношении. Прогрессивное развитие тсуги начинается в Западной Грузии лишь после сармата.

Как в Азии, так и в Европе уменьшение роли тсуги в составе фитоценозов отмечается между поздним плиоценом и ранним плейстоценом. Лишь в некоторых областях она продолжает оставаться доминантом растительных сообществ. Одной из таких областей была Западная Грузия, где тсуга именно в это время достигла наивысшего расцвета как в ценотическом, так и в систематическом отношении.

После раннего плейстоцена начинается повсеместное сокращение ареала тсуги и ее видового содержания. Темпы этого процесса не были одинаковыми и зависели от целого ряда биотических и абиотических факторов. Тем не менее, к концу плейстоцена происходит полное исчезновение рода на большей части Евразии и формирование его современного ареала.

Для отдельных регионов приводим таблицы стратиграфического распространения видов тсуги, определенных по макро- и микроскопическим остаткам.

Таблица I

Стратиграфическое распространение отдельных видов тсуг на территории азиатской части СССР

Наименование видов	Мезозой		Палеоген			Неоген		Четвертичные отложения		
	Кра	Мел	Палео-цен	Эоцен	Олигоцен	Миоцен	Плиоцен	Плейстоцен		
								нижн	сред	верх
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Tsuga cf. acicularia</i> Kupr.					р					
<i>Tsuga aculeata</i> Anan.						р				
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.					р	р	р	р		
<i>Tsuga canadensiformis</i> Kuprian.					р					

I	2	3	4	5	6	7	8	9	IO	II
<i>Tsuga crispa</i> Zakl.				p	p	p				
<i>Tsuga diversifolia</i> (Max.) Mast.					p	p		p		
<i>Tsuga aff. diversifolia</i> (Max.) Mast.						p				
<i>Tsuga glabra</i> Kuprian.						p				
<i>Tsuga cf. glabra</i> Kuprian.						p				
<i>Tsuga aff. longibracteata</i> Cheng.							m			
<i>Tsuga macroserrata</i> (Wolff.) Anan.					p	p				
<i>Tsuga minuta</i> Vask.								m		
<i>Tsuga parva</i> Brutm.					p	p				
<i>Tsuga aff. patens</i> Downie							p			
<i>Tsuga prima</i> Stelm.		p								
<i>Tsuga saueriae</i> Brutm.					p	p				
<i>Tsuga sieboldii</i> Carr.							p			
<i>Tsuga cf. sieboldii</i> Carr.							p			
<i>Tsuga sieboldiana</i> Ueno							p			
<i>Tsuga torulosa</i> Zakl.					p	p		p		
<i>Tsuga og. torulosa</i> Zakl.					p					
<i>Tsuga aff. yunnanensis</i> (Franch.) Mast.							p			
<i>Tsuga sp.</i>		p	p	p	p	p	p	p	p	p
<i>Tsugaepollenites sp.</i>	p									
<i>Tsugella amoebina</i> Mal.		p								
<i>Tsugella cinctella</i> Mal.		p								
<i>Tsugella latimarginella</i> Mal.		p								
<i>Tsugella obliqua</i> Nal.		p								
<i>Tsugella pattelaeformis</i> Mal.		p								
<i>Tsugella relativa</i> Mal,		p								
<i>Tsugella sp.</i>		p								

Таблица II

Стратиграфическое распространение отдельных видов тсуг
на территории европейской части СССР

Наименование видов	Мезозой		Палеоген			Неоген		Четвертичные отложения		
	Юра	Мел	Палео- цен	Эоцен	Олиго- цен	Миоцен	Плиоцен	Плейстоцен		
								Ниж.	ср.	верх
I	2	3	4	5	6	7	8	9	IO	II
<i>Tsuga aculeata</i> Anan.						p				
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.						p	p			
<i>Tsuga cf. canadensis</i> (L.) Carr.					p	p	p			
<i>Tsuga aff. canadensis</i> (L.) Carr.					p	p				
<i>Tsuga cf. diversifolia</i> (Max.) Mast.						p	p			

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Tsuga aff. diversifolia</i> (Max.) Mast.					p	p				
<i>Tsuga ignicula</i> (R.Pot.) Anan.						p				
<i>Tsuga macroserrata</i> (Wolff.) Anan.						p				
<i>Tsuga sieboldiiformis</i> Anan.						p				
<i>Tsuga torulosa</i> Zakl.							p			
<i>Tsuga</i> sp.				p	p	p	p	p	p	
<i>Zonalepollenites</i> ?	p									

Таблица III

Стратиграфическое распространение отдельных видов тсуг на территории Европы (исключая данные И. Сивака, 1978)

Наименование видов	Эо-цен	Олиго-цен	Мио-цен	Плио-цен	Плейстоцен		
					ниж.	сред.	верх.
I	2	3	4	5	6	7	8
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.			p		p		
<i>Tsuga typ canadensis</i> (L.) Carr.	p		p	p	p		
<i>Tsuga typ canadensis</i> Rudolph forma optata			p				
<i>Tsuga caroliniana</i> Engelm. foss.				m	m		
<i>Tsuga diversifolia</i> (Max.) Mast.			p		p		
<i>Tsuga typ diversifolia</i> (Max.) Mast.	p		p	p	p		
<i>Tsuga typ diversifolia</i> Rudolph forma flexiloqua			p				
<i>Tsuga europaea</i> (Menz.) Szaf.				m	m		
<i>Tsuga cf. europaea</i> (Menz.) Szaf.			m				
<i>Tsuga forrestii</i> Downie				p			
<i>Tsuga heterophylla</i> (Rafin.) Sarg.			p				
<i>Tsuga krempii</i> Diniz				p			
<i>Tsuga patens</i> Downie				p			
<i>Tsuga pattoniana</i> Engelm.			p				
<i>Tsuga worthii</i> Diniz				p			
<i>Tsuga</i> sp.		p	p	p	p	p	
<i>Tsugaepollenites igniculus</i> R.Pot.			p	p			
<i>Tsugaepollenites igniculus</i> forma maximus Raatz			p				
<i>Tsugaepollenites macroserratus</i> (Wodeh.) Pot.			p	p			
<i>Tsugaepollenites viridifluminipites</i> (Wodeh.) Pot.			p				
<i>Tsugaepollenites</i> sp.			p	p			
<i>Zonalapollenites azonalis</i> Kr.			p	p			
<i>Zonalapollenites gracilis</i> Kr.		p	p	p			
<i>Zonalapollenites helenensis</i> Kr.			p	p			
<i>Zonalapollenites igniculus</i> (R.Pot.) Th. et Pf.	p	p	p	p			

I	2	3	4	5	6	7	8
Zonalapollenites cf.igniculus (R.Pot.) Th.et Pf.			p				
Zonalapollenites igniculus igniculus R. Pot.			p				
Zonalapollenites igniculus major Rudolph			p				
Zonalapollenites maximus (Raatz) Kr.	p	p	p	p			
Zonalapollenites minimus Kr.			p	p	p		
Zonalapollenites minispinus Kr.			p				
Zonalapollenites multispinus Kr.			p	p			
Zonalapollenites neogenicus Kr.		p	p	p			
Zonalapollenites pliocaenicus Kr.				p			
Zonalapollenites robustus Kr.		p	p	p			
Zonalapollenites rueterbergensis Kr.			p	p			
Zonalapollenites spectabilis (Dokt.-Hreb.) Ziemb.-Tw.		p					
Zonalapollenites spinosus (Dokt.-Hreb.) Ziemb.-Tw.		p					
Zonalapollenites spinulosus Kr.		p	p	p			
Zonalapollenites verrucatus Kr.		p	p	p			
Zonalapollenites verruspinus Kr.			p	p			
Zonalapollenites sp.A		p	p?				
Zonalapollenites sp.B				p			

Таблица IV

Стратиграфическое распространение отдельных видов тсуг
на территории Западной Грузии

Наименование видов	Олиго- цен	Мио- цен	Плио- цен	Плейстоцен		
				нижн.	сред.	верх.
Tsuga aculeata Anan.			p	p		
Tsuga aff.blaringhemi Flous			p	p		
Tsuga canadensis (L.) Carr.		p	p	p		
Tsuga cf.canadensis (L.) Carr.				m		
Tsuga diversifolia (Max.) Mast.		p	p	p	p	
Tsuga europaea (Menz.) Szaf.				m		
Tsuga inordinata Mched.			p	p		
Tsuga korenevae Mched.			p	p		
Tsuga meierii Mched.		p	p	p		
Tsuga patens Downie		p	p	p		
Tsuga pattoniana Engelm.			p			
Tsuga schatilovae Mched.		p	p	p	p	
Tsuga aff.sieboldii Carr.			p	p		
Tsuga sivaxii Mched.			p	p		
Tsuga tortuosa Mched.			p	p		
Tsuga aff.yunnanensis (Franch.) Mast.			p	p		
Tsuga sp.	p	p	p	pm	p	

SUMMARY

The analysis of the palaeobotanical materials shows that the development of the genus *Tsuga* in separate parts of Eurasia proceeded in the different way. The moment of appearance of this taxon in geological chronology, the time of its formation as a dominant of coenosis and the periods of degradation and full extinction were not synchronous on the territory of the whole continent. Nevertheless during the history of *Tsuga* some large stages of development can be distinguished.

The period of Mesozoic and Palaeogene was a time of formation and expansion of the genus. We can think that the migration proceeded from East to West as the first true remains of *Tsuga* are connected with the Cretaceous deposits of Asia. In the Europe the genus appeared in Eocene only in Oligocene it appeared on the territory of Caucasus.

The Miocene and Early Pliocene were the periods of flourishing of *Tsuga* on the whole territory of Eurasia except Western Georgia. Here in the first part of the Neogene this genus occupied the position of a subordinate component of the coenosis. At the same time the systematic diversity of *Tsuga* was poor. Its progressive development in Western Georgia began only after the Sarmatian.

Both in Europe and in Asia the decrease of the role of *Tsuga* in the composition of phytocoenosis is noted between Late Pliocene and Early Pleistocene. Only in some regions it still preserved a dominating position in the vegetation communities. One of such region was Western Georgia, where during the Late Pliocene and Early Pleistocene *Tsuga* reached its highest development stage both from the coenotic and systematic point of view.

After the Early Pleistocene everywhere began the reduction of the area of *Tsuga* as well as its specific diversity. The rate of this process was not the same in different parts of Eurasia and it was depended on many biotic and abiotic factors. Nevertheless to the end of the Pleistocene *Tsuga* disappeared on the most part of the continent and the recent area of the genus was formed.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананова Е.Н. 1965. Раннеакчагыльская флора Юски-Текермень. В сб.: Проблемы палеогеографии, Ленинград, с.7-57.
- Ананова Е.Н. 1974. Пыльца в неогеновых отложениях юга Русской равнины. Ленинград, 196 с.
- Белова В.А. 1973. Природные условия котловин Байкальской рифтовой зоны в позднем кайнозое. В сб.: Палинология плейстоцена и плиоцена, с.184-187.
- Болотникова М.Д. 1979. Спорово-пыльцевые комплексы третичных отложений западного побережья Японского моря. Изд.Наука, М., 193 с.
- Брутман Н.Я. 1979. Палиностратиграфическая зональность и пыльца рода *Tsuga* в неогеновых разрезах Сахалина. Страт.и палеобиогеогр.кайнозоя Тихоок.кольца. Тез.докл.ХIV Тихоок.Конгресса, Хабаровск. М.,с.32.
- Вальтер Г. 1974. Растительность Земного шара. М., "Прогресс", т.II, 422 с.

- Волкова В.С. 1971. Верхнемиоценовые и нижнечетвертичные отложения юга Зап. Сибири. В сб. Кайнозойск. флоры Сибири по палинол. данным. М., с. 61-93.
- Гладкова А.Н. 1953. Флора майкопских отложений Сев. Кавказа по данным спорово-пыльцевого анализа. Палеобот. сборник. Тр. ВНИГРИ, в. 75, с. 161-189.
- Голубева Л.В., Раевский Э.И. Антропоген Тункинских впадин. Тр. комиссии по изуч. четвертич. периода, вып. XIX, изд. АН СССР, М., 1962.
- Дорофеев П.И. 1955. Мэотическая флора из окрестностей г. Одессы. Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. I, вып. П.
- Дорофеев П.И. 1964. Сарматская флора Апшеронска. ДАН СССР, т. 156, № 1.
- Заклинская Е.Д. 1957. Стратиграфическое значение пыльцы голосеменных кайнозойских отложений Павлодарского Прииртышья и Северного Приаралья. Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 6, с. 1-220.
- Зауер В.В., Мchedlishvili Н.Д. 1966. К истории рода *Sciadopitys Siebold. et Zuccarini*. В кн.: К методике палеопалинологических исследований. Л., с. 196-213.
- Караулова А.П., Назаренко Е.М. 1972. К характеристике климата Приморья в антропогене по данным сп.-п. анализа. В сб. Пробл. изуч. четв. периода. М., с. 388-392.
- Колаковский А.А. 1952. Плиоц. флора Сухуми. Тр. Сухум. Бот. сада, вып. УП, с. 83-129.
- Кулькова И.А. 1971. Эоценовая флора Яно-Индибирской низменности и сопоставление ее с одновозрастными флорами других территорий сев. полушария. В сб. Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. М., "Наука", с.
- Куприянова Л.А. 1962. Пыльца и споры лигнитовых глин озера Смолино. Матер. по изуч. флоры и растит. Урала. Тр. ин-та биологии АН СССР, Уральск. фил. Свердловск, вып. 28, с. 81-99.
- Малявкина В.С. 1949. Руководство для определения спор и пыльцы. Юра - Мел. Тр. ВНИГРИ, Л., № 33, 138 с.
- Манькин С.С. 1966. Пыльца верхнеолигоценовых и неогеновых отложений Белоруссии и ее стратиграфическое значение. В кн.: Палеонтология и стратиграфия БССР, Минск, с. 144-263.
- Манукян Л.К. 1977. Миоценовая флора и растительность Октемберянского прогиба по палинологическим данным. Биол. ж. Армении АН Арм. ССР, т. XXX, № 12.
- Мchedlishvili Н.Д. 1963. Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа. Тбилиси, 196 с.
- Мchedlishvili Н.Ш. 1984. Род *Tsuga Carr.* в плиоцене и плейстоцене Западной Грузии. "Мецниереба", Тбилиси, 75 с.
- Мchedlishvili П.А., Мchedlishvili Н.Д. 1954. Спорово-пыльцевые комплексы верхнеплиоценовых отложений Картлийской депрессии. Тр. Сектора палеобиол. АН СССР, т. П, с. 77-87.
- Панова Л.А. 1971. Олигоцен Западно-Сибирской низменности. В сб.: Кайнозойские флоры Сибири по палинологическим данным. М., с. 40-50.
- Покровская И.М. 1956. Атлас олигоценовых спорово-пыльцевых комплексов различных районов СССР. Матер. ВСЕГЕИ, нов. сер., вып. 16, Палеонтология и стратиграфия. М.
- Покровская И.М., Стельмак Н.К. 1960. Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР.

- Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., т. 30, Л., 565 с.
- Покровская И.М., Стельмак Н.К. 1964. Атлас нижнемеловых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., т. 124, М., 552 с.
- Пурцеладзе Х.Н. 1977. Палинологическая характеристика эоценовых отложений Западной Грузии. В сб. Палин. исследов. в Грузии. "Мецниереба", Тбилиси, с. 78-93.
- Рамишвили И.Ш. 1969. Понтийская флора Западной Грузии по данным палинологического анализа. "Мецниереба", Тбилиси, 132 с.
- Рамишвили И.Ш. 1982. Среднемиоценовая флора Грузии по палинологическим данным. "Мецниереба", Тбилиси, 121 с.
- Спиридонова Е.А., Малаховский Д.Б. 1965. О находке лихвинских межледниковых отложений в бассейне верхнего течения р. Ловати. В сб.: Проблемы палеогеограф. Л.
- Толмачев А.И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.
- Фрадкина А.Ф. 1976. Палинологическая характеристика отложений Мамонтовой Горы. В кн.: Миоцен Мамонтовой Горы. М. "Наука", с. 195-233.
- Фрадкина А.Ф. 1985. Палеоген и неоген низовьев р. Колымы по палинологическим данным. В сб. Палиностратиграфия мезозоя и кайнозоя Сибири. Тр. Ин-та геологии и геофизики, вып. 620, Новосибирск, с. 52-65.
- Чочиева К.И. 1965. Флора и растительность чаудинского горизонта Грузии. Тбилиси, 149 с.
- Чочиева К.И., Мамадашвили Н.С. 1976. Узунларская флора Цхалтминда (Западная Грузия). Сообщ. АН ГССР, т. 82, № 3, с. 741-744.
- Чочиева К.И., Мамадашвили Н.С. 1977. Данные спорово-пыльцевого анализа о древнеэвксинской флоре Грузии (Западная Грузия). ДАН СССР, т. 235, № 5, с. 1148-1151.
- Шатилова И.И. 1974. Палинологическое обоснование геохронологии верхнего плиоцена и плейстоцена Западной Грузии. Тбилиси, 191 с.
- Шатилова И.И. 1984. История развития позднеплиоценовой растительности Западной Грузии. Тбилиси, 57 с.
- Шатилова И.И., Мchedlishvili Н.Ш. 1980. Палинологические комплексы чаудинских отложений Западной Грузии и их стратиграфическое значение. Тбилиси, 97 с.
- Couper R.A. 1958. British Mesozoic microspores and pollen grains. A systematic and stratigraphic study. Palaeontographica, Bd 103, Abt. B, Stuttgart, s. 75-179.
- Diniz F. 1984. Apports de la palynologie a la connaissance du Pliocene Portugals Rio Maior: un bassin de reference pour l'histoire de la flore, de la vegetation et du climat de la Facade Atlantique de L'Europe Meridionale. Univ. Scien. et techniq. du Languedoc. p. 230.
- Doktorowicz-Hrebniacka J. 1957. Wzorcowe spectra pyłkowe pliocenskich osadów weglonośnych. Inst. Geol. Prace, t. 15, s. 87-137.
- Follieri M. 1967. Vegetational features of some Mindel-Riss and Riss-Würm deposits in Italy and remaining Europe. Review Palaeobot. Palynol., 2, s. 261-266.
- Krutzsch W. 1971. Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen und Pollen-sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas. Fischer edil. Jena, VI, 234 p.
- Lona F., Follieri M. 1957. Successione pollinica della serie superiore

(Günz-Mindel) di Leffe (Bergamo). Verhandl. de vierten Internat. Tagung der Quartärbotaniker, Heft 34.

- Meon-Vilain H. 1970. Palynologie des Formations Miocenes Superieures et Pliocenes du bassin du Rhone (France). Docum.Lab. Géolo.Fac.Sci., Lyon, n 38.
- Nagy E. 1985. Sporomorphs of the Neogene of Hungary. Geol.Hungarica, ser. Palaeont., Inst.Geol.Hung., Fasc.47, p.471.
- Ricciardi E. 1965. Analisi polliniche di una serie stratigrafica dei sedimenti lacustri del pliocene inferiore nel Bacino di Leonessa (Rieti-Italia Centrale). Giorn.Bot.Italiano, v.72.
- Sivak J. 1973. Observations nouvelles sur les grains de pollen de Tsuga. Pollen et Spores, vol.XY, N 3-4, p.397-457.
- Sivak J. 1978. Historie du genre Tsuga en Europe d'après l'étude des grains de pollen actuels et fossiles. Paleobot.cont., 9, N 1, 257 p.
- Sonntag E. 1966. Mikrobotanische (palynologische) Untersuchungen an 2. Niederlausitzer Flözhorizont. Geologie, Nr.54, Berlin, Jahr.15, s.1-141.
- Suc J.-P. 1973. Etude palynologique des Marnes de Celleneuve (Pleistocene Inferieur). Herault Bull.de l'Assoc.franciais de pour l'étude du Quaternaire, I, p.13-24.
- Szafer W. 1961. Miocenska flora ze Starych Gliwic na Slasku. Inst.Geolog., XXXIII, 205 s.
- Thomson P.W., Pflig H. 1953. Pollen und Sporen des Mitteleuropäischen Terziärs. Palaeontographica, Bd,94, Abt.B, L.1-4.
- Zagwijn W.H. 1960. Aspects of the Pliocene and Early Pleistocene vegetation in the Netherlands. Mededeling.Geolog.Stichting, serie C-III-I, N 5.
- Ziembinska-Tworzydło M. 1974. Palynological characteristics of the Neogene of Western Poland. Acta Palaeontol.Polonica, vol.XIX, N 3, p.432.

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ МЭОТИЧЕСКИХ ФОРАМИНИФЕР
ЧЕРНОМОРСКО-КАСПИЙСКОЙ ОБЛАСТИ

О происхождении мэотической фауны в литературе существуют два мнения. Одно из них высказал Н.И.Андрусов (1890, 1906), согласно которому между сарматской и мэотической фаунами существует преемственная связь. Другого мнения придерживался Л.Ш.Давиташвили (1931, 1937), который отрицал наличие такой связи и считал, что мэотическая фауна состоит из пришельцев, вторгнувшихся в Черноморско-Каспийский бассейн из полносоленого моря. Подробно изучали этот вопрос впоследствии и другие исследователи (Жилле, 1961; Невеская, 1969; Моташ и Маринеску, 1971; Ильина, 1972, 1980; Рощка, 1973; Бадзошвили, 1975, 1979, 1986; Ильина и др., 1976; Стеванович и Ильина, 1982; Папаианопол, 1982 и некоторые другие) на основании анализа моллюсковой фауны. Подавляющее большинство разделило точку зрения Л.Ш.Давиташвили.

Вопроса о генезисе мэотических фораминифер первым коснулся А.К.Богданович (1948, 1965). По его наблюдениям, основную массу мэотических фораминифер составляют пришельцы из средиземноморья, проникшие в Эвксино-Каспийскую область в начале мэотического века. В работе, посвященной мэотическим миллиолидам, А.К.Богданович (1969) выделяет пять генетических групп миллиолид: I группа, самая малочисленная (всего 3 вида), состоит из конкско-сарматских элементов мэотической фауны (древние аутохтоны). II и III группы представлены иммигрантами, вселившимися в мэотическое время в Эвксино-Каспий из соприкасающихся полносоленых морей. При этом, представители II группы, не претерпевшие заметных изменений во время миграции, названы неизменившимися (консервативными) иммигрантами, а представители III группы, несколько отклонившиеся в своем развитии от исходных средиземноморских форм, — изменившимися (эволютивными) иммигрантами. IV группу составляют те формы, которые настолько изменены по сравнению с их средиземноморскими сородичами, что образуют самостоятельные виды и названы автором новыми аутохтонами (в понимании Андрусова, 1891). Последняя V группа объединяет виды, возникшие из мэотических представителей предшествующих групп и именуются их дериватами.

Суммируя вышеизложенное, автор приходит к выводу, что подавляющее большинство миллиолид "обязано своим происхождением средиземноморским иммигрантам и всего лишь три их представителя могут быть отнесены к домэотическим обитателям Эвксино-Каспия, т.е. к древним аутохтонам" (с.74). Это: *Quinqueloculina aff.guriana* (O.Djan.), *Wiesnerella ex gr.plana* Bobd., *Articulina stelligera* Didk.

Кроме указанных видов миллиолид в мэотисе, по мнению Богдановича (1965), присутствует несколько других видов сарматского происхождения: "*Strebilus beccarii* (L.) и *Elphidium macellum* (F.et M.)", широко распространенные по всему миоцену, и обычная для сармата группа *Protelphidium martkobi* (Bogd.)-*P.subgranosus* (Egger)" (с.841).

Почти аналогичное мнение о происхождении мэотической микрофауны (фораминиферы, остракоды) высказала Л.И.Попхадзе (1978), выделившая следующие группы:

а) фораминиферы, перешедшие из сармата (*Quinqueloculina ex gr.consoarina* (d'Orb.), *Nonion bogdanowiczi* Vol., *Protelphidium martkobi* (Bogd.), *Elphidium macellum* (F.et M.), *Ammonia ex gr.beccarii* (L.).

б) фораминиферы средиземноморские, появление которых обусловлено вос-

становлением связи в начале мэотического века с полносолёным бассейном (*Quinqueloculina gracilis* Karrer, *Q. aff. vermicularis* Karrer, *Q. consobrina* (d'Orb.), *Miliolinella ex gr. circularis* (Born.).

в) исключительно мэотические формы, широко распространенные во всей области развития мэотических отложений на Кавказе (*Quinqueloculina seminulum* Maestlса (Gerke), *Q. pseudocuneata* (Gerke), *Q. bogatschovi* Bogd.

г) эндемичные виды, приуроченные только к мэотическим отложениям Колхидского залива (*Quinqueloculina disparilis galidzgensis* Bogd., *Q. iberiae* Bogd., *Q. kvezanensis* Popch., *Hauerina iljinae* Bogd., *H. tselidzei* Popch., *Miliolinella majuscula* Popch., *Ammonia beccarii bichvintensis* Popch.

д) весьма немногочисленные фораминиферы, выдерживающие резкие колебания солености и температуры, не испытывающие при этом существенных изменений и продолжающие свое существование в понтическое время (*Quinqueloculina seminulum* (L.), *Q. ex gr. consobrina* (d'Orb.), *Ammonia ex gr. beccarii* (L.), *Elphidium macellum* (F. et M.).

Следовательно, А.К. Богданович и Л.И. Попхадзе разделяют мнение Л.Ш. Давиташвили о средиземноморском происхождении мэотической фауны в целом, за исключением малочисленной группы видов, которые, по их мнению, смогли выжить в условиях сильного опреснения вод в позднем сармате и продолжали существовать в мэотическом бассейне. Эта группа состоит из самых выносливых, эвригалинных видов, выдерживающих колебания солености и пользующихся большим географическим и стратиграфическим распространением.

Анализ палеонтологического материала показал, что в пользу мнения о средиземноморском происхождении мэотических фораминифер фактов более чем достаточно, но при этом следует обратить внимание на некоторые важные, на наш взгляд, моменты истории развития мэотических фораминифер.

Как известно, в неогеновое время в Черноморско-Каспийском бассейне несколько раз происходила смена фауны, вызванная установлением периодических связей того или иного бассейна с полносолёным водоемом. Хотя эта связь и не была, по-видимому, всегда стабильной, длительной и непосредственной, но тем не менее она все же влияла на формирование фаун и их дальнейшее развитие. Примером таких обновленных фаун являются комплексы аквитанского, тарханского, варненского, сартаганского, мэотического, и, по-видимому, акчагыльского времен. Именно в начале этих веков восстанавливались связи Черноморско-Каспийского бассейна с нормально-морским водоемом, обусловившие миграцию морских обитателей. В каждом конкретном случае важное значение имели характер, продолжительность и место установления этих связей.

Мэотическая фауна фораминифер среди ранее существующих фаун наиболее сходство имеет с раннеконкской (сартаганской) фауной. Сравнение этих комплексов показало, что существует определенное сходство в их систематическом составе. Многие средиземноморские роды, характерные для сартагана, встречаются и в раннем мэотисе, а для ряда общих видов наблюдаются незначительные отличия некоторых наиболее важных морфологических признаков (группа II и III Богдановича или группа "б" Попхадзе).

Для конкского (сартаганского) и мэотического бассейнов юга СССР общими являются роды: *Cyclogyga*, *Hauerina*, *Quinqueloculina*, *Triloculina*, *Spiroloculina*, *Sigmoilina*, *Pyrgo*, *Flintina*, *Nodobaculariella*, *Wiesnerella*, *Articulina*, *Spirolina*, *Dendritina*, *Fissurina*, *Discorbis*, *Cibicides*, *Nonion*, *Florilus*, *Protelphidium*, *Ammonia*, *Elphidium*, *Neobulimina*, *Virgulina*, *Bolivina*, *Nubecularia*.

В конкском бассейне (Богданович, 1965; Крашенников, 1959; Джанелидзе, 1970, 1985) кроме указанных выше родов обнаружены также представители:

Ammodiscus, *Cristellaria*, *Textularia*, *Nodosaria*, *Lagena*, *Sigmoidella*, *Globulina*, *Guttulina*, *Polymorphina*, *Nonionella*, *Melonis*, *Bulimina*, *Uvigerina*, *Buliminella*, *Angulogerina*, *Reusella*, *Uvigerinella*, *Borelis*, *Fursenkoina*, *Globigerina*; придающие конкской фауне сугубо средиземноморской облик. Согласно данным Р.Л. Мерклина (1953), соленость вод сартаганского моря была близка к 30-32%. Связь же конкского моря с Тетисом осуществлялась на юге или юго-востоке (Жижченко, 1940; Судо, 1961). Сходство комплексов фораминифер сартагана и позднего бадения Западного и Центрального Паратетиса указывает на существование связи между этими областями Паратетиса.

Как в мэотическом, так и в конкском бассейнах обитали морские стенога-линные формы, однако разница в их составе, первым делом, указывает на то, что связь между конкским бассейном и средиземноморским Тетисом была значи-тельно шире и, по-видимому, длительнее, чем в мэотическое время.

Таким образом, установленная в начале конкского века связь Черноморско-Каспийского бассейна с открытым водоемом способствовала улучшению солевого режима воды в конкском бассейне почти до восстановления нормальной соло-ности. Важнейшие черты дальнейшей истории раннеконкского (сартаганского) бас-сейна, по мнению Р.Л. Мерклина (1953) и других исследователей (Жгенти, 1958; Богданович, 1965; Бидзиншвили, 1967; Джanelице, 1963, 1970; Майсурадзе, 1971) были обусловлены в основном прекращением этой связи. Опреснение бас-сейна, последовавшее за его изоляцией, способствовало вымиранию основной массы стенобионтных родов и возникновению эндемичной фауны, которая вследст-вие дальнейшего ухудшения условий постепенно вымерла к концу конкского века. Выжившие, самые выносливые элементы конкской фауны, по-видимому, дали нача-ло сарматской фауне, которая в дальнейшем развивалась в условиях почти пол-ностью изолированного бассейна.

В процессе приспособления к условиям пониженной солености представите-ли сарматской фауны резко отклонились от своих средиземноморских предков уже к концу раннесарматского времени. Наиболее значительного развития эта фауна достигала в средней части сармата, а к концу позднего сармата почти полно-стью исчезла. Фауна фораминифер в верхнесарматских отложениях встречается крайне редко или вовсе отсутствует. Единичные аммонии, эльфидами и протель-фидиумы представлены лишь уродливыми, мелкими, угнетенными формами.

Довольно обширный, замкнутый и сильно опресненный позднесарматский бас-сейн, заселенный угнетенной, однообразной фауной фораминифер, в местисе сме-нился морским бассейном, так как в начале этого века установилась, по-види-мому, хотя и затрудненная, но едва ли не непосредственная связь между Черно-морско-Каспийским и полносоленым бассейнами, о чем особенно наглядно свиде-тельствует состав комплекса раннемэотических фораминифер из разреза р. Атап (Западная Грузия). Близкая по составу фауна встречается также на Керченском полуострове, в Западном Предкавказье и, частично, на территории Азербайджа-на (Богданович, 1965; Мамедова, 1968; Майсурадзе, 1977, 1981).

Теперь рассмотрим группу мэотических фораминифер, выделенную А.К. Богда-новичем и Л.И. Попадзе в группу видов сарматского происхождения. Это - *Quinqueloculina ex gr. consobrina*, *Q. aff. guriana*, *Wiesnerella ex gr. plana*, *Articulina stelligera*, *Nonion bogdanowiczi*, *Elphidium macellum*, *Protel- phidium martkobi*, *P. subgranosus*, *Ammonia beccarii*. За исключением *A. Ste- lligera* перечисленные здесь виды в сарматский бассейн попали из позднеконк-ского водоема и на протяжении сарматского времени претерпели значительные изменения. Более того, многие из них, как, например - *Quinqueloculina con- sobrina*, *Q. guriana*, *Nonion bogdanowiczi*, *Protelphidium subgranosus sub-*

granosus, *Ammonia bessarii* дали начало новым подвидам и видам (Майсурадзе, 1971). Уже в конце раннего сармата эти формы испытали достаточно четко выраженную внутривидовую изменчивость, которая своего максимума достигла в среднем сармате. Сохранившиеся в позднем сармате их единичные особи, так же как и некоторые другие фораминиферы представлены угнетенными, карликовыми и уродливыми формами.

Что касается эотических представителей этих видов, можно сказать, что по морфологическим признакам они сходны с конкскими и раннесарматскими, но никак не позднесарматскими формами, с которыми, по-видимому, не имеют ничего общего. Допуская их филогенетическую связь с сарматскими (естественно, они должны быть тогда потомками позднесарматских форм), мы невольно должны допустить, что уродливые, карликовые, угнетенные, аномальные формы позднего сармата дали начало полноценным, хорошо развитым видам, что маловероятно.

Маловероятно также то, что формы (в частности группа видов *Protelphidium subgranosus* и *Quinqueloculina guriana*), претерпевшие существенные морфологические изменения в эотическое время вновь смогли бы вернуть свой утраченный первоначальный облик.

Скорее всего, здесь мы имеем дело с потомками обитателей не опресненного сарматского, а полносоленого моря проникшими вместе со всеми признанными типичными средиземноморскими видами в раннеэотический бассейн и претерпевшими, соответствующие новым условиям среды, морфологические изменения. Сарматский и эотический комплексы фораминифер, по-видимому, имели один и тот же источник, давший соответственно начало фаунам как одного, так и другого века. Ведь близкие к этим видам формы обитают и ныне в водах Средиземноморья, а также и в Черном море.

В Черном море, несмотря на затрудненную связь, всегда присутствуют средиземноморские виды (Янко, Троицкая, 1987) и занимают акваторий ближе к месту соединения со Средиземным морем.

Заслуживает внимания еще одна особенность эотических фораминифер. Определенная часть их средиземноморских видов обнаруживает поразительное сходство с баденскими и сарматскими видами Закарпатья. Так, например, *Hauerina iljinae* близка к *H. irschavensis*, *H. ex gr. confusa* - к *H. confusa sarmatica*, *Quinqueloculina bogatschovi* к - верхнебаденской *Q. transcarpatica* и к среднесарматской *Q. seminulocostata*. Описанная нами *Quinqueloculina* sp. (I) близка к *Q. pseudocostata* из нижнего сармата этой области, а *Q. aff. postbadenensis* почти тождественна одноименному типовому виду из алмашской свиты, *Bolivina atarica* sp. n., на основании сходства с сарматским подвидом *B. plicatella* меза нами включена в группу *B. plicatella* и, наконец, *B. aff. nisrogrenica* про - являет сходство с одноименным среднесарматским видом.

Установлено также, что представители эотических *Hauerina*, *Bolivina* и некоторых *Quinqueloculina* сходны как со среднесарматскими видами Восточной Сербии, так и с нижнесарматскими видами Северо-Западной Болгарии. Известно, что фауна фораминифер этих областей довольно долго сохраняет средиземноморский облик и менее специфична, чем одновозрастная фауна Восточного Паратетиса.

Среди описанных нами видов есть также формы, которые проявляют большое сходство с позднечетвертичными и современными фораминиферами Черного моря (Михалевич, 1968; Янко, Троицкая, 1987). Это - представители родов: *Nonion*, *Hauerina*, *Protelphidium*, *Scriboelphidium*, *Elphidium*, *Ammonia*, *Bolivina*, и *Sigmoilina*. За исключением двух последних родов, о современных представителях которых данных мало, можно сказать, что все относятся к наиболее эв-

ригалинным элементам средиземноморского комплекса раннего мэотиса. Надо полагать, что они из-за своей большой выносливости раньше других смогли приспособиться к условиям раннемэотического бассейна и захватить при этом пригодные для своего существования экологические ниши.

Родственные мэотическим виды обитают в пределах шельфа Черного моря. Из них представители *Nonion*, *Criboelphidium* и *Protelphidium martkovi*, по мнению В.В.Янко и Т.С.Троицкой (1987), относятся к относительно глубоководно-тепловодным, а *Naupesina*, *Ammonia* и *Protelphidium subgranosus* - к мелководно-холодноводным формам. Так как связь современного Черного моря с океаном сильно ограничена, то согласно данным этих исследователей, сток пресной речной воды преобладает над притоком морской воды; уровень же заражения сероводородом ограничивает глубину расселения бентонных фораминифер.

Таким образом, судя по составу мэотической микрофауны, можно заключить, что раннемэотический бассейн имел более обширную связь с океаном, чем современное Черное море.

Среди мэотических фораминифер Черноморско-Каспийской области особо следует выделить комплекс из раннемэотических отложений Азербайджана. Облик этого комплекса также средиземноморский, но его видовой состав несравненно беднее одновозрастных комплексов из других областей. Исследования В.М.Побединой (1962) и Л.Д.Мамедовой (1968) показывают, что комплекс раннемэотических отложений из Кобьстана состоит в основном из средиземноморского вида *Quinqueloculina seminulum*, его разновидностей и близких к нему видов. Примечательно, что на палеонтологическом материале, описанном В.М.Побединой, очень хорошо видна повышенная внутривидовая изменчивость *Q. seminulum*, обусловленная, очевидно, не нормальными для этого вида условиями среды на данном участке. Кроме того, следует указать также и то, что, по нашим наблюдениям, по-видимому, не все средиземноморские виды подвержены такой интенсивной изменчивости. К числу наиболее изменчивых видов относятся *Quinqueloculina consobrina*, *Q. gracilis*, *Elphidium macellum* и группа *Ammonia bessarii*, т.е. виды, пользующиеся очень широким и массовым распространением. Более стенобионтные виды, занимающие ограниченный ареал и представляющие малым количеством особей, подобной картины изменчивости не дают. Аналогичная изменчивость характерна для чокракских, конкских и сарматских одноименных видов.

Появление сходных форм в разновозрастных фаунах исследователи объясняют их гомеоморфным развитием. История неогеновых моллюсков насчитывает множество случаев подобного сходства.

Согласно Р.Л.Мерклину (1966, с.189), бывают случаи, когда "одни и те же таксоны, попавшие во внутриконтинентальные неогеновые бассейны Восточного Паратетиса, при наступлении идентичных условий существования изменялись крайне сходно. Одни давали начало новым, весьма схожим с предковыми формами таксонам, близко стоящим друг к другу, но никогда не тождественным".

О гомеоморфии сарматских и акчагыльских моллюсков писали многие (Давиташвили, 1933, 1970; Джикия, 1977; Мухелишвили, 1980; Невеская и др., 1987). Известны также факты подобного сходства у чокракских и сарматских кардий (*Багдасарян, 1974, с.74I*). Описаны и подробно проанализированы сходные формы мэотиса и конки, и вообще близость мэотических моллюсков к более древним - сарматским, конкским, караганским, чокракским, а также к более молодым - современным, установлена на большом фактическом материале (Ильина и др., 1976; Ильина, 1979; Бадзошвили, 1979, 1986; Невеская и др., 1987).

Изучение микрофауны показало, что мэотические фораминиферы так же реагируют на изменяющиеся условия среды, как и моллюски. Поэтому явление гомеоморфного развития фораминифер разного геологического возраста: чокракских,

конкских, сарматских, вплоть до мэотических и современных — вполне обычное явление. Фораминиферы остро реагируют на любые изменения факторов среды, в особенности, когда эти изменения влекут за собой нарушение их привычных, оптимальных условий жизни.

Таким образом, мысль о том, что мэотическая макрофауна Черноморско-Каспийской области не унаследована от сарматской, а пришла из какого-то бассейна, населенного фауной средиземноморского типа (Давиташвили, 1931, с.83), полностью подтверждается данными изучения микрофауны. О путях же миграции этой фауны существуют различные соображения. По мнению Л.Ш.Давиташвили (1931, с.83-84), фауна могла мигрировать из области Средиземного моря через "трансэгейскую борозду" Э.Ога, минуя Сербию, юго-восточную окраину Халкидики и европейскую Турцию. Этот путь признавал и Б.П.Жижченко (1948), но не исключал возможности существования связи и на юго-востоке через Иран. А.К.Богданович (1969) предложил версию В.П.Колесникова (1940) о пути миграции через "Эгейский пролив". Это мнение было принято и Ц.И.Бадзошвили (1979, с.120) на основании анализа собранного ею материала из Западной Грузии и Крыма. И.Андрееску (1973) же дал предпочтение юго-западному варианту, предполагая наличие прямой связи с Тетисом.

Согласно Л.Б.Ильиной, Л.А.Невесской и др. (1976), прохорез средиземноморской фауны осуществлялся с юго-запада, возможно, через район Босфора и Дарданелл. Однако, впоследствии, на основании изучения фауны Рионского залива, Л.Б.Ильина (1980) более приемлемым сочла путь с юга или юго-востока со стороны восточной Турции и Ирана. К аналогичному решению пришли В.Н.Семененко и С.А.Дольева (1982) на основании данных по исследованию нанопланктона. В работе 1987 года В.Н.Семененко пишет, что в "мэотическое время в Восточном Паратетисе возобновилась связь с открытым морем (по-видимому, из Восточно-Средиземноморской или Индо-Тихоокеанской областей), а затем началось накопление солоновато-водных остатков..." (с.15). Фактический материал о наличии в Эгейской области морских отложений, охарактеризованных фауной мэотиса Восточного Паратетиса, дал повод некоторым исследователям (Папи, Штейнигер, 1979; Стеванович, Ильина, 1982) определить место соединения Паратетиса и Тетиса в области Эгейского моря и наметить путь прохореза фауны через европейскую Турцию, Фракию и Македонию (Стеванович, Ильина, 1982; Бадзошвили, 1987).

Учитывая разнообразие морских видов фораминифер раннемэотического бассейна Западной Грузии, Западного Предкавказья, Крыма и особенно Дакийского бассейна Болгарии, где в окрестностях сел.Смиренски (разрез "II Монастирски дол") нами установлен морской комплекс фораминифер: *Quinqueloculina pseudo-cuneata* (Gerke), *Q.gracilis* Karrer, *Quinqueloculina* sp., *Wiesnerella* sp., *Ammonia beccarii* (L.) — мы пришли к выводу, о том, что связь мэотического бассейна с Тетисом осуществлялась, вероятно, с юго-запада в области Эгейского моря.

Однако наличие морских форм в мэотисе Нахичевана (Азизбеков, Пронина, 1963) не исключает возможности существования связи мэотического моря с Тетисом где-то на юго-востоке через территорию современной Восточной Турции и через Иран (Ильина, 1980, с.140).

Завершая обзор, нам хочется добавить, что установление кратковременной связи с областью Средиземноморья на основании морских моллюсков предполагается и во второй половине позднего мэотиса в области Рионского залива и Еникальского пролива (Ильина и др., 1976; Бадзошвили, 1979). По нашим данным (Майсурадзе, 1980, с.28,48; 1985, с.47,49), в ряде разрезов Абхазии и Таманского полуострова в верхней части верхнемэотических отложений установлено наличие представителей такого морского рода, как *Bolivina*, в некоторых же

разрезах Керчи и Гурии на этом уровне явно наблюдается численное превосходство морских эвригалинных видов рода *Elphidium*. Остальная часть отложений верхнего мэотиса охарактеризована аммониями, доминирующими почти во всех разрезах.

В дальнейшем прекращение связи со Средиземноморьем, повлекшее за собой опреснение позднемэотического бассейна, привело к окончательному вымиранию фауны фораминифер. В течение всего плиоцена до восстановления кратковременной связи с полносолёным морем в акчагыле фауна фораминифер уступила место обильным и разнообразным комплексам остракод. В плиоценовых отложениях фораминиферы, как известно, встречаются крайне редко и весьма спорадически.

ЛИТЕРАТУРА

- Азизбеков Ш.А., Пронина М.Т. 1963. Мэотические отложения Нахичевани. Изв.АН Аз.ССР, Сер.геол.-географ.наук и нефти, № 4.
- Андрусов Н.И. 1890. Керченский известняк и его фауна. Зап.СПб.минер.о-ва, сер.2, ч.26 (1961, Избр.тр., т.1, с.31-III).
- Андрусов Н.И. 1891. О характере и происхождении сарматской фауны. Горн.ж., т.1, № 2.
- Андрусов Н.И. 1906. Die südrussische Neogenablagerungen. Th.4. Mäotische Stufe. Зап.СПб.минер.о-ва, сер.2, ч.42 (1961, Избр.тр., т.1, с.283-360).
- Багдасарян К.Г. 1974. Параллельная изменчивость и гомеоморфия у некоторых миоценовых кардиид. Сообщ.АН ГССР, т.76, № 3.
- Бадзошвили Ц.И. 1975. О происхождении морской моллюсковой фауны мэотиса. "Общие вопр.эволюц.палеонт.", т.УШ, Тбилиси.
- Бадзошвили Ц.И. 1979. Моллюски мэотиса Западной Грузии. "Мецниереба", Тбилиси.
- Бадзошвили Ц.И. 1986. Морские брыхоногие моллюски мэотиса, эволюция и стратиграфическое значение. "Мецниереба", Тбилиси.
- Бидзияшвили Л.М. 1967. О конкском горизонте северных предгорий Имеретинского хребта. В сб. "Мат.по геол.и нефтегазоносности Грузии". "Недра", М.
- Богданович А.К. 1947. О результатах изучения фораминифер Крымско-Кавказской области. Микрофауна нефтяных местонахождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии. Ленгостехиздат.
- Богданович А.К. 1965. Стратиграфическое и фаунальное распределение фораминифер в миоцене Западного Предкавказья и вопросы их генезиса. Тр. КФ ВНИИ, вып.16.
- Богданович А.К. 1969. Мэотические miliolidae Западного Предкавказья. Тр. КФ ВНИИ, вып.19.
- Богданович А.К. 1974. Новые милиолиды из мэотиса Западной Грузии. Тр.ВНИГРИ нефть (груз.отд.), вып.180.
- Давиташвили Л.Ш. 1931. К истории мэотического бассейна. Азнефт.хоз. I.
- Давиташвили Л.Ш. 1937. К истории и экологии моллюсковой фауны морских бассейнов нижнего плиоцена (мэотис-нижний понт). Пробл.палеонтол., II-III.
- Давиташвили Л.Ш. 1970. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. "Мецниереба", Тбилиси.
- Джанелидзе О.И. 1963. Милиолиды среднего миоцена Грузии. Тр.ин-та палеобиологии АН ГССР, т.УШ.
- Джанелидзе О.И. 1970. Фораминиферы нижнего и среднего миоцена Грузии. "Мец-

ниераба", Тбилиси.

- Джанелидзе О.И., Векуа М.Л., Майсурадзе Л.С. 1985. Развитие фауны фораминифер и остракод позднего неогена Черноморско-Каспийского бассейна. "Мецниереба", Тбилиси.
- Джикия Н.Р. 1977. Историческое развитие моллюсковой фауны акчагыла Восточной Грузии. "Мецниереба", Тбилиси.
- Егенти Е.М. 1958. Развитие моллюсковой фауны конкского горизонта Грузии. Тр. ин-та палеобиологии АН СССР, т.У.
- Ежченко Б.П. 1940. Нижний и средний миоцен. Стратиграфия СССР, т.ХП, изд. АН СССР, М.
- Ежченко Б.П. 1948. История развития бассейнов в Эвксинско-Каспийской области в плиоценовое время. Бюлл.Моск.об-ва испыт.природы. Нов.серия, отд.геол., т.ХХИ, вып.1.
- Ильина Л.Б. 1972. Систематический состав и происхождение раннемэотических гастропод. Бюлл.Моск.об-ва испыт.природы, отд.геол., т.47, вып.3.
- Ильина Л.Б. 1979. Особенности развития гастропод в опресненных миоценовых бассейнах Восточного Паратетиса. Палеонт.ж., № 3. М.
- Ильина Л.Б. 1980. О связях мэотического моря с Восточным Тетисом. Изв.АН СССР, сер.геол., № 7.
- Ильина Л.Б., Невеская Л.А., Парамонова Н.П. 1976. Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии. "Наука". М.
- Колесников В.П. 1940. Нижний плиоцен. Страт.СССР, т.ХП, Неоген СССР. М.-Л.
- Крашенинников В.А. 1959. Характеристика фауны фораминифер среднего миоцена. Атлас среднеэоценовой фауны Сев.Кавказа и Крыма. Гостопехиздат.
- Майсурадзе Л.С. 1971. Фораминиферы сармата Западной Грузии. "Мецниереба", Тбилиси.
- Майсурадзе Л.С. 1977. К изучению фораминифер мэотиса Западной Грузии. Тезисы докл.ХХ1 научн.сессии ин-та палеобиологии.
- Майсурадзе Л.С. 1980. К палеобиологической истории фораминифер позднего миоцена Черноморско-Каспийского бассейна. "Мецниереба", Тбилиси.
- Мамедова Л.Д. 1968. Микрофауна и стратиграфия миоценовых отложений северо-восточного Азербайджана. Автореф.канд.дисс. Баку.
- Мерклин Р.Л. 1953. Этапы развития конкского бассейна в миоцене на юге СССР. Бюлл.Моск.об-ва испыт.природы, отд.геол., т.ХХУШ, вып.3.
- Мерклин Р.Л. 1966. О некоторых особенностях изменения состава видов и видообразования у двустворчатых моллюсков в связи с колебаниями солености в третичных морях юга СССР. сб. "Организм и среда в геологическом прошлом", "Наука". М.
- Михалевич В.И. 1968. Отряд фораминифера. Определитель фауны Черного и Азовского морей. "Наукова думка", Киев.
- Мухелишвили Л.В. 1980. Моллюсковая фауна сармата Западной Грузии. "Мецниереба", Тбилиси.
- Невеская Л.А. 1969. Об объеме и стратиграфическом подразделении мэотического яруса. В сб. "Стратиграфия неогена Молдавии и юга Украины", Кишинев.
- Невеская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Бабак Е.В., Багдасарян К.Г., Воронина А.А. 1986. История неогеновых моллюсков Паратетиса. "Наука". М.
- Победина В.М. 1962. Миллиолды мэотиса Кобыстана (Азербайджан) и их стратиграфическое значение. Сб.научно-техн.информации АЗНИИ доб.нефти", вып.1, спец.

- Попхадзе Л.И. 1978. Мэотическая микрофауна (фораминиферы и остракоды) Западной Грузии. Автореф. канд. дисс. Тбилиси.
- Рошка В.Х. 1973. Моллюски мэотиса Северо-Западного Причерноморья. Кишинев.
- Семененко В.Н., Ляльева С.А. 1982. Проблемы прямой корреляции верхнего миоцена и плиоцена Восточного Паратетиса и Тетиса. Изв.АН СССР, сер. геол., № 9.
- Семененко В.Н. 1987. Стратиграфическая корреляция верхнего миоцена и плиоцена Восточного Паратетиса и Тетиса. "Наукова думка", Киев.
- Стеванович П.М., Ильина Л.Б. 1982. Стратиграфия мэотиса Восточной Сербии и соседних регионов по моллюскам. Bull. Acad. Serbe sciences et Arts, t.82, cl. Sci. natur. et mathem. Sci. natur N 23, Beograd.
- Судо М.М. 1961. К вопросу о направлении и миграции стеногалинной конкской фауны. Изв.АН Турк.ССР, физ.-техн., хим., и геол. наук, № 2.
- Янко В.В., Троицкая Т.С. 1987. Позднечетвертичные фораминиферы Черного моря. "Наука". М.
- Andreescu I. 1973. Critical observations on the maetian. Revue roumaine de Geol., Geophys. et Geogr., ser. Geologie t.17, N 2.
- Cicha I., Zapletalova J. 1963. Die Vertreter der Gattung Bolivina (Foraminifera Protozoa) im Miozan der Westkarpaten. Sb. UUG, Sv. XXVIII, ad. paleont. Praha.
- Gillet S. 1961. Essai de paleogeographie du Neogene et du Quaternaire inferieur d'Europe orientale. Rev. Geogr. Phys. et Geol. dynam., V.4, fasc.4.
- Motas J., Marinescu Fl. 1971. L'evolution et les subdivisions du Sarmatien dans le Bassin Dacique. Föld.Közl. 101, N 2.
- Papaianopol I. 1982. Asupra stratelor cu Dosinia din zona cutelor diapire externe din Muntenia (Sectorul dintra valea Cricovul si valea Niscovului) D.S. Inst. Geol. Geogr. v. LXVII, 4.
- Papp A., Steininger F. 1979. Paleogeographie: implications of late miocene deposits in the Aegean region, VII th, Inter. Cong. on Medit. Neogene, Athens.

СУЩЕСТВОВАЛ ЛИ ЗАКАВКАЗСКИЙ ПРОЛИВ В ПЛИОЦЕНОВУЮ ЭПОХУ?

Одинаковый состав раннепонтической моллюсковой фауны Эвксина и Каспия не оставляет сомнения в том, что эти водоемы находились в теснейшей связи между собой, образуя, по сути дела, единый бассейн. Факт этот известен уже давно.

Не подлежит сомнению и то, что в раннем понте Эвксин соединялся с Каспием севернее Кавказского хребта, через Маньч, о чем писали все исследователи.

Однако еще неясно до конца – когда прекратилась эта связь и была ли она единственной. На этих вопросах мы и остановимся.

Еще ранние исследователи обратили внимание на сходство некоторых понтических и киммерийских двустворок и гастропод, типичных для Западной Грузии, с заведомо бабаджанскими (верхнепонтическими) формами Азербайджана, и высказали в осторожной форме предположение о непосредственной связи Эвксина с Каспием через Закавказье, т.е. Рионского залива с Куриным. В последнее время в пользу этой точки зрения стали высказываться более определенно. Многие же возражают против такого предположения.

К числу сторонников гипотезы о возможном соединении Черного моря и Каспия через Закавказье принадлежат К.Сенинский (1905), Н.И.Андрусов (1909, 1917, 1923), С.И.Ильин (1929), Л.А.Невеская (Невеская, Воронина и др., 1984; Невеская, Стеванович, 1985; Невеская, Гончарова и др., 1986) и др. Какие же доводы они выставляют?

- 1) Присутствие азербайджанских форм в понтических (и киммерийских) отложениях Западной Грузии;
- 2) близость некоторых западногрузинских форм к азербайджанским;
- 3) присутствие западногрузинских форм в бабаджанских отложениях;
- 4) близость некоторых азербайджанских форм к западногрузинским;
- 5) наличие целого ряда позднепонтических (и киммерийских) форм Эвксина в бабаджанском горизонте Каспия, могущих попасть в последний водоем лишь через Закавказский пролив, так как уже в портаферское (среднепонтическое) время Маньчский (Ставропольский) пролив осушился.

Высказывались и некоторые другие доводы (см.дальше).

Подробно рассмотрим тех представителей двустворчатых и брюхоногих моллюсков, на которых ссылаются исследователи при своих палеогеографических построениях.

1) К числу азербайджанских форм, найденных в ниже- и среднеплиоценовых отложениях Западной Грузии, авторы относят следующие формы: *Dreissena weissarensis* Andrus. – из группы *Dr.rimestiensis* Font. (Андрусов, 1909, 1917), *Pontalmyra mutabilis* (G.Schneid.) (Невеская, Стеванович, 1985; Невеская, Гончарова и др., 1986; Невеская, Ильина и др., 1987), *Pontalmyra depereti* (Andrus.) (Челидзе, 1941), *Melanopsis loerentheyi* Andrus., *M.cf.onusta* Sabba, *M.cf.mitraeformis* Andrus. (Сенинский, 1905).

Дрейссен из группы *Dr.rimestiensis*, могущих рассматриваться как *Dr. weissarensis*, *Dr.stefanescui* и др., мы встречаем не только в средне- и верхнепонтических отложениях Западной Грузии, но и севернее, например, на Таманском полуострове, (выходы среднего понта у ст.Таманской, у м.Железный Рог, у г.Зеленского), поэтому они могли попасть из Каспия в Эвксин не обязательно через гипотетический Закавказский пролив, а через достоверный Маньч-

ский пролив.

Нет уверенности в том, что найденная в верхнем понте Гурии форма действительно является *Pontalmyra mutabilis*: наблюдаются определенные различия в строении наружной ребристости — азербайджанская форма обладает более многочисленными и плоскими ребрами. Не исключено, что гурийская находка представляет собой новый вид из группы *P. planicostata*, причем, довольно редкий (наличие боковых зубов).

Большие сомнения вызывает присутствие *Pont. depereti* (Andrus.) в верхнепонтических отложениях Гурии, у слияния рек Бжужи и Ачисцкали. Эту форму упоминает Г.Ф.Челидзе (1951, с.84-85) в одной из своих ранних работ, но в монографии по понту Грузии она больше не фигурирует (Челидзе, 1974б, с.50-51, 95-98). Не находим мы ее и в работе А.Г.Эберзина и М.Ф.Дзвелая (1962), специально посвященной послойному описанию этого разреза. Нет ее и в наших, довольно богатых коллекциях из этого местонахождения. Все это побуждает нас считать присутствие *Pont. depereti* в верхнем понте Западной Грузии маловероятным.

Имеются ли бабаджанские меланопсиды в дуабских слоях — сказать трудно, поскольку мы не располагаем ни образцами К.Сенинского, ни их фотографиями. Однако ряд косвенных данных заставляет нас усомниться в точности его определений. Во-первых, после К.Сенинского, первого исследователя дуабской фауны, накопился и был обработан огромный фактический материал, и никто из исследователей не упомянул *Mel. boerentheyi*, хотя отсюда и приводится изрядное количество видов — около 20. Во-вторых, обращает на себя внимание то, что меланопсиды из дуабских слоев либо выделяются авторами в качестве новых видов, либо сравниваются с формами из Паннонского, а не Каспийского, бассейна.

И тем не менее, давать отрицательный ответ не следует, поскольку меланопсиды дуабских пластов еще мало исследованы. Таким образом, вопрос о присутствии бабаджанских меланопсид в дуабских пластах все еще остается открытым, хотя приведенные выше соображения и склоняют нас к отрицательному его решению.

Неясно и истинное таксономическое положение форм, найденных в понтических отложениях сс.Акваски и Гупи (Абхазия, Очамчирский р-н) и определенных К.Сенинским (1905, с.27,71) как *Melanopsis mitraeformis* Andrus. и *Mel. cf. opusta* Sabba (Андрусов, 1909, с.86-88, табл.IV, рис.34-41). Надо сказать, что понтические отложения Зап.Грузии чрезвычайно богаты остатками меланопсид, и сходных (!) с бабаджанскими форм мы встречаем во всех отделах понта: в нижнем (Гурия, сс.Тхинвали, Гулиани и др.), среднем (Мегрелия, сс.Ахалсопели, Джуми, Чаквинджи и др.; Абхазия, сс.Ашхва, Члоу, Гупи, Аквака, Сачачхалио и др.) и верхнем (с.Члоу), причем некоторые меланопсиды (например, у с.Ашхва, Гудаутский район) достигают очень крупных размеров, а верхнепонтические формы у г.Махарадзе (Гурия, слияние рек Бжужи и Ачисцкали) к тому же и шиповаты. Все эти формы нуждаются в самом тщательном изучении, но предварительные данные говорят об их большом сходстве с видами Паннонского бассейна. Каково же их отношение к упомянутым бабаджанским формам — также еще неясно, но их присутствие в нижнем понте может говорить о том, что достигнуть Каспийского бассейна они могли и через Маньчский пролив.

2) К числу западногрузинских форм, близких к азербайджанским, относили *Dreissena weberi* Sen. (Сенинский, 1905, с.47,48), *Prosodacna subrumana* Andrus. (Андрусов, 1917, с.20,24), *Melanopsis spinigera* Sen. (Сенинский, 1905, с.38,60-61,70-71), *Neritina unguiculata* Sen. (там же, с.62,71), *Neritina petasata* Sen. (там же), *Caspia dybowskii* Brus. (там же, с.38,71).

Киммерийско-куяльницкая *Dr. weberi* рассматривалась К.Сенинским (1905,

с.47,48) как ближайшая "родственница" и "генетическая предшественница" апшеронской *Dr.latro* Andrus . Обе они, по нашему убеждению, принадлежат к огромной группе *Dr.polymorpha* (Fall.) , имеющей едва ли не глобальное распространение и уходящей своими корнями в раннемиоценовую (верхнемиоценовую ?) эпоху, поэтому говорить о том, что присутствие двух ее представителей в соседних водоемах обязательно указывает на один определенный путь их соединения и исключает второй - несостоятельно.

Что представляет собой *Prosodacna subrumana* , мы, к сожалению, не знаем, поскольку она была лишь упомянута Н.И.Андрусовым из понта Очамчирского рай - она и Шемахи, и так и осталась неописанной.

Сходство дуабского *Melanopsis spinigera* Sen . с бабаджанским *Mel.loerentheyi* бесспорно. По мнению автора вида, *Mel.spinigera* "представляет дальнейшее развитие типа шемахинской формы" (Сенинский, 1905, с.61), т.е. *Mel.loerentheyi* . Так ли это, или же мы имеем дело с явлением гомеоморфии - покажут специальные исследования.

Неритин дуабских слоев, в частности, *N.unguiculata* Sen . и *N.petasata* Sen ., К.Сенинский (1905, с.62,71) сближал с шемахинскими формами, не уточняя с какими именно. Однако позднее Н.И.Андрусов (1912) нашел их настолько своеобразными, что выделил два новых рода - соответственно *Neritonyx* и *Brusinaella* (там же, с.1-7). Так они и фигурируют во всех поздних работах - *Neritonyx unguiculata* и *Brusinaella petasata* . Это, конечно, не исключает их возможной филогенетической связи с азербайджанскими видами, поэтому и здесь последнее слово за специальными исследованиями.

К.Сенинский (1905, с.71) назвал *Caspia dybowskii* , найденную им в дуабских пластах, ближайшей родственницей ныне живущей в Каспийском море *Caspia gmelini* . Вопрос этот еще совершенно не ясен и не изучен, как, впрочем, не доказано и само присутствие каспий в дуабских пластах, поэтому никаких далеко идущих выводов делать нельзя.

3) Мы воздержались бы от отнесения азербайджанской формы к *Prosodacna* (*Metadacna*) *metoica* Dav ., найденной авторами в верхнепонтических отложениях возвышенности Наргяваги-кая (см.Невесская, Гончарова и др., 1986, табл.1, рис.9). Полного описания бабаджанской находки авторы, к сожалению, не приводят, поэтому приходится судить о ее таксономическом положении лишь по одной единственной фотографии, изображающей эту форму с наружной стороны. Но и этого, видимо, достаточно, чтобы усомниться в ее принадлежности к данному виду, поскольку характер ребристости у них отнюдь не одинаковый: у бабаджанской формы ребра развиты намного лучше, чем у дуабской. Поэтому, несмотря на незнание строения замочного аппарата у бабаджанской находки, мы не склонны отождествлять ее с *Prosodacna* (*Metadacna*) *metoica* . Скорее всего, мы имеем дело с новым видом, уходящим своими корнями в группу *Pros.littoralis* (Eichw.).

Было бы нелишне несколько подробнее остановиться на метадакнах. В 1930г. Л.Ш.Давиташвили описал новый вид прозодакн, *Pros.metoica* , найденный им в дуабских слоях Абхазии; описание было кратким и неполным (1930, с.181, табл. XIII, рис.14-17), не только из-за скудости материала (две левые створки). В 1959г. А.Г.Эберзин (1959, с.35,105-116, табл.ХХ, рис.1-4), не располагая новыми материалами, счел тем не менее возможным возвести этот вид в ранг подрода прозодакн - *Metadacna* . Однако при этом он не совсем ясно указал на те признаки раковины, которые и побудили его принять такое решение. Создается впечатление, что основной отличительной особенностью послужила автору макушка - ее центральное положение, завернутость и отсутствие соприкосновения носика с замочным краем, а также и наличие явственной ребристости. Однако признаки

II. Флора и фауна мезо-кайнозой Грузии

ку она известна, помимо прочего, и из среднего понта Таманского полуострова, и, видимо, встречается не только в верхнем понте Азербайджана, но и в среднем, где попадает ее непосредственный ее потомок - *Ch.bayerni*.

Нетрудно объяснить присутствие *Limnocardium (Tauricardium) squamulosum* в бабаджанских пластах, не прибегая к помощи Закавказского пролива. Учитывая присутствие непосредственного его предка - *L.(T.) subsquamulosum* Andrus. (= *L.petersi* M.Hoern.) в среднем и верхнем понте как Эвксина, так и Каспия, можно допустить переход последнего из Эвксина в Каспий еще в среднепонтическое время через Маныч, и позднейшую его трансформацию в *L.(T.) squamulosum* и на данном участке Паратетиса.

Что касается т.н. замфиридакн, то нужно признать, прежде всего, слабую степень их изученности и, в первую очередь, объема и стратиграфического распространения. Вполне может оказаться, что в Черном и Каспийском бассейнах они попадают уже со среднепонтического времени, как это имеет место в Дакийском водоеме. Вопрос этот еще совершенно неясен.

По нашему убеждению (Тактакишвили, 1973, с.90-91), формы типа *Dreissena angusta* относятся к группе *Dr.polymorpha* и берут свое начало именно от нее; последняя же характеризуется широчайшим географическим распространением и исключительной внутривидовой и индивидуальной изменчивостью. Все это может говорить о том, что раковины, подобные *Dr.angusta*, могут возникать - в силу единой генетической основы и при сходных условиях обитания - независимо друг от друга. Вот почему их присутствие в соседних или отдаленных друг от друга регионах вовсе не будет означать наличия непосредственных путей сообщения между двумя областями их обитания. В данном случае, как нам кажется, имело место именно такое явление.

По мнению Н.И. Андрусова (1909, с.132), из-за принадлежности понтических отложений Маныча к типу одесского известняка, развитие слоев с *Paradasna abichi* (R.Hoern.) у Шемахи может указывать на возможность существования в понтическое время хотя бы узкого пролива в Закавказье; об этом же может говорить и обилие лирцей в плиocene Рионского и Куринского заливов, а также присутствие заграбик (там же; см. также: Андрусов, 1917, с.24; Ильин, 1929, с.11).

Развиты слои с *Par.abichi* и на Северном Кавказе, но в Западном Предкавказье много лучше, чем в Восточном. Несмотря на это, можно думать, что парадасны проникли в Каспий именно через Маныч (в раннем понте), но, в отличие от последнего, нашли здесь благоприятные условия существования - относительно - ное глубоководье со спокойной водой - и широко расселились.

Не исключено, что то же самое можно сказать и о заграбиках и лирцеях, присутствие которых в понтических отложениях Азербайджана является фациальной особенностью последних. Не следует забывать к тому же о недостаточной изученности понтических слоев Северного Кавказа.

Таким образом, внешнее сходство отдельных моллюсков бабаджанских слоев Азербайджана с понтическими и киммерийскими формами Западной Грузии трактуется некоторыми исследователями как проявление прямого филогенетического родства между ними; более того, сходные формы зачастую даже идентифицируются.

Отсюда делается вывод о наличии Закавказского пролива, с помощью которого фауна Рионского и Куринского заливов могли якобы вступать друг с другом в непосредственный контакт. При этом мало учитывается история филогенетического развития рассматриваемых форм, их стратиграфическое и географическое распространение и, что не менее важно - палеогеографическая обстановка того времени. Обратимся же к ней.

Как известно, в ранне- и среднесарматское время Рионский и Куриинский заливы соединялись друг с другом с помощью более или менее широкого Закавказского пролива. Но в конце среднесарматского времени территория Закавказья (как и многие другие области Паратетиса) стала постепенно подниматься, море начало отступать в сторону Черного и Каспийского водоемов и началась крупная позднесарматская регрессия. В Закавказье она коренным образом изменила всю палеогеографическую обстановку - сформировала Дзирульский перешеек, который соединил Большой Кавказ с Малым и преградил путь каспийским водам в Черное море (и наоборот), навсегда уничтожив тем самым Закавказский пролив. Далее, верхнесарматское море, постепенно освобождая все новые и новые пространства суши в Восточной Грузии и Западном Азербайджане, окончательно уступило место полностью опреснившемуся водоему, и в Куриинскую межгорную впадину, как и в другие области Вост. Грузии и Зап. Азербайджана, гигантским потоком хлынул терригенный материал, сносимый горными реками, селями и пр. с Главного Кавказского хребта, Аджаро-Триалетских гор, Дзирульского массива и иных возвышенностей. Такая картина в общих чертах оставалась неизменной вплоть до ашшеронского века (включительно), а местами и до четвертичного времени. Именно тогда и образовались континентальные свиты: верхнесарматские-нацхорская и эльдарская, маотическо-понтические - душетская и ширакская, акчагыльско-ашшеронская - алазанская и др. Каждая из них насчитывает многие сотни (а то и тысячи) метров и более чем наглядно иллюстрирует, с одной стороны, громадную работу денудационных сил, а с другой - масштабы континентального осадконакопления.

Во всех этих свитах (за исключением нацхорской) найдены богатейшие захоронения позвоночных животных (Аркнети, Базалети, Джапаридзе, Рустави, Удабно, Эльдари), полностью подтвердившие предположения ранних исследователей об их возрасте и условиях образования (Домбровский, 1914; Богачев, 1915, 1919, 1927; Алексеев, 1930; Андрианов, Ларин, 1935; Церетели, 1942; Габуния, 1952, 1954, 1955а, б; Габуния и др., 1966; Меладзе, 1960, 1961, 1962а, б, 1966, 1967, 1985; Гаджиев, 1961 и др.).

Следует особо подчеркнуть высокую степень изученности этой нефтеносной части Грузии, что в значительной степени было обусловлено поисковыми работами. Достаточно вспомнить исследования А.Н.Рябинина (1903, 1911, 1913); Н.А.Кудрявцева (1930, 1932а, б, 1933); А.В.Ульянова (1930, 1931); Д.В.Голубятникова (1930); Н.Б.Вассоевича (1931а, б, в, г, 1932а, б, 1933); И.Э.Карстенса (1932, 1934а, б); В.П.Рейгартена (1932, 1937); А.И.Джанелидзе (1949а, б, 1950, 1963, 1968); А.И.Джанелидзе и М.М.Рубинштейна (1957); П.Д.Гамкрелидзе (1949); М.И.Варенцова (1950); М.И.Варенцова и В.Т.Мордовского (1954); В.П.Маркевича (1954); Д.А.Булейшвили (1960); К.Г.Чубинишвили (1982) и многие другие. Это обстоятельство, как нам кажется, исключает, с одной стороны, предположение о том, что морские понтические отложения могли быть не замечены здесь, на сравнительно ограниченной территории, в течение многих десятилетий, а с другой - ставит под большое сомнение возможность их обнаружения в будущем.

Аналогичную картину можно наблюдать и в Западном Азербайджане, значительная часть которого (западнее слияния рр.Геокчай и Вандамчай) в интересующую нас эпоху также представляла сушу, аккумулирующую мощные толщи эльдарской и ширакской свит (Батурин, 1929; К.Ализаде, 1940а, б, 1952; К.Ализаде, Асадуллаев, 1972; Хаин, 1950; Хаин, Шарданов, 1952; Агабеков, Мамедов, 1960; Векилов, 1962; Азизбеков и др., 1972 и др.).

Приведенные выше факты заставляют нас дать отрицательный ответ на вопрос, вынесенный в заголовок статьи - Закавказского пролива

ва в плиоценовую эпоху не существовало.

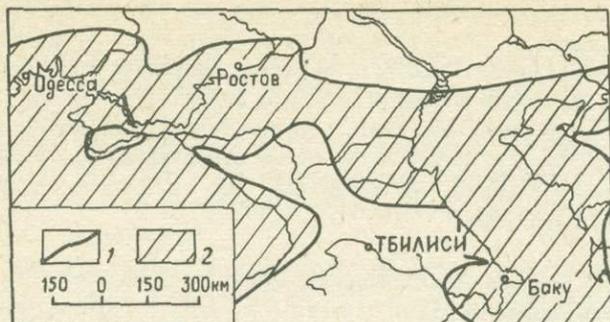


Рис. I. Кавказ в понтическое время.

1. Суша и границы понтического моря.

2. Понтическое море

(По В.П. Колесникову, 1940а, с изменениями).

В связи с этим нелишне вспомнить, что еще А.Д. Архангельский (1932, с. 286; 1934, с. 164), В.П. Колесников (1940а, с. 398-399, 404) и Г.Ф. Челидзе (1941, с. 84-85; 1974а, с. 118) весьма скептически относились к подобной идее, хотя подробно и не рассматривали ее.

Исходя из всего сказанного, неудачным следует признать закавказскую часть двух схем, восстанавливающих палеогеографическую обстановку территории СССР в раннем и среднем плиоцене, на которых нанесен узенький пролив, соединяющий Черное море с Каспийским ("Неогеновая система", т. 2, с. 412 и 413). Между прочим, подобной картине противоречит и сам материал, опубликованный в I-м томе ("Неогеновая система", т. I, с. 217-219).

Нам остается рассмотреть один важный вопрос: когда прекратил свое существование Манычский пролив?

Дать четкий ответ на него, к сожалению, трудно. Известно лишь то, что в раннем понте он достоверно существовал и служил единственной артерией (широкой и неглубокой), соединявшей Черное море с Каспийским и обеспечивавшей свободный обмен водами и фаунами между ними. Безоговорочных данных о том, что он продолжал свое существование и позднее, в среднем (а тем более - в верхнем) понте у нас нет (Колесников, 1940а; Гатуев, 1947; Жижченко, Сереженко, Чурилова, 1968). Это и породило то множество мнений, которое было высказано по поводу времени его осушения. Назывались разные отрезки плиоценового периода: конец нижнего понта (Эберзин, 1959, 1968), граница между нижним и средним понтом (Архангельский, 1932, 1934; Колесников, 1940а; Эберзин, 1949, 1959, 1965, 1967; Векилов, 1962; Челидзе, 1973а, б, 1974а, б), средний понт (Эберзин, 1955; Векилов, 1962; Семенов, Певзнер, 1979; Семенов, 1987; Невеская, Ахметьев и др., 1987), верхний понт (Андрусов, Зернов, 1914; Андрусов, 1918; Архангельский, 1932; Колесников, 1940б, 1941; К. Ализаде, 1940б; Жижченко, 1948, 1953, 1963; Семенов, 1984), вторая половина понта (Давиташвили, 1956; Жижченко, 1958; Буряк, 1964; Невеская, Гончарова и др., 1986), послепонтическое время (Архангельский, 1932), ранний киммерий (Эберзин, 1959) и т.д. Отметим, что одни и те же исследователи зачастую называли разные отрезки времени даже в одних и тех же работах.

Учитывая то обстоятельство, что в среднепонтических отложениях Каспийского бассейна появляются представители родов *Phyllocardium*, *Chartosoncha* и *Valenciennius*, подрода *Euxinocardium* (и, быть может, *Zamphiridacna*), а

также и некоторые виды (*Dreissena rostriformis anisocochla* Andrus. и некот. др.), могущие попасть сюда только из Черноморского водоема и только через Манычский пролив, нужно полагать, что эта связь не прерывалась и в течение какого-то отрезка среднепонтического времени; вероятно, осушение Манычского пролива произошло где-то во второй половине среднего понта.

Но в таком случае, нужно будет объяснить отсутствие *Congeria subrhomboida* Andrus. в Каспийской области, формы, едва ли не самой характерной для среднего понта Черноморского бассейна. Не исключено, что это обстоятельство вызвано чисто фаціальными причинами.

Подведем итоги.

1. Сходство некоторых моллюсков бабаджанских слоев Азербайджана с понтическими и киммерийскими формами Западной Грузии — во всех доступных изученных случаях — оказалось чисто гомеоморфным. Оно обязано своим происхождением не наличию Закавказского пролива, с помощью которого фауны Рионского и Куринского заливов могли общаться друг с другом, а наличию общих предков, заселивших оба водоема, Черноморский и Каспийский, еще тогда, когда существовал Манычский пролив — в ранне- и частично — среднепонтическое время. К числу таких форм мы относим: *Dreissena rimestiensis*, *Dr. rostriformis anisocochla*, *Dr. weberi*, *De. latro*, *Limnocardium (Tauricardium) squamulosum*, *Pontalmyra lutrae*, *Characoconcha candida* и, вероятно, *T. N. Pontalmyra "mutabilis"*, *Pont. "depereti"* и "*Metadacna metoia*", представляющих, очевидно, новые формы, также уходящие своими корнями в более древние (и общие для обоих бассейнов) виды.

2. Целая группа форм (меланоциды, неритиниды, каспии, некоторые прозодакны и замфиридакны) все еще нуждаются в подробном изучении, но те ограниченные данные, которыми мы располагаем, также говорят отнюдь не в пользу наличия Закавказского пролива в плиоценовое время.

3. Знакомство с палеогеографической обстановкой на территории Восточной Грузии и Западного Азербайджана в позднесарматское, маотическое, понтическое и более поздние времена, с неоспоримостью говорит о том, что в эту эпоху здесь была обширная суша и происходило интенсивное накопление громадных континентальных толщ — эльдарской, нахорской, ширакской, душетской, алазанской и пр., что полностью исключает возможность существования в Закавказье хотя бы узкого морского пролива, соединявшего Рионский залив с Куринским, т.е. Черное море с Каспийским¹.

4. На основании только сходства отдельных моллюсков нельзя допускать прямую связь между двумя соседними водоемами в геологическом прошлом: необходимо учитывать историю филогенетического развития облизившихся форм, их стратиграфическое и географическое распространение и, что также очень важно — палеогеографическую обстановку того времени. В противном случае мы рискуем допустить ошибку.

¹ Хотя временами (в акчагыле и ашшероне) Каспийское море проникало глубоко в сушу в виде узкого залива и доходило до юго-восточных окраин г. Тбилиси.

ЛИТЕРАТУРА

- Агабеков М.Г., Мамедов А.В. 1960. Геология и нефтегазоносность Западного Азербайджана и Восточной Грузии. Азерб.гос.изд.нефт.и н.-т. лит., Баку, с. I-356.
- Азизбеков Ш.А., Агабеков М.Г., Григорьянц Б.В., Шихалибеги Э.Ш., Мамедов А.В. 1972. История геологического развития (Азербайджана). Геология СССР, т.ХVII. Азербайджанская ССР. Геол.описание. М., "Недра", с.44I-502.
- Алексеев А.К. 1930. Верхнесарматская фауна млекопитающих Эльдара. Часть I. Тр.Геол.музея АН СССР, Л., т.УП, с.167-204.
- Ализаде К.А. 1940а. Материалы к параллелизации понтических отложений Восточного Азербайджана. Сб.статей мол.научн.работ., посвященный 20-летию АЗССР. Тр.АзНИИ, I/2I, Баку, с.15I-167.
- Ализаде К.А. 1940б. Краткий обзор распределения и фаций понтического яруса в Азербайджане. Тр.АзНИИ, геол.сбо. № I/24, Баку, с.56-69.
- Ализаде К.А. 1952. Плиоцен. Понтический ярус (Азербайджана). Геология Азербайджана. Геоморфология. Стратиграфия. Баку, с.363-374.
- Ализаде К.А., Асадуллаев Э.М. 1972. Плиоцен (Азербайджана). Геология СССР, т.ХVII. Азербайджанская ССР. Геол.описание. Баку, "Недра", с.178-204.
- Андрианов К.С., Ларин. 1935. Уловия залегания верхнесарматских позвоночных Эльдара. Бюлл.МОИП, т.ХШ, № 4, М., с.559-569.
- Андрусов Н.И. 1909. Понтические пласты Шемахинского уезда. Тр.Геол.ком., Нов.сер., вып.40, СПб., с. I-177.
- Андрусов Н.И. 1912. Andrusow N. Ueber einige Neritinen aus neogene Ablagerungen des Pontocaspischen Gebietes. Verhandl. d. Kais. Russ. Mineral. Gesellsch., Bd. XLIX, S. 1-17. SPb.
- Андрусов Н.И. 1917. Понтический ярус. Геол.России, т. IV₂ (Неоген), часть II (Плиоцен), вып. 2, Петроград, с. I-4I.
- Андрусов Н.И. 1918. Взаимоотношения Эвксинского и Каспийского бассейнов в неогеновую эпоху. Изв.Росс.АН, сер.6, т.12, № 8, Петроград, с.749-760.
- Андрусов Н.И. 1923. Апшеронский ярус. Тр.Геол.ком., Нов.сер., вып.110, Петроград, с. I-294.
- Архангельский А.Д. 1932. Геологическое строение СССР. Георазведиздат. Л.-М., с. I-425.
- Архангельский А.Д. 1934. Геологическое строение СССР. Западная часть. Выпуск 2, Объед.н.-т.изд.НКТП СССР, М.-Л., с. I-427.
- Ахведиани Е.Г. 1972. Филогенетическая систематика солоноватоводных каридид Черноморского плиоцена. Автореф.канд.дисс., Тбилиси, с. I-30.
- Батурин В.П. 1929. Отложения понта и акчагыла по Геокчаю и Агричаю. Азерб. нефт.хоз., № 8-9, Баку, с.42-44.
- Богачев В.В. 1915. Проблема долины р.Куры. Изв.Кавк.музея, т.УШ, Тифлис, с. I-15.
- Богачев В.В. 1919. Отчет об осмотре местонахождения костей вымерших животных, открытого Б.С.Домбровским. Изв.Кавк.музея, т.ХП, Тифлис, с. I6-19.
- Богачев В.В. 1927. Палеонтологические заметки о фауне Эльдара. Изв.общ.обслед. и изуч. Азербайджана, № 5, Баку, с. I-2I.
- Булейшвили Д.А. 1960. Геология и нефтегазоносность межгорной впадины Вос-

- точной Грузии. Гостоптехиздат, Л., с.1-238.
- Буряк В.Н. 1964. Стратиграфия неогеновых отложений Западного Предкавказья. Автореф. канд. дисс. Одесса, с.1-23.
- Варенцов М.И. 1950. Геологическое строение западной части Куринской депрессии. Изд. АН СССР, М.-Л., с.1-258.
- Варенцов М.И., Мордовский В.Т. 1954. Геологическое строение северного борта Гори-Мухранской депрессии. Изд. АН СССР, М., с.1-85.
- Вассоевич Н.Б. 1931а. Некоторые геологические наблюдения в районе сел. Сиони на р. Иори и замечания о возрасте конгломератов хребта Элеби (Грузинская ССР). Изв. ГРУ, Л., вып. 26, Л., с. 425-435.
- Вассоевич Н.Б. 1931б. О сходстве между субальпийскими молассаами и неогеновыми образованиями северной полосы аутохтона в центральной части южного склона Главного Кавказского хребта. Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств., М., с. 683-689.
- Вассоевич Н.Б. 1931в. Геологические исследования в пределах планшета А-У1 Кахетинской нефтеносной области. Тр. НГРИ, сер. А, вып. 2, М.-Л., с. 1-35.
- Вассоевич Н.Б. 1931г. Краткий геологический очерк нефтепроявлений в центральной части южного склона Главного Кавказского хребта. Тр. НГРИ, сер. Б, вып. 1, М.-Л., с. 95-106.
- Вассоевич Н.Б. 1932а. Краткий геологический очерк Джавского района Юго-Осетии. В сб.: "Производственные силы Юго-Осетии. Сб. П тр. Совета по изуч. произв. сил. Сер. Закавказ., вып. 4". Изд. АН СССР, Л., с. 57-106.
- Вассоевич Н.Б. 1932б. Геологические исследования в районе Сабунинского месторождения кровельных сланцев (левобережье Алазани, Кахетия), Тр. НГРИ, сер. А, вып. 20. М.-Л., с. 1-32.
- Вассоевич Н.Б. 1933. Некоторые результаты геологических исследований в горной Кахетии (1928-1932). Гостехиздат. Тифлис, с. 1-70.
- Векилов Б.Г. 1962. Понтический ярус Восточного Азербайджана. Изд. АН АзССР, Баку, с. 1-222.
- Габуния Л.К. 1952. О новом местонахождении гипшарионовой фауны в Грузии. Сообщ. АН ГССР, т. XIII, № 5, Тбилиси, с. 281-283.
- Габуния Л.К. 1953. К изучению моллюсков среднеплиоценовых отложений Западной Грузии. Тр. Сектора палеобиологии АН ГССР, т. I, Тбилиси, с. 1-159.
- Габуния Л.К. 1954. О гипшарионовой фауне Аркиети. I научная сесс. Сектора палеобиологии АН ГССР. План работ и тез. докл. Тбилиси, с. 28.
- Габуния Л.К. 1955а. Об остатках нового вида *Dicroceras* из эоценовых отложений Восточной Грузии. ДАН СССР, т. 100, № 2, М., с. 259-360.
- Габуния Л.К. 1955б. Об остатках нового представителя *Uvinae* из верхнемиоценовых отложений Восточной Грузии. Сообщ. АН ГССР, т. XVI, № 6, Тбилиси, с. 459-461.
- Габуния Л.К. 1959. К истории гипшарионов. Изд. АН СССР, М., с. 1-570.
- Габуния Л.К., Мацхонашвили К.Г., Чхеидзе Д.В. 1966. О возрасте континентальных отложений горы Яглуджа. Сообщ. АН ГССР, т. X III, № I, Тбилиси, с. 129-132 (на груз. яз.).
- Гаджиев Д.В. 1961. Эльдарская верхнесарматская гипшарионовая фауна. Автореф. докт. дисс., Баку, с. 1-37.
- Гамкредидзе П.Д. 1949. Геологическое строение Аджаро-Триалетской складчатой системы. Изд. АН ГССР, Тбилиси, с. 1-508.
- Гатуев С.А. 1947. Плиоценовые отложения Центрального Предкавказья. Нижний плиоцен. Понтический ярус. Геология СССР, т. IX, Сев. Кавказ. Часть I. Геол. описание. М.-Л., с. 306-309.

- Голубятников Д.В. 1930. Нефтяные месторождения Грузии. Азерб.нефт.хоз., № 5, Баку, с.32-41.
- Давиташвили Л.Ш. 1930. О некоторых представителях семейства *Cardiidae* киммерийских отложений Закавказья. Бюлл.МОИП, отд.геол., т.УШ (1-2), М., с.167-194.
- Давиташвили Л.Ш. 1956. Наши задачи в области теоретических основ палеонтологии. Тр.Сектора палеобиологии АН ГССР, т.Ш, Тбилиси, с.3-38.
- Джанелидзе А.И. 1949а. О свите позднетретичных конгломератов Кахетинского хребта. Сообщ.АН ГССР, т.Х, № 3, Тбилиси, с.139-144.
- Джанелидзе А.И. 1949б. О возрасте свиты Циви. Сообщ.АН ГССР, т.Х, № 4, Тбилиси, с.203-209.
- Джанелидзе А.И. 1950. К вопросу о геологическом строении Кахетинского хребта и Алазанской долины. Сообщ.АН ГССР, т.ХI, № 8, Тбилиси, с.487-492.
- Джанелидзе А.И. 1963. Об орогенических циклах. Сообщ.АН ГССР, т.ХХХ, № 5, Тбилиси, с.601-606.
- Джанелидзе А.И. 1968. Еще раз об орогенетических циклах. Сообщ. АН ГССР, № 1, Тбилиси, с.131-134 (на груз.яз.).
- Джанелидзе А.И., Рубинштейн М.М. 1957. Геологическое строение юго-восточной части Кахетинского хребта. Тр.Ин-та геол., т.Х (ХУ), Изд.АН ГССР, Тбилиси, с.149-156.
- Домбровский Т.С. 1914. Заметка о геологических условиях нахождения костей ископаемых млекопитающих в местности Эльдара (Тифлисской губ.). Тр.Геол.музея Акад.наук, т.УШ, вып.14.
- Жижченко Б.П. 1948. История развития бассейнов в Эвксинско-Каспийской области в плиоценовое время. Бюлл.МОИП, отд.геол., т.ХХШ, вып.1, М., с.27-31.
- Жижченко Б.П. 1953. Материалы к разработке унифицированной схемы деления кайнозойских отложений юга Европейской части СССР и Северного Кавказа. В сб.: "Вопр.геол.и геох.нефти и газа", М.-Л., с.183-224.
- Жижченко Б.П. 1958. Принципы стратиграфии и унифицированная схема кайнозоя. Гостоптехиздат, М., с.1-312.
- Жижченко Б.П. 1963. О границе между плиоценом и антропогеном по фауне моллюсков. Бюлл.Комиссии по изуч.Четв.периода, № 28, М., с.3-23.
- Жижченко Б.П., Сереженко В.А., Чурилова Э.В. 1968. Плиоцен (Северного Кавказа). Геология СССР, т.1Х. Сев.Кавказ. Часть I. Геол.описание, М., "Недра", с.426-441.
- Ильин С.И. 1929. О плиоцене Гурии. Вестн.Геол.ком., № 2, Л., с.10-14.
- Карстенс И.Э. 1932. Геологические исследования в средней части Кахетинского хребта. Тр.НГРИ, сер.Б, вып.16, Л.-М., с.1-18.
- Карстенс И.Э. 1934а. Геологические исследования в юго-восточной части Кахетинского хребта. Тр.НГРИ, сер.Б, вып.20, Л.-М., с.11-30.
- Карстенс И.Э. 1934б. Материалы к палеогеографии Кахетинского хребта и долины реки Алазани. Тр.НГРИ, сер.Б, вып.47, Л.-М., с.24-25.
- Колесниксв В.П. 1940а. Нижний плиоцен. Стратиграфия СССР, т.ХП. Неоген СССР, М.-Л., с.377-406.
- Колесников В.П. 1940б. Параллелизация неогеновых и четвертичных отложений Понто-Каспийской области. ДАН СССР, т.ХХVI, № 9, М., с.928-931.
- Колесников В.П. 1941. О "цикличности" развития третичных фаун. ДАН СССР, т.31, № 1, М., с.36-38.
- Кудрявцев Н.А. 1930. О Мирзаанском нефтяном месторождении. Азерб.нефт.хоз., № 10, Баку, с.45-50.

- Кудрявцев Н.А. 1932а. Материалы по геологии нефтяных месторождений Пхо ели и Гурджаани (Грузия). Тр.НГРИ, сер.Б, вып.19, М.-Л., с.1-20.
- Кудрявцев Н.А. 1932б. Геологические исследования в междуречьи Алазани и Курь. Тр.НГРИ, сер.Б., вып.32, М.-Л., с.1-59.
- Кудрявцев Н.А. 1933. О возрасте конгломератов Кахетинского хребта. Азерб. нефт.хоз., № 10, Баку, с.16-22.
- Маркевич В.П. 1954. Геологическое строение Восточной Грузии. Изд.АН СССР, М., с.1-231.
- Меладзе Г.К. 1960. Новые данные о фауне млекопитающих душетской свиты. XI научн.конф.аспир.и мол.н.раб. АН ГССР. Тезисы, Тбилиси, с.149-151 (на груз.яз.).
- Меладзе Г.К. 1961. Ископаемая жирафа из душетской свиты. XII научн.конф.аспир.и мол.н.сот. АН ГССР. Доклады, Тбилиси, с.164-166 (на груз.яз.).
- Меладзе Г.К. 1962а. Новый представитель Sivatheriinae из Восточной Грузии. Тр.Инст.палеобиологии АН ГССР, т.УП, Тбилиси, с.51-65.
- Меладзе Г.К. 1962б. Палеотрагус из базалетской гиппарионовой фауны. XIII научн.конф.аспир.и мол.н.сотр.АН ГССР.Доклады, Тбилиси, с.175-177 (на груз.яз.).
- Меладзе Г.К. 1966. К экогенезу гиппарионовой фауны. XII научн.сессия Инст. палеобиологии АН ГССР. Тезисы, Тбилиси, с.42-44.
- Меладзе Г.К. 1967. Гиппарионовая фауна Аркнети и Базалети. Тбилиси, "Мециереба", с.1-168.
- Меладзе Г.К. 1985. Обзор гиппарионовых фаун Кавказа. Тбилиси, "Мециереба", с.1-75.
- Невесская Л.А., Воронина А.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Чепалыга А.Л., Бабак Е.В. 1984. История Паратетиса. 27 межд.геол.конгресс. Докл.З. Колл.ОЗ, Палеонт., М., с.91-101.
- Невесская Л.А., Стеванович П.М. 1985. Понтический этап развития Паратетиса. Изв.АН СССР, сер.геол., № 9, М., с.36-51.
- Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.Б., Бабак Е.В., Багдасарян К.Г., Воронина А.А. 1986. История неогеновых моллюсков Паратетиса. М., "Наука", с.1-208.
- Невесская Л.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Бабак Е.В. Гончарова И.А. 1987. Эволюционные преобразования моллюсков в бассейнах различного типа. Палеонт.ж., № 4, М., с.5-15.
- Невесская Л.А., Ахметьев М.А., Баранова Ю.Л., Биске С.Ф., Борисов Б.А., Веножискене А.И., Вялов О.С., Гладенков Ю.Б., Жидкова Л.С., Иосифова Ю.И., Корсаков Ф.П., Мартынов В.А., Родзянко Г.Н., Якимович В.Л. 1987. Палеогеография неогена СССР. Изв.АН СССР, сер.геол., № 6, М., с.3-18.
- Ренгартен В.П. 1932. Геологический очерк района Военно-Грузинской дороги. Тр.ВГРО, вып.148, М.-Л., с.1-79.
- Ренгартен В.П. 1937. Военно-Грузинская дорога. Экскурсия по Кавказу. Ростов-Тбилиси. МГК, ХУП сессия, Л.-М., с.69-110.
- Рябинин А.Н. 1903. О геологических исследованиях в некоторых нефтеносных местностях Сигнахского уезда Тифлисской губ., по левую сторону р. Иорь. Изв.Геол.ком., т.ХХП, № 3, СПб., с.163-228.
- Рябинин А.Н. 1911. К изучению геологического строения Кахетинского хребта. Тр.Геол.ком., Нов.сер., вып.69, СПб., с.1-98.
- Рябинин А.Н. 1913. Геологические исследования в Ширакской степи и ее окрест-

- стностях. Тр.Геол.ком., Нов.сер., вып.93, СПб., с.1-73.
- Семенов В.Н. 1984. Плиоценовый отдел. "Геол.шельфа УССР", Киев, "Наукова думка", с.141-153.
- Семенов В.Н. 1987. Стратиграфическая корреляция верхнего миоцена и плиоцена Восточного Паратетиса и Тетиса. Киев, "Наук.думка", с.1-232.
- Семенов В.Н., Певзнер М.А. 1979. Корреляция верхнего миоцена и плиоцена Понто-Каспия по биостратиграфическим и палеомагнитным данным. Изв. АН СССР, сер.геол., М., № 1, с.5-15.
- Сенинский К.Е. 1905. Новые данные о неогеновых пластах юго-западного Закавказья. Тр.Общ.естеств.при Имп.Курьевск.унив., XVI, Курьев, с.1-80.
- Стратиграфия СССР. Неогеновая Система. Полутом I. 1986. М., "Недра", с.1-419.
- Стратиграфия СССР. Неогеновая система. Полутом II. 1986. М., "Недра", с.1-443.
- Тактакишвили И.Г. 1973. Плиоценовые дрейссениды Западной Грузии. Тбилиси, "Мецниереба", с.1-150.
- Тактакишвили И.Г. 1987. Систематика и филогения плиоценовых каридид Паратетиса. Тбилиси, "Мецниереба", с.1-247.
- Ульянов А.В. 1930. Геологические исследования в восточной части Ширакского района (планшет XXIX-40). Изв.ГГРУ, т.49, № 10, М.-Л., с.17-43.
- Ульянов А.В. 1931. О возрасте ширакской свиты в юго-восточной Кахетии. Азерб.нефт.хоз., № 1, Баку, с.105-106.
- Хаин В.Е. 1950. Геологическое развитие юго-восточного Кавказа. Азнефтеиздат, Баку, с.1-223.
- Хаин В.Е., Шарданов А.И. 1952. Геологическая история и строение Куринской впадины. Изд.АН АзССР, Баку, с.1-346.
- Церетели Д.В. 1942. Раскопки местонахождения ископаемых неогеновых млекопитающих в Гареджском Удабно. Вестн.Гос.музея Грузии, XI-A, Тбилиси, с.161-168 (на груз.яз.).
- Челидзе Г.Ф. 1941. Материалы к геологии Зап.Грузии. I. Заметки о понтических отложениях Гурии. Тр.Кутаиск.пед.инст., т.III, Кутаиси, с.81-88 (на груз.яз.).
- Челидзе Г.Ф. 1973а. К вопросу о сопоставлении понтических отложений Эвксинского и Каспийского бассейнов. Сообщ.АН ГССР, т.71, № 3, Тбилиси, с.645-548.
- Челидзе Г.Ф. 1973б. Понтические образования Колхидского залива Эвксинского бассейна. Изв.АН СССР, сер.геол., № II, М., с.98-103.
- Челидзе Г.Ф. 1974а. Tchélidze G.F. Sur l'histoire du développement de la partie est de la Paratéthys au Pliocene. Mem. du BRGM, t.2, N 78, pp.801-804.
- Челидзе Г.Ф. 1974б. Морской понт Грузии. Тр.Геол.инст.АН ГССР, нов.сер., вып.48, Тбилиси, с.1-216.
- Чубинишвили К.Г. 1982. Неогеновые континентальные молассы Восточной Грузии. Тбилиси, "Мецниереба", с.1-314.
- Эберзин А.Г. 1949. О происхождении плиоценовых родов каридид в Эвксинском бассейне. Тр.ПИН АН СССР, т.XX, М., с.209-232.
- Эберзин А.Г. 1955. Взаимоотношения плиоценовых фаун пластинчатожаберных моллюсков Эвксина и Каспия. ДАН СССР, т.103, № 2, М., с.309-312.
- Эберзин А.Г. 1959. Солоноватоводные каридиды плиоцена СССР. Часть III. Тр. ПИН СССР, т.XXIV, М., с.1-196.
- Эберзин А.Г. 1962. Солоноватоводные каридиды плиоцена СССР. Часть IV. Тр.

ПИН АН СССР, т.ХСІ, М., с.І-І48.

- Эберзин А.Г. 1965. Система и филогения солоноватоводных каридид. В сб.: "Моллюски. Вопросы теор.и прикл.малакологии. Тез.докл.Сб.второй", М.-Л., "Наука", с.ІІ-24.
- Эберзин А.Г. 1967. Солоноватоводные каридиды шлюпена СССР. Часть V. Тр.ПИН АН СССР, т.ІІ2, М., с.І-168.
- Эберзин А.Г. 1968. Граница между неогеновыми и четвертичными отложениями в Понто-Каспийском бассейне. В сб.: "Граница трет.и четв.периодов", МГК, XXIII сессия, докл.сов.геол., М., "Наука", с.І7-22.
- Эберзин А.Г., Дзвела М.Ф. 1962. Аналогн босфорских слоев Камышбуруна в Гурии. ДАН СССР, т.146, № 4, М., с.890-892.

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ И НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ЭКОГЕНЕЗА
МОЛЛЮСКОВ ПОЗДНЕПАЛЕОГЕНОВЫХ МОРЕЙ ГРУЗИИ

В пределах Грузии верхнепалеогеновые отложения пользуются широким рас пространением. В некоторых районах они содержат богатые и разнообразные комплексы моллюсков. Особенно многочисленны их ископаемые остатки в Ахалцхской депрессии (верхний эоцен и олигоцен), в Раче, Лечхуми (верхний эоцен), несколько меньше - в Абхазии и Мегрелии (верхний эоцен), в Картлийской депрессии (верхний эоцен, олигоцен) и в Гурии (олигоцен).

Ахалцхский позднеэоценовый комплекс насчитывает более двух сотен видов моллюсков. По мнению Н. Д. Кучулориа (1960), К. Г. Татишвили (1965) и др., вплотную занимавшихся палеоэкологическими исследованиями моллюсков этого района, ахалцхский водоем в позднеэоценовое время представлял собой обширный залив единого океанического бассейна, имевший свободную связь с открытым морем.

По данным К. Г. Татишвили (1965), на протяжении своего существования ахалцхское позднеэоценовое море характеризовалось нормальной соленостью вод - в толще осадков этого времени, помимо раковин стеногалинных моллюсков, встречаются также остатки мелких и крупных фораминифер, кораллов, морских ежей, морских лилий, крабов, акул. Следует предположить, что оказавшиеся в этом регионе вследствие позднеэоценовой трансгрессии организмы нашли для себя вполне благоприятные условия обитания. Именно поэтому к концу позднего эоцена представители большинства групп моллюсков достигли здесь определенно го расцвета.

В период существования позднеэоценового ахалцхского залива, в зависимости от тектонических движений колебательного характера, связанных с еще неполностью затихшей вулканической деятельностью, неоднократно менялся характер осадконакопления. Поднятия и опускания морского дна и питающих провинций вызывали на одном и том же участке изменение характера осадков, что, в свою очередь, влекло за собой смену биоценологических группировок. Последние, однако, в отдельные, неблагоприятные для их существования моменты, по-видимому, не исчезали и не вымирали полностью, а перемещались. Распространяясь на новые участки дна, они уступали свои прежние места обитания другим биоценологическим группировкам, более приспособленным к жизни в данных условиях.

Палеоэкологические наблюдения над позднеэоценовыми моллюсками показали, что в течение позднего эоцена, по-видимому, не происходило особенно резких колебаний температур. Фауна обитала при хорошей вентиляции придонных слоев воды, особенно на мелких участках морского дна. Биомические условия были весьма благоприятными для бурного развития водорослей, которые и являлись основой для органического детрита - пищи двустворок и некоторых брюхоногих моллюсков. Этим, вероятно, можно объяснить тот факт, что в позднеэоценовое время особенно развились и распространились растительноядные брюхоногие - *Trochus*, *Calyptraea*, *Xenophora*. В некоторых местах, где были более подходящие условия - грунт, аэрация, глубины и т. д. - расцветали популяции *Turritella*.

В северо-западной части бассейна отложения верхнего эоцена не охарактеризованы остатками моллюсков, так же, как и однообразные осадки северной периферии. Отсутствие раковин моллюсков в этих частях бассейна, равно

как и в центральной его части, вероятно объясняется тем, что в позднем эоцене здесь были несколько большие глубины. К концу эоцена началось обмеление моря, о чем свидетельствует характер отлагавшегося крупнопесчанистого материала. К моменту наступления олигоценовой трансгрессии это была уже достаточно обмеленная прибрежная полоса (Татишвили, 1965).

Верхнеэоценовые отложения Рачи, Лечхуми, Абхазии и Мегрелии детально были изучены В.Д.Эпиташвили (1965). По ее данным, сравнение моллюсковых комплексов с таковыми одновозрастных отложений исследованного региона и Ахалцихской депрессии показало наличие целого ряда общих видов. Общие с лечхумским комплексом виды моллюсков встречаются и в верхнеэоценовых отложениях Картли, в окрестностях сел.Крисхеви (И.В.Качарава, 1955), а также в одновозрастных осадках Абхазии и Мегрелии (Эпиташвили, 1965).

Наличие общих видов моллюсков в верхнеэоценовых отложениях упомянутых районов Грузии позволяет предположить довольно тесную связь между этими участками позднеэоценового бассейна; при этом, некоторые различия в составе моллюсковых комплексов указывают на то, что условия существования в отдельных местах водоема были неодинаковыми. Наиболее благоприятными они были, вероятно, на участке нынешней Ахалцихской депрессии, где фауна особенно многочисленна и разнообразна.

Сравнение позднеэоценовых моллюсковых комплексов Рачи и Лечхуми с таковыми синхронных отложений Армении, Азербайджана, Крыма и Северной Болгарии также показало наличие множества общих форм. Это позволило В.Д.Эпиташвили (1965) высказать мнение о том, что все отмеченные участки, входившие в единую средиземноморскую полосу, в позднем эоцене были тесно связаны друг с другом.

Нижнеолигоценовые отложения почти по всей территории Грузии трансгрессивно залегают на осадках верхнего эоцена. Они наиболее хорошо охарактеризованы фауной в Ахалцихской депрессии. Моллюсковые комплексы, сходные с ахалцихскими, содержатся в одновозрастных отложениях Картли и Гурии.

Экологический анализ моллюсков, проведенный нами ранее, показал, что нижнеолигоценовые отложения Грузии, также как и верхнеэоценовые, отлагались в бассейне с нормальной соленостью. По всей полосе Юга СССР — от Украины до Закаспия включительно — и в некоторых странах Европы (Болгария, Румыния, Венгрия), нижнеолигоценовые отложения содержат морские комплексы моллюсков (Казахашвили, 1969, 1984).

Тем не менее, при сравнении моллюсковых комплексов позднего эоцена и раннего олигоцена становится очевидным, что представители этих фаун не были филогенетически связаны друг с другом. Верхнеэоценовые отложения Грузии содержат остатки моллюсков, характерных для синхронных осадков Центральной и Южной Европы (полосы Тетиса), в то время как раннеолигоценовый комплекс из песчаников каратубани и их аналогов почти идентичен с таковым рупельского яруса Северной Европы и свидетельствует о миграции фауны с севера (Казахашвили, 1969, 1984). О близости раннеолигоценовых фаун Ахалцихского и Майнского бассейнов писали еще С.Г.Симонович и А.И.Сорокин (1886). Высказанное этими исследователями мнение подтверждал и И.В.Качарава (1961).

Рубановские и никопольские слои Украины также содержат бореальный комплекс моллюсков, указывающий на связь этого региона с северным морем в раннем олигоцене (Veselov, 1979). На основании появления в нижнеолигоценовых отложениях Словакии, Северной Венгрии, Трансильвании, Эвксино-Кавказской области сходных бореальных комплексов планктонных фораминифер, а также нанопланктона (Baldi-Beke, 1977), Т.Балди также отмечал наличие связи между этими регионами и Северным морем в начале олигоцена (Baldi, 1979).

Резкая смена фаунистических комплексов на грани эоцена и олигоцена приводит к заключению, что с наступлением олигоценовой трансгрессии в бассейне произошли довольно значительные изменения гидрологического режима.

Основным фактором, вероятнее всего, следует считать понижение температур, вызванное общими изменениями климата в сторону похолодания. Об этом свидетельствуют многочисленные данные, полученные за последнее время в результате изучения различных групп организмов и особенно, остатков растений, содержащихся в верхнеэоценовых и нижнеолигоценовых отложениях южной полосы СССР (Лавров, Панова, 1984; Баранова и др., 1984) и некоторых стран Европы Poore, Matthus, 1984; Sittler, 1984; Baldi & all., 1984; Pomerol, 1985). По данным Лаврова и Пановой (1984), по всей полосе Кавказа СССР, в том числе и в Закавказье, на границе эоцена и олигоцена произошла смена климата от субтропического, переменного от влажности к сухости, до умеренно-теплого, гумидного.

Следует предположить, что в результате тектонических перестроек, имевших место в конце эоцена и в начале олигоцена, связь водоема, занимавшего территорию Грузии, с областью Тетиса была прервана и установилась связь с бореальной провинцией Европы.

Не менее важным фактором, вызвавшим замещение позднеэоценовых биоценозов раннеолигоценовыми, свойственными совершенно иным бассейнам, а именно, халкумскому - Южной Украины и Северного Кавказа и рипельскому - Западной Европы, можно считать некоторое понижение солености вод, довольно значительное на отдельных участках ахалцихского раннеолигоценового водоема, отмеченное нами ранее (Казахашвили, 1969).

С наступлением олигоценовой трансгрессии в бассейн, занимавший территорию Грузии, проникли представители раннеолигоценовой стеногалинной бореальной фауны.

Как отмечал Л.Ш.Давиташвили (1943), иммиграция в ту или иную область организмов, способных жить в этой области, отнюдь не происходит мгновенно, даже с точки зрения масштабов геологического времени: водворение населения осуществляется в результате довольно длительного и сложного процесса. Население новых видов и их обоснование на новых местах происходит в некоторой последовательности, путем возникновения переходных биоценозов, сменяющих друг друга во времени до установления относительно постоянной системы биоценозов в данной области. Кроме того, заселение различных биотопов не может быть осуществлено без некоторой адаптивной радиации. Все эти процессы требуют немало времени.

Принимая во внимание длительность процесса замещения старых биоценозов новыми, связанное с изменениями гидрологических условий бассейнов, следует допустить, что отмеченные нами явления, т.е. прекращение связи бассейна, занимавшего территорию Грузии с Тетисом и воссоединение его с бореальной провинцией, протекали в определенной последовательности. Сначала, в конце позднего эоцена, произошло обособление водоема, в результате чего началось понижение солености вод, повлекшее за собой гибель подавляющего большинства стеногалинной позднеэоценовой фауны, а затем установилась связь с северной областью. Вторжение холодных водных масс явилось причиной окончательного вымирания позднеэоценовой теплолюбивой фауны и способствовало адаптации и экогенетической экспансии иммигрантов - заселению ими различных высвободившихся биотопов.

Примечательно, что раннеолигоценовый комплекс моллюсков состоит из представителей стеногалинных родов, которые, однако, способны переносить

некоторое понижение солености вод. Вероятно поэтому, оказавшиеся в водоеме, занимавшем территорию Грузии, морские моллюски смогли более или менее приспособиться к новым экологическим условиям.

Однако, существование сформировавшихся в раннем олигоцене моллюсковых биоценозов, по-видимому, было кратковременным. Следует предположить, что иммигранты успели заселить только лишь мелководные биотопы раннеолигоценового водоема, так как ископаемые остатки встречаются, главным образом, в отложениях литоральной, прибрежной полосы бассейна. Глубоководные отложения т.н. майкопской серии не содержат органических остатков. Очевидно, биотопы более глубоких частей водоема так и остались незаселенными на протяжении всего раннего олигодена. Согласно Л.Ш.Давиташвили (1943), в сравнительно глубоких частях морских или озерно-морских бассейнов, где живут преимущественно стеногалинные и стенотермные организмы, которые при изменении условий вымирают раньше всех, новое население может обосноваться лишь позже, чем в других, более мелководных частях бассейна.

Причиной кратковременного существования раннеолигоценовой фауны, нам кажется, следует считать дальнейшее понижение солености, вызванное прекращением или ослаблением связи раннеолигоценового бассейна с открытыми морскими пространствами. Это явление на границе раннего и среднего олигодена привело к образованию обширного замкнутого или полужамкнутого соленовского солоноватоводного водоема, который характеризовался своеобразными гидрологическими условиями. Систематический состав соленовских комплексов указывает на то, что соленовский водоем характеризовался значительно пониженной соленостью по сравнению с раннеолигоценовым, от которого он обособился в начале среднего олигодена.

Прогрессировавшее опреснение раннеолигоценового бассейна повлекло за собой вымирание сначала основной массы стеногалинных, а в дальнейшем и многих эвригалинных морских моллюсков. Понижение солености и ряд других факторов способствовали распространению солоноватоводных моллюсков по всей площади обширного соленовского водоема. Занимая высвободившиеся от стенобионтных форм экологические ниши, они постепенно освоили различные биотопы дна от мелководных до сравнительно глубоководных.

Таким образом, с конца раннего олигодена происходило, с одной стороны, сокращение ареала и постепенное угасание представителей стенобионтных родов, а с другой – возникновение и экогенетическая экспансия эндемичных таксонов. Эти процессы протекали на фоне прогрессировавшего понижения солености вод и в первой половине среднего олигодена привели к окончательному формированию соленовских солоноватоводных биоценозов (Казахшвили, 1984).

Соленовские отложения в некоторых районах Грузии перекрываются мелководными осадками серогозского горизонта, содержащими солоноватоводные комплексы моллюсков (нижние корбулевые песчаники и лигнитоносная свита Ахалцихской депрессии, песчаники Тори и Гори в Картли, конгериевые слои в Гурии), в других – некоторые разрезы Картли и Западной Грузии – отложениями майкопской серии.

В состав комплекса нижних корбулевых песчаников Ахалцихской депрессии, главным образом, входят виды моллюсков, унаследованные от соленовского водоема. К этой же генетической группе следует отнести виды, известные из соленовских отложений других районов Юга СССР – Устьурт, Приаралье, Северный Кавказ, не найденные до настоящего времени в синхронных отложениях Грузии, однако встречающиеся в корбулевых слоях Ахалцихской депрессии.

Залегающая на нижних корбулевых песчаниках этого района лигнитоносная

или нижняя пестроцветная свита содержит комплекс моллюсков, представленный, в основном, характерными для нижних корбулевых песчаников видами. Ассоциация моллюсков этой свиты состоит как из морских родов, способных переносить значительное понижение солености, так и эвригалинных форм, а также пресноводного рода *Hydrobia*.

В Гური́йской депрессии аналог соленовского горизонта — остракодовый пласт — перекрывается слоями с *Congerina nysti*. Состав комплекса моллюсков идентичен таковому из нижних корбулевых песчаников и лигнитоносной свиты Ахалцихской депрессии.

Обнажающиеся в г.Гори корбулевые слои охарактеризованы моллюсками, большинство из которых встречается в нижнекорбулевых отложениях Ахалцихской депрессии и в конгериевых слоях Гурии.

На остальной территории Грузии синхронные отложения представлены майкопской серией осадков.

Серогозские отложения в Грузии, в отличие от соленовских, представлены литологически разнообразными породами: крупно- и мелкозернистыми песчаниками, конгломератами, ракушниками и песчанистыми глинами. Своеобразный характер отложений, по-видимому, следует объяснить палеогеографическими изменениями, имевшими место на территории Грузии во второй половине среднего олигоцена.

К концу существования соленовского бассейна, тектонические движения вызвали неравномерное погружение отдельных участков водоема и образование между ними поднятий. Погружение дна обусловило быстрое захоронение осадков без длительной переработки; поднятия отдельных участков суши способствовали образованию более сильного уклона рек, привнесивших в этот водоем большое количество грубообломочного материала. Эти же явления привели к образованию в серогозском бассейне отдельных изолированных или трудно сообщавшихся между собой участков с различными условиями для жизни организмов. На это указывает, при идентичном составе, значительное превалирование того или иного элемента фауны в биоценозах различных участков водоема.

В мелководных частях бассейна большой приток пресных вод способствовал дальнейшему опреснению. Создались благоприятные условия для развития и адаптивной радиации некоторых элементов соленовской фауны, приспособившихся к новой, изменившейся среде. Наряду с эврибионтными моллюсками в серогозском водоеме обитали различные солоноватоводные остракоды, для развития которых сильно пониженная соленость создавала благоприятные условия.

Во внутренних депрессионных частях бассейна продолжалось накопление относительно глубоководных песчано-глинистых пород майкопской серии.

Дальнейшие тектонические движения привели к образованию на нынешней территории Ахалцихского района лагуны, в которой происходило накопления пестроцветных глин и песчаников, а также большого количества растительных остатков. Присутствие залежей угля в нижней пестроцветной свите свидетельствует о пыльном расцвете влаголюбивой древесной растительности на заболоченных берегах ахалцихской лагуны. В пестроцветных отложениях лигнитоносной свиты наблюдается чередование песчаников и конгломератов, содержащих массовые скопления раковин моллюсков морского, солоноватоводного и пресноводного происхождения, со слоями, лишенными донных организмов. Это указывает на то, что в связи с периодическим увеличением притока пресных вод, соленость ахалцихской лагуны неоднократно резко понижалась, что влекло за собой частичную гибель ее донного населения.

Таким образом, можно заключить, что в самом конце среднего олигоцена,

в серогозское время, территорию Грузии занимал бассейн, имевший затрудненную связь с открытым морем. Одним из наиболее изолированных участков этого водоема, по-видимому, был ахалцихский, представлявший собой опресненную лагуну. Глубокие части майкопского моря по-прежнему оставались непригодными для жизни бентоса.

Сравнение моллюсковых комплексов показало, что между представителями фаун соленовского и серогозского водоемов существовала тесная филогенетическая связь. Биоценозы серогозского бассейна развивались в сильно опресненных условиях. Они сформировались, главным образом, за счет пышного расцвета тех представителей соленовской солоноватоводной фауны, которые смогли приспособиться к изменившейся среде.

Моллюсковые комплексы соленовских и серогозских отложений отражают отдельные ступени единого солоноватоводного этапа в развитии олигоценовой фауны Грузии, соответствующего по времени среднему олигоцену (Казахашвили, 1984).

Среднеолигоценовые отложения в Грузии перекрываются морскими осадками хаттского яруса, которые местами охарактеризованы моллюсками. Наиболее полно они представлены на южном борту Картлийской депрессии, в разрезе Уплисцихе, где на основании моллюсковых комплексов Т.А. Курцхалия (1975, 1982) были выделены нижняя и верхняя части этого яруса.

В нижнехаттских отложениях, наряду с морскими моллюсками все еще присутствуют некоторые виды эврибионтных родов, характерные для соленовских и серогозских осадков Ахалцихской депрессии, песчаников Тори и Гори, а также конгериевых слоев Гурии. Появление в нижнехаттских отложениях морских стеногалинных моллюсков позволило Т.А. Курцхалия (1982) подтвердить высказанное нами предположение о том, что во время их седиментации произошло восстановление связи водоема, занимавшего территорию Грузии с нормальносоленным морем (Казахашвили, 1969, 1971).

В Ахалцихской депрессии нижнехаттским отложениям, по-видимому, соответствуют верхние корбулевые песчаники, которые содержат виды моллюсков, характерные для нижних корбулевых песчаников и лигнитоносной свиты серогозского возраста. Однако наряду с ними появляются довольно многочисленные представители стеногалинных родов моллюсков, указывающих на связь с полносоленным морем. Следует предположить, что связь ахалцихского водоема с морем была кратковременной, так как залегающая на относительно маломощных верхнекорбулевых песчаниках бенарская свита представлена лагуно-континентальными осадками.

В верхнехаттских отложениях Восточной Грузии встречается богатый комплекс смешанной олигоцен-миоценовой фауны моллюсков. Однако значительное преобладание в нем олигоценовых видов, дало основание Т.А. Курцхалия (1982) отнести вмещающие породы к верхнему хатту.

Верхнеолигоценовые отложения в улисцихском разрезе перекрываются фаунистически охарактеризованными осадками аквитанского яруса.

На остальной территории Грузии хаттским и аквитанским отложениям соответствуют песчано-глинистые осадки майкопской серии.

Таким образом, изучение моллюсковых комплексов из верхнепалеогеновых отложений Грузии показало, что они отражают неоднократную смену гидрологических условий в водоемах, занимавших территорию Грузии в течение позднего эоцена и олигодена. На основании этого в истории развития позднепалеогеновых бассейнов Грузии и населявших их фаун, довольно четко выделяются четыре последовательных этапа.

Первому, морскому этапу соответствуют отложения верхнего эоцена, характеризующиеся теплолюбивыми комплексами моллюсков средиземноморского типа. Второй этап представляют морские отложения нижнего олигоцена с бореальной фауной моллюсков. Третий, солонатоводный этап объединяет соленовский и серогозский горизонты, охарактеризованные специфическими комплексами моллюсков и остракод. Четвертому, заключительному морскому этапу отвечают отложения хаттского яруса, содержащие стеногалинную фауну моллюсков.

A BRIEF STORY OF DEVELOPMENT AND SOME FEATURES OF THE
ESCOGENESIS OF MOLLUSCS OF THE LATE PALEOGENE SEAS OF GEORGIA

Zn.R.Kazakhashvili

SUMMARY

The study of mollusc associations for the Upper Paleogene deposits of Georgia shows, that they reflect repeated changes of hydrologic conditions in the basins, occupying the territory of Georgia during the Late Eocene and Oligocene. On this basis four successive stages are distinguished well enough in the history and of their inhabited faunas.

The first marine stage corresponds to the Upper Eocene deposits being characterized by associations of heat-loving molluscs of the Mediterranean type. The second stage is represented by the marine Lower Oligocene deposits but with the boreal complexes of the molluscs. The third brackish stage unites the Solenoe and Serogozian horizons with the specific complexes of the molluscs and ostracods. The fourth final stage corresponds to the Chattian deposits, containing the stenohaline mollusc fauna.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранова Ю.П., Биске С.Ф., Кистерова И.Б. 1984. Северо-Восточная Азия на рубеже между эоценом и олигоценом. В сб.: "Среда и жизнь на рубежах эпох кайнозоя в Сибири и на Дальнем Востоке". Новосибирск, "Наука".
- Давиташвили Л.Ш. 1943. Дарвинизм и проблема накопления горючих ископаемых. Вестн.Гос.музея Грузии, XII-A, Тбилиси
- Казакхашвили Ж.Р. 1969. Раннеолигоценовые моллюски Ахалцихской депрессии и условия их существования. Тбилиси, "Мецниереба".
- Казакхашвили Ж.Р. 1971. К вопросу о геохронологическом расчленении олигоценовых отложений Ахалцихской депрессии. Сообщ.АН ГССР, 62, I, с. 237-240.
- Казакхашвили Ж.Р. 1984. Палеобиологическая история моллюсковой фауны соленовского горизонта Грузии. Тбилиси, "Мецниереба."
- Качаравა И.В. 1955. Палеоген Карталинской депрессии и смежных с нею районов. Тр. ГИН АН ГССР, 8 (13), с.113-179.
- Качаравა И.В. 1961. Очерк геологии Ахалцихской депрессии. Тр. ГИН АН ГССР, 12 (17), с.103-136.
- Курцхалия Т.А. 1975. Моллюсковая фауна уплисцихского горизонта. Тр.ВНИГНИ, Груз.отд., вып.188.
- Курцхалия Т.А. 1982. Об аналогах хаттского и аквитанского ярусов в Восточной Грузии. Изв.Геол.об-ва Грузии, т.9, вып.1-2.

- Кучулория Н.Д. 1960. Палеоэкология позднеэоценовой фауны Ахалцихского бассейна. Автореф. канд. дисс., Ленинград.
- Лавров В.В., Панова Л.А. 1984. Геологические события у рубежа эоцена и олигоцена в Арало-Тургайском и сопредельных регионах Казахстана. В сб.: "Среда и жизнь на рубежах эпох кайнозоя в Сибири и на Дальнем Востоке". Новосибирск, "Наука".
- Симонович С.Г., Сорокин А.И. 1986. Краткий очерк геологических явлений в Ахалцихском третичном бассейне. Матер. по геол. Кавказа, сер. I, кн. I3. Тифлис.
- Татишвили К.Г. 1965. Моллюски позднего эоцена и раннего олигоцена Ахалцихской депрессии. Тбилиси, "Мецниереба".
- Эпиташвили В.Д. 1965. Фауна и стратиграфия верхнеэоценовых отложений Рача-Лечхуми. Автореф. канд. дисс., Тбилиси.
- Baldi T. 1979. Changes of Mediterranean and boreal influences in Hungarian marine molluscfaunas since Kiscellian until Eggenburgian times. The stage Kiscellian. Ann. Geol. Pays Hellen., VII Congr. CMNS, Athen, I.
- Baldi T., Horvath M., Nagymarosy A., Varga P. 1984. The Eocene-Oligocene boundary in Hungary. The Kiscellian stage. Acta geol. Hungar., 27, N 1-2.
- Baldi-Beke M. 1977. A budai oligocene zetegtani es faciestani tagolodasa nannoplankton alapjan. Földt. Közl., 107, Budapest.
- Pomerol Ch. 1985. La transition Eocene-Oligocene est-elle un phenomene progressif ou brutal. Bull. Soc. geol. France, 1, N 2.
- Poore R., Matthus R. 1984. Oxygen isotope ranking of Late Eocene and Oligocene planctonic foraminifers: implications for Oligocene sea-surface temperatures and global ice-volume. Marine Micropaleontol., 9, N 2.
- Sittler G. 1984. Essai de zonation palynologique des depots paleogenes des bassins tributaires de la Vallee du Rhone et du Midi mediterraneen. Geol. France, N 1-2.
- Veselov A.A. 1979. To the accurate definition of the stratigraphical correlation of the Oligocene - Lower Miocene border marking horizons of the Eastern and Central Paratethys. Ann. Geol. Pays Hellen., VII Congr. CMNS, Athen, I.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА
НЕКОТОРЫХ ГРУПП ОСТРАКОД

Остракоды представляют своеобразную группу низших ракообразных, панцирь которых состоит из двух створок. Вдоль спинного края раковины расположен замок, строение которого у отдельных групп остракод различно.

Строение замка является родовым признаком, а расположение и форма мускульных бугорков — характерным признаком семейства.

Совокупность таких признаков как форма и скульптура раковины, строение поровых каналов и др. используются при установлении отдельных видов.

Остракодам свойственны широкая возрастная изменчивость и четко выраженный половой диморфизм.

Игнорирование явления возрастной изменчивости приводит к ошибочным выводам — разновозрастные индивиды одного и того же вида нередко выделяются в самостоятельные таксономические единицы, что вносит определенную путаницу в систематику остракод.

Раковины молодых особей, некоторых видов киммерийских и куяльницких остракод сильно отличаются по форме от раковин взрослых экземпляров тех же видов. Например, у молодых особей вида *Caspiolla elegans* (Mehes) имеются тонкостенные раковины грушевидной формы. Передний конец дугообразно закруглен, задний — резко скошен; сильно заострен в нижней части и оттянут книзу; спинной край сильно выгнут, брюшной край вогнут в задней трети. Передний конец значительно выше заднего. В последующих стадиях индивидуального развития наблюдается закругление и увеличение высоты заднего конца раковины — высота его приближается к высоте переднего конца; спинной край становится менее выгнутым. У взрослых особей этого вида раковина крупная, сильно выпуклая, продолговато-овальная, спинной край слегка выгнут, брюшной край вогнут в средней части. Передние и задние концы дугообразно закруглены; лишь задний конец правой створки слабо заострен в нижней части.

Для диагностики видов остракод большое значение имеет изучение явления полового диморфизма.

Несмотря на общее сходство раковин особи разных полов одного и того же вида отличаются друг от друга. Эти отличия иногда довольно значительны. Поэтому нередки случаи, когда признаки пола принимались за видовое отличие и выделенные таким образом виды запутывали и без того неразработанную систематику остракод.

Например, вид *Cyprideis littoralis* (Brady) был описан Г. Мехесом (G. Mehes, 1908), как новый вид *Cytheridea pannonica* Mehes лишь на том основании, что передний край раковины исследованных им особей были снабжены тремя-пятью шипиками. Однако, изучив признаки полового диморфизма у этого вида, мы убедились, что присутствие шипиков на переднем крае раковины свойственно самцам этого вида.

Разработку основ систематики остракод затрудняет и то обстоятельство, что часто признаки полового диморфизма отчетливо проявляются лишь на последних стадиях индивидуального развития животного и поэтому не обнаруживаются на личиночных раковинах.

Как известно, в ископаемом материале иногда присутствуют лишь одни самки, а самцы встречаются редко. Это объясняется тем, что среди остракод одни виды размножаются путем амфигонии, другие — партеногенетически. Смешанное

размножение, — амфигония и партеногенез — бывает моноциклического, полициклического и ациклического типов и нередко зависит от внешних условий (З.С.Бронштейн, 1947).

Известно, что самцы некоторых групп остракод в одних географических пунктах присутствуют, в других же отсутствуют. Например, *Heterocypris incognita* (Ramd), обитающий в водоемах Северной Африки и размножающийся здесь половым путем. Самцов этого вида находили в водоемах Венгрии и Богемии и изредка — Северо-Восточной Германии, однако они не отмечены в водоемах Центральной Германии, Европейской части СССР, Северного Кавказа, Закавказья, Средней Азии и Сибири (З.С.Бронштейн, 1947).

По З.С.Бронштейну (1947), все виды рода *Cytherissa*, обитающие в озере Байкал, размножаются путем амфигонии. Лишь единственный вид этого рода — *Cytherissa lacustris* G.O.Sars, в других водоемах (озера Европы, Кавказа, Средней Азии и Алтая) размножаются исключительно партеногенетически. Автор допускает возможность, что среди популяций остракод, размножающихся путем амфигонии, имеются и бессамцовые линии. Этот случай можно объяснить принадлежностью данной популяции к другой расе или генотипу.

Партеногенетическое размножение наблюдается среди остракод как семейства *Cytheridae*, так и семейства *Cyprididae*, но не в равной степени.

Представители семейства *Cytheridae* размножаются преимущественно путем амфигонии. У некоторых подсемейств семейства *Cyprididae* преобладает партеногенетическое размножение, у других же — амфигония встречается так же часто, как и партеногенез.

Некоторые исследователи связывают различные способы размножения остракод с климатическими условиями.

Так, З.С.Бронштейн (1947) указывает, что ряд остракод в более южных широтах Европы и Африки размножается путем амфигонии, а в северных и средних областях — партеногенетически. Он высказывает предположение, что преобладание партеногенетического размножения в северных областях есть результат влияния ледникового периода. Переход к партеногенетическому размножению автор рассматривает не как прямое влияние внешней среды на физиологию организма, а как результат отбора, который имел место после отступления ледников, в отношении рас, размножающихся этими двумя путями. По-видимому, этим объясняется тот факт, что самцы в численности всегда уступают самкам. С этим связано, по-видимому, в некоторых случаях и присутствие в ископаемых комплексах остракод большого количества раковин самок, при незначительном количестве или полном отсутствии раковин самцов.

Изучение явления полового диморфизма у остракод на современном материале несомненно приводит к более эффектным результатам, чем на ископаемом. Однако половые признаки, установленные для современных остракод, дают возможность разграничения дола и у ископаемых.

Установление половых признаков у ископаемых остракод имеет немаловажное значение для изучения их систематики и филогенеза.

Изучением полового диморфизма на ископаемых раковинах остракод в разное время занимались Ж.Ван-Веем (J.E.Veen-van, 1928), К.Александр (C.J.Alexander, 1932), Е.Трибель (Triebel, 1941), Б.Хилл (B.L.Hill, 1954), Г.Ортли (H.J.Oertli, 1956), А.Кей (A.V.Keij, 1957), Р.Реймент (R.A.Reyment, 1960). В работах этих исследователей подробно описывались наблюдаемые признаки полового диморфизма, с изображениями раковин различных полов.

В отечественной литературе некоторые сведения о половом диморфизме у ископаемых мезозойских и кайнозойских остракод приведены в работах А.В.Швей-

ера (1949), М.И.Мандельштама (1963) и др.

Е.И.Шорников (1966), изучивший половой диморфизм у представителей рода *Leptocythere* из различных районов Азово-Черноморского бассейна, Каспийского и Средиземного морей, установил, что раковины самок рода *Leptocythere* выше, чем у самцов, и их очертания более или менее приближаются к прямоугольной форме. У самцов задний конец значительно ниже переднего. У самок, в большинстве случаев, в заднебрюшной части створок имеется один-два бугорка. Раковины самцов ячеистых форм всегда полностью покрыты ячеистой скульптурой; в задней части створок у них бугорки или отсутствуют, или же имеется валик, тянущийся вдоль нижнего и заднего краев.

В киммерийских и куяльницких отложениях Западной Грузии встречаются многочисленные представители рода *Leptocythere*. Из них виды, описанные В.Э.Ливенталем (1929): *Leptocythere andrussovi* (Liv.), *L.saljanica* (Liv.), *L.picturata* (Liv.), *L.palimpsesta* (Liv.), *L.olivina* (Liv.), по округленно-четырёхугольной форме раковины и характеру ячеистой скульптуры обнаруживают между собой большое сходство. Отличия их состоят в различном количестве бугорков, расположенных в задне-брюшной части створок. Число бугорков у *Leptocythere andrussovi* - 2, у *L.saljanica* - I средний, у *L.picturata* - I задний, у *L.palimpsesta* - вместо бугорка развита складочка, а задняя часть раковины *L.olivina* совершенно лишена скульптуры.

Еще в 1949 году А.В.Швейер высказал мнение о том, что различия в степени развития бугристой скульптуры у названных видов не могут быть использованы в качестве видового критерия; тем более, что все эти виды характеризуются одним и тем же стратиграфическим и эколого-географическим распространением.

Г.И.Кармишина (1969), изучившая все перечисленные виды (за исключением *Leptocythere olivina*) методом вариационной статистики, считает целесообразным объединить их в один вид - *Leptocythere andrussovi*, характеризующийся максимальной межвидовой изменчивостью.

Принимая во внимание признаки полового диморфизма у современных ячеистых *Leptocythere* и детально изучив раковины ископаемых представителей отмеченных видов, мы пришли к заключению, что виды: *Leptocythere andrussovi* (Liv.), *L.saljanica* (Liv.), *L.picturata* (Liv.), *L.palimpsesta*, а также и *L.olivina* должны быть объединены в один вид *Leptocythere andrussovi* (Liv.). Из них формы, обладающие одним или двумя бугорками в заднебрюшной части и имеющие более или менее прямоугольные очертания - *L.andrussovi*, *L.saljanica*, *L.picturata*, возможно, являются самками вида *L.olivina* (в широком понимании вида), а формы, лишенные бугорка (*L.olivina*) или снабженные складочкой в заднебрюшной (*L.palimpsesta*), у которых в большинстве случаев задний конец ниже переднего и уже закруглен, по всей вероятности, относятся к самцам вида *Leptocythere andrussovi* (Liv.).

В киммерийских и куяльницких отложениях Западной Грузии были встречены многочисленные формы, описанные нами вначале как *Leptocythere sp.* Среди представителей этого рода по форме и характеру скульптуры раковины в нижней части раковины развит валик, параллельный брюшному краю, переходящему вблизи заднего конца в удлиненный, плоский бугорок они обнаруживают наибольшее сходство с *Leptocythere circumeulcata* var. *arscheronica* Suz., найденной А.В.Сузиным (1956) в ашчеронских отложениях Северного Предкавказья (р.Аксай) в большом количестве, а в понтических отложениях Кубани - в единственном экземпляре.

На основе изучения наших форм и литературных данных мы пришли к мысли

о том, что отличия, наблюдаемые между *Leptocythere circumsulcata* var. *apscheronica* и основным видом, выделенным А.В.Сузиным под названием *L.circumsulcata* Suz., по-видимому, обусловлены не межвидовыми или внутривидовыми, а явлением полового диморфизма.

Е.И.Шорников (1966), изучивший современных представителей рода *Leptocythere*, отмечает, что половым признаком у самок этого рода является наличие вдавленности в задне-брюшной части раковины, совершенно лишенной скульптуры. У самок одного и того же вида скульптура может состоять из беспорядочно расположенных ямочек; иногда, особенно в задней части, они группируются по четыре-шесть, образуя скульптуру из крупных пяти-шестиугольных ячеек, внутри которых расположены мелкие ямочки. В некоторых случаях эти ямочки сливаются между собой и возникает только лишь крупноячеистая скульптура.

По описанию А.В.Сузина (1956), у вида *Leptocythere circumsulcata* (мэотис-акчагыл) вокруг всей створки, вдоль ее краев намечается желобок, который особенно хорошо выражен на брюшном и заднем краях. Скульптура стенки у этого вида сильно варьирует. В редких случаях она вовсе отсутствует; довольно часто наблюдаются только мелкие точечные ямки, густо покрывающие всю поверхность раковины (такая скульптура характерна для личиночных особей). В большинстве случаев у взрослых особей мелкоячеистая скульптура покрывает только переднюю половину створок, а задняя несет ясно выраженную сеть широких ячеек с ямками внутри.

По нашему мнению, признаки описанного А.В.Сузиным (1956) вида *Leptocythere circumsulcata* (характер скульптуры, наличие углубленного желобка, особенно хорошо развитого на брюшном и заднем концах), настолько совпадают с характерными признаками самок рода *Leptocythere* (Е.И.Шорников, 1966), что под видовым названием *Leptocythere circumsulcata* А.В.Сузиным были описаны, по-видимому, только самки этого вида.

Наличие у форм, найденных нами в киммерийских и куяльницких отложениях Западной Грузии, и форм, описанных А.В.Сузиным, как *L.circumsulcata* var. *apscheronica*, в задне-брюшной части раковины валика, характерного для самцов рода *Leptocythere* (Е.И.Шорников, 1966), указывает на то, что эти формы являются самцами вида *Leptocythere circumsulcata* Suz.

Таким образом, при выделении новых видов рода *Leptocythere* необходимо принимать во внимание признаки полового диморфизма.

Детальное изучение онтогенеза и внутривидовой изменчивости позволило нам выявить, что помимо указанных изменчивых признаков среди некоторых групп киммерийских и куяльницких остракод, проявляется и половой диморфизм.

Основные половые различия у изученных нами видов - *Loxosoncha djaffarovi* (Schn.), *Cytherissa bogatschovi* (Liv.), *Cyprideis littoralis* (Brady), *Leptocythere pokveschica* Vek. выражаются в соотношении длины, высоты и выпуклости створок (дифференциация половых признаков проводилась по методу А.В.Швейера, 1949). С этой целью мы выбирали обе створки раковин как самцов, так и самок (примечательно, что при установлении пола обязательно наличие обеих створок, так как у некоторых видов остракод створки значительно отличаются друг от друга). Построив ряды раковин самцов и самок, мы произвели измерения длины и высоты каждой створки отдельно и составили сводные таблицы для каждого вида, где обозначаются минимальные, средние и максимальные размеры длины и высоты правой и левой створок в отдельности.

Таблица
средних и крайних показателей длины и высоты для левых и правых
створок

Створка	Измерение	Размеры в мм		
		миним.	средн.	максим.
<i>Loxosoncha djaffarovi</i> (Schneider) ♀ (из 40 экземпляров)				
Правая	Длина	0,34	0,34	0,34
	Высота	0,21	0,21	0,21
Левая	Длина	0,34	0,36	0,36
	Высота	0,19	0,21	0,21
<i>Loxosoncha djaffarovi</i> (Schneider) ♂				
Правая	Длина	0,37	0,38	0,39
	Высота	0,18	0,18	0,19
Левая	Длина	0,38	0,39	0,39
	Высота	0,17	0,18	0,19
<i>Cytherissa bogatschovi</i> (Liv.) ♀ (из 58 экземпляров)				
Правая	Длина	0,79	0,80	0,82
	Высота	0,49	0,50	0,51
Левая	Длина	0,78	0,81	0,84
	Высота	0,51	0,50	0,52
<i>Cytherissa bogatschovi</i> (Liv.) ♂				
Правая	Длина	0,81	0,86	0,88
	Высота	0,45	0,48	0,48
Левая	Длина	0,81	0,84	0,86
	Высота	0,45	0,46	0,47
<i>Cyprideis littoralis</i> (Brady) ♀				
Правая	Длина	0,95	1,06	1,12
	Высота	0,59	0,64	0,68
Левая	Длина	1,02	1,09	1,12
	Высота	0,63	0,66	0,70
<i>Cyprideia littoralis</i> (Brady) ♂ (из 56 экземпляров)				
Правая	Длина	1,20	1,28	1,36
	Высота	0,63	0,66	0,71
Левая	Длина	1,23	1,29	1,36
	Высота	0,62	0,67	0,67
<i>Leptocythere pokveschica</i> Vek. ♂ (из 60 экземпляров)				
Правая	Длина	0,76	0,78	0,80
	Высота	0,46	0,48	0,49
Левая	Длина	0,72	0,75	0,78
	Высота	0,46	0,48	0,48

Створка	Измерение	Размеры в мм		
		миним.	средн.	максим.
	<i>Leptocythere pokveschica</i> Vek. ♀			
Правая	Длина	0,67	0,69	0,69
	Высота	0,36	0,36	0,37
Левая	Длина	0,68	0,70	0,70
	Высота	0,38	0,38	0,39

На основе проведенных измерений для вида *Loxosoncha djaffarovi* (Schn.) установлен коэффициент удлинения раковин у самцов - 0,49, а у самок - 0,60. Измерения высоты показали, что раковины у самцов низкие, а у самок - более высокие.

Таким образом, самцы этого вида обладают длинной и низкой, а самки - короткой и более высокой раковиной.

По всем остальным признакам раковины различного пола этого вида не отличаются друг от друга.

При изучении онтогенетического развития вида *Loxosoncha djaffarovi* выяснилось, что признаки полового диморфизма можно наблюдать лишь у половозрелых особей. У молодых экземпляров, которые отличаются от взрослых нежной ячеистой скульптурой и слабо выраженной бороздкой, признаки полового диморфизма не замечены.

Для вида *Cytherissa bogatschovi* (Liv.) коэффициент удлинения раковин у самцов равен 0,55, у самок - 0,62. Измерения высоты показали, что раковины самцов низкие, а самок - несколько более высокие.

Таким образом, раковины самок сильно выпуклые, высокие и короткие, а самцов - низкие, вытянутые и менее выпуклые.

Нам удалось проследить почти все стадии онтогенетического развития этого вида и установить, что отмеченные половые различия проявляются и на раковинах неполовозрелых особей.

На ранней стадии развития у представителей этого вида количество бугорков на поверхности створок обычно достигает семи. У половозрелых же особей число бугорков уменьшается до трех.

Выделенная А.В.Швейером (1949) "*Cytherissa bogatschovi* var. *elongata*" отличается от основного вида более продолговатой раковиной и сильно наклоненным книзу передним концом. Однако степень наклона переднего конца книзу является одним из наиболее изменчивых признаков основного вида *Cytherissa bogatschovi* (Liv.) и, по нашему мнению, вполне укладывается в пределы внутривидовой изменчивости. Продолговатость же, как мы уже отмечали, свойственна самцам *Cytherissa bogatschovi* (Liv.). Поэтому мы считаем, что ни один из отмеченных признаков не может быть использован для выделения таксономической единицы.

Для вида *Cyprideis littoralis* (Brady) коэффициент удлинения у самцов - 0,52, у самок - 0,60. Самцы этого вида обладают значительно более длинной раковиной, чем самки. Раковины самок несколько выше и более вздуты в задней половине, чем раковины самцов. Задние концы створок у самцов заострены, а у самок - закруглены. У большинства самцов на переднем крае правой створки, ближе к брюшному краю, расположено несколько небольших шипиков.

Для вида *Cyprideis littoralis* (Brady) коэффициент удлинения раковин у самцов - 0,52, а у самок - 0,66. Измерения высоты показали, что раковины самцов низкие, а самок - более высокие.

Таким образом, раковины у самцов вида *Leptocythere pokveschica* меньших размеров, более низкие и уплощенные, по сравнению с таковыми у самок. Раковины самок больше, выше и более выпуклые в задней трети.

При изучении онтогенетического развития вида *L. pokveschica* Vek. выяснилось, что отмеченные половые различия проявляются и на раковинах неполовозрелых особей.

У молодых экземпляров наружный краевой валик недоразвит и представлен в виде бугорка, которые далее, в зрелом возрасте, преобразуется в валик.

Таким образом, изучение полового диморфизма видов *Loxosconcha djaffarovi* (Schn.), *Cytherissa bogatschovi* (Liv.), *Cyprideis littoralis* (Brady), *Leptocythere pokveschica* Vek. показало, что основным половым признаком у изученных видов является форма раковины. Для самцов характерны низкие и вытянутые, а для самок — более высокие и выпуклые раковины.

В заключение следует отметить, что изучение полового диморфизма имеет большое значение для систематики ископаемых остракод, являющихся одной из руководящих групп фауны, широко используемых в целях стратиграфии осадочных образований.

ЛИТЕРАТУРА

- Alexander G.J. 1932. Sexual dimorphism in fossil Ostracoda. Amer. Midland Nat., vol. 13, N 5.
- Бронштейн З.С. 1947. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные, том II, вып. I.
- Yeen J.E. 1928. Die Cythereellidae der Maastrichter Turfkreide und des Kunrader Korraien-Kalkes von Sud-Limburg. Stoll. Mijnb. Cennots. v. Nederland en Kolonien, verhandeligen. Geol. Ser. Deel, IX.
- Кармишина Г.И. 1969. Об объеме видов некоторых плиоценовых остракод рода *Leptocythere*. Палеонт. журн. № 2.
- Keij A.J. 1957. Eocene and Oligocene Ostracoda of Belgium. Jhst. Royal Sci. Nat. Belgique, Mem. N 136.
- Ливенталь В.Э. 1929. Ostracoda ачкагельского и ашеронского ярусов по Бабананскому разрезу. Изв. Азерб. политехн. ин-та, Баку.
- Мандельштам М.И., Маркова Л.П., Рознева Т.Р., Степанайтис И.Е. 1962. Остракоды плиоценовых и постплиоценовых отложений Туркменистана (Справочник) Изд. АН Туркм. ССР, Ашхабад.
- Oertli H.J. 1956. Ostracoden aus der Oligozanen und Miozanen Molasse der Schweiz. Schweizer Pal. Gesell. Abh., v. 74, N 1.
- Сузин А.В. 1956. Остракоды третичных отложений Северного Предкавказья. Гроз. нефт. инст. Гостоптехиздат.
- Triebel E. 1940. Die Ostracoden der Deutschen Kreide; pt. 3, Cytherideinae und Cytherinae aus der unteren Kreide. Senckenbergiana, v. 22, N 1-6.
- Reyment R.A. 1960. Studies on Nigerian Upper Cretaceous and lower Tertiary Ostracoda. Part I. Senonian and Maastrichtian Ostracoda. Acta Univ. Stockolmiensis. vol. VII.
- Швейер А.В. 1949. Основы морфологии и систематики плиоценовых и постплиоценовых остракод. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 30.
- Шорников Е.И. 1966. О половом диморфизме и изменчивости раковин у представителей рода *Leptocythere*. Ископаемые остракоды. Мат. I Всесоюз. колл. по ископ. остракод., Львов.
- Hill B.L. 1954. Reclassification of winged Cythereis and winged Brachycythere. Journ. Pal., vol. 28.

К СИСТЕМАТИКЕ МЭОТИЧЕСКИХ РИССОИД

Изучение мэотических морских моллюсковых комплексов, а в частности рессоид Восточного Паратетиса, показало, что они состоят в основном из форм, близких или тождественных миоценовым видам моллюсков Паратетиса и Средиземноморья, большинство которых является характерным и для современной малакофауны Средиземноморской области. Факт "близости и родственности" между разновозрастными миоценовыми морскими фаунами Черноморско-Каспийской области был установлен Н.И.Андрусовым (1918) и использован впервые им для выделения трех последовательных циклов (I цикл - тархан-чокрак-караган, II - конка-сармат, III - мэотис) в неогеновой истории моллюсковой фауны этого региона. Это явление Н.И.Андрусов (1963, с.293) объяснял наличием преемственности между данными фаунами. Однако, не имея доказательств последовательного развития миоценовой фауны в целом, для объяснения возможной преемственности между фаунами выделенных им циклов, он (там же) предложил гипотезу "азиелей", согласно которой фауны "нижних и средних" эпох цикла не исчезали окончательно из области, а сохранились где-то в специфических участках данной области "во время фаунистических перерывов соответствующих караганской и херсонской эпохам".

Например, факт появления в мэотической фауне таких изобилующих в нижнем сармате форм как цериты, эрвиллии, синдесмии и моренштернии Андрусов объяснял переживанием этих форм в течение сарматного времени в каких-то убежищах.

В отличие от Н.И.Андрусова, Л.Ш.Давиташвили (1930, 1930а, 1931) высказал предположение, что близость между разновозрастными фаунами (мэотическими, сарматскими, чокракскими и др.) Черноморско-Каспийской области следует объяснить не преемственностью между ними, а их средиземноморским происхождением. В.П.Колесников (1941, с.37) также считал, что "Смена фаун в циклах Н.И.Андрусова объясняется не переживанием одной и той же фауны во время неблагоприятных условий, где-то в убежищах, а последовательными миграциями средиземноморских видов в солонатоводной Понто-Каспийский бассейн".

Как показывает история неогеновых моллюсков, морские формы, особенно эвригаллинные, неоднократно проникавшие из средиземноморской области в полузамкнутые и замкнутые бассейны Восточного Паратетиса (в чокракское, конкское, сарматское, мэотическое время) испытывали сходную, интенсивную изменчивость признаков, давая начало морфологически близким формам.

Однако, как выясняется, все еще нет пока достаточных данных для установления истинных причин морфологической близости между разновозрастными представителями миоценовых морских моллюсков Восточного Паратетиса. Близость между ними в большинстве случаев объясняется явлением гомеоморфии (Давиташвили, 1970; Багдасарян, 1974; Ильина и др., 1976; Джикия, 1977; Парамонова, 1979; Мухелишвили, 1980 и др.).

По наблюдениям Р.Л.Мерклина (1966, с.189) одни и те же таксоны, попавшие в разное время во внутриконтинентальные неогеновые бассейны Восточного Паратетиса, при наступлении идентичных условий существования изменялись крайне сходно и давали начало новым весьма схожим, но не идентичным формам. Примером этого Р.Л.Мерклин считает возникновение в чокракском и в конкском (вселянском) бассейнах паразитально сходных видов и подвидов.

Возникает вопрос, изменчивость морфологических признаков у морских средиземноморских моллюсков, неоднократно проникавших в течение неогена в Чер-

номорско-Каспийскую область, всегда ли приводила к возникновению новых видов и новых родов, или в некоторых случаях мы имеем дело лишь с внутривидовой изменчивостью одного и того же средиземноморского вида, крайние варианты которого принимаются в качестве новых таксономических единиц. Наглядные примеры можно привести из истории риссоид, одних из самых широко распространенных в разновозрастных морских моллюсковых ассоциациях миоцена форм. Исследование мезотических риссоид и их сравнение как с близкостоящими миоценовыми формами, так и современными, показало, что сильно затруднено установление взаимоотношений не только между разновозрастными, но часто и между одновозрастными их представителями. Это вызвано, с одной стороны, тем обстоятельством, что систематика риссоид по сей день все еще остается очень слабо разработанной, а, с другой - недостаточной изученностью явления изменчивости признаков как у ископаемых, так и у современных форм этих моллюсков. Из-за слабо разработанной систематики, например, один и тот же современный морской вид "*Turbo* " *parvus da Costa*, по сей день относится к нескольким родам, таким как: *Rissoa* *Fremenville* (*Desmarest*), 1814 (Милашевич, 1916; Вайем, 1975; Чухчин, 1984 и др.), *Turboella* *Leach in Gray*, 1847 (Коссман, 1921; Фридберг, 1954; Баук, 1975 и др.), *Mohrensternia* *Stoliczka*, 1868 (Голиков, Старобогатов, 1972; Ильина и др., 1976) и *Pusillina* *Monterosato*, 1884 (Кон, 1964). Следует отметить и то, что в работе Фретаера и Грехем (1962, с.545,685) эта форма упоминается то как *Rissoa parva*, то как *Turboella parva*.

Что же касается *Turboella* *Leach in Gray*, 1847, то его некоторые авторы рассматривают как синоним рода *Mohrensternia* *Stoliczka*, 1868 (Голиков, Старобогатов, 1972), а другие, как синоним *Pusillina* *Monterosato*, 1884 (Кон, 1964).

Из приведенных примеров видно, что состав и объем родов *Rissoa*, *Mohrensternia*, *Turboella* и *Pusillina* не всегда понимается однозначно, так же как и родовой состав семейства *Rissoidae* в целом.

Приведем еще несколько примеров. На основании ревизии всех известных видов Арктическо-Атлантических риссоид А.Уорен (1974, с.124) пришел к заключению, что весьма поверхностное знание фауны риссоид препятствует установлению естественных таксонов этих моллюсков. Он отмечает, что в обширной литературе об европейских и арктических риссоидах, в основном, это семейство представлено тремя родами: *Rissoa*, *Alvania* и *Singula*. Сам же Уорен относит к этому семейству 4 рода: *Alvania*, *Frigidoalvania*, *Opoba* и *Singula*. Здесь же следует отметить, что некоторые авторы (Штраус, 1966, с.67-71 и др.) рассматривают *Alvania* как подрод рода *Rissoa*.

В.Баук (1975) в нижнебаденских отложениях Польши отмечает наличие следующих родов риссоид: *Putilla*, *Singula*, *Zebina*, *Fölinia*, *Alvania*, *Rissoina*, *Turboella*. Заслуживает внимания тот факт, что автор (там же, с.65-95) относит представителей рода *Rissoa* к роду *Turboella*. Этот род большинством зарубежных исследователей также рассматривается как самостоятельный (Коссман, 1921; Фридберг, 1954; Швагровский, 1981 и др.), хотя иногда он упоминается в качестве подрода рода *Rissoa* (Тилле, 1929 и др.).

Большинство советских ученых принимает классификацию, предложенную в "Основах палеонтологии" (1960), где эта группа брюхоногих моллюсков отнесена к двум подсемействам: *Rissoinae*, в которое помещены роды *Rissoa*, *Alvania*, *Manzonia*, *Singula*, и *Mohrensterniinae*, содержащее лишь один род - *Mohrensternia* *Stolocka*, 1868. По данной систематике, *Turboella* *Leach Gray*, 1847 относится к подроду рода *Rissoa* и содержит *Pusillina* *Monterosato*, 1884 и *Naurakia* *Iredale*, 1915. Заслуживает внимание то обстоятельство, что наряду

с последними формами Л.Б.Ильиной (1966, с.85) в этот подрод включена и часть представителей рода *Mohrensternia Stoliczka*, 1868.

На основании изучения современных риссоид А.Н.Голиков и Я.И.Старобогатов (1972, с.91-95) вносят значительные изменения в их систематику. Выделив новое семейство *Alvaniidae Golikov et Starobogatov*, 1972, они объединяют в него роды: *Alvania* и *Massotia*. К семейству *Rissoidea* они относят роды: *Rissoa*, *Mohrensternia*, *Pusillina*, *Thapsiella*. По мнению этих исследователей (там же), число родов, входящих в это семейство, определить трудно, так как не все роды изучены анатомически. Как уже отмечали, А.Н.Голиков и Я.И.Старобогатов (там же, с.93) *Turboella* (Leach) Gray, 1847 рассматривают как синоним рода *Mohrensternia Stoliczka*, 1868. Типовым видом последнего они считают не миоценового *Mohrensternia inflata Andrezejewski*, предложенного Ф.Столичкой (1868), а современного "*Mohrensternia parva* (Costa)". Таким образом, А.Н.Голиков и Я.И.Старобогатов, вводя *Turboella* в синонимику рода *Mohrensternia* и замещая его типовой вид современной формой, существенно меняют тем самым содержание и объем последнего.

В мезотическом бассейне, как впрочем и в более ранних бассейнах миоцена (сармат, конка, караган, чокрак), особенно большим распространением пользовались формы, относимые подавляющим большинством исследователей (Колесников, 1935; Жижченко, 1936, 1959; Ливеровская, 1937; Волкова, 1955; Кюмджиева, Страшимиров, 1960; Ильина, 1966, 1972а, б; Бидзинавили, 1967; Швагровский, 1971; Рошка, 1980; Жгенти, 1981 и др.) к роду *Mohrensternia*. Впервые в 1864 году эта группа моллюсков, в которую объединились *Rissoa inflata Andr.*, *R.angulata Eichw.*, *R.zitteli Schw.* и *R.dimidiata Eichw.* была выделена Шварц фон Моренштерном в особую группу. Однако, воздерживаясь все еще от выделения нового рода, *Rissoidea* он писал: "Я чувствую себя вынужденным небольшое число ископаемых, более или менее приближающихся по своей раковине к настоящим *Rissoa*, предварительно отнести к этому роду; если не удастся со временем доказать, что это выродившиеся виды настоящих *Rissoa*, они составят, вероятно, особую группу, отличающуюся тонкой и хрупкой раковинной, изогнутой, вытянутой вниз острой внешней губой, отсутствием утолщения на ней, особенно же исключительным распространением в солоноватоводных отложениях" (Андрусов, 1961, с.80).

В 1868 году Ф.Столичка (с.274) эту группу выделил в качестве нового подрода *Mohrensternia* рода *Rissoa*, а типовым видом его предложил миоценовую форму *Mohrensternia inflata Andr.* в русскую палеонтологическую литературу это название впервые внес Н.И.Андрусов (1890).

Филогенетическая схема для этой "особой" группы риссоид, предложенная Шварц фон Моренштерном (там же, табл.IV), и по сей день не потеряла своего значения. Ниже приводится эта схема (рис.1).

Как видно из схемы, Шварц фон Моренштерн считал, что группа *R.inflata-angulata-zitteli* генетически связана с *R.turricula Eichw.* Относительно неясности таксономического статуса *Rissoa turricula* неоднократно упоминается в литературе (Ласкарев, 1903, Колесников, 1935; Жгенти, 1981 и др.). Мы здесь напомним лишь о том, что Шварц фон Моренштерн под названием *R.turricula* рассматривает формы с более толстой раковинной с утолщенной наружной губой, а для форм с тонкой раковинной предлагает название *R.inflata*.

Н.И.Андрусов (1961, с.81-83), относя почти все мезотические риссоиды к роду *Mohrensternia Stoliczka*, 1868, полностью принимал данную филогенетическую схему Шварц фон Моренштерна для миоценовых риссоид Черноморско-Каспийской области. Среди них он выделил 5 новых видов, из которых три - *M.subin-*

L. Il., *M. acuta L. Il.*, *M. gupii L. Il.*, *M. andrussovi L. Il.*. По ее мнению (там же) эти моренштернии очень близко стоят как друг к другу, так и к некоторым сарматским формам. Так например, *M. andrussovi L. Il.* и *M. multicosata kerchensis* настолько близко стоят соответственно к сарматским *M. pseudosarmatica* и *M. multicosata (Senes)*, что Л.Б.Ильина (1972, с.50) предполагает возможность существования даже филогенетической связи между этими мэотическими и сарматскими формами, допуская "переживание сарматских форм в течение позднего сармата в том же восточносредиземноморском бассейне".

Однако следует отметить, что *M. pseudosarmatica* и *M. multicosata*, описанные И.Швагровским (1971) из сарматских отложений Чехословакии, не являются типично "сарматскими", так как, по мнению Е.М.Жгенти (1981, с.88), отложения, содержащие эти виды, относятся к веселянскому горизонту конкского региоюрса и все они имеют своих близких форм в миоцене Средиземноморья.

Приведенные данные еще раз свидетельствуют, о том, что "близость и тождественность" между "сарматскими" и мэотическими морскими формами Черноморско-Каспийского бассейна является скорее всего результатом наличия у них одного и того же Средиземноморского предка, неоднократно приникавшего в Черноморско-Каспийскую область.

По мнению В.Х.Рошка (1973, с.121), раковины представителей нового вида *Mohrensternia andrussovi Iljina*, больше всего "напоминают раковины *rissoa (Mohrensternia) subinflata (Andrus.)* из нижнего мэотиса Керченского полуострова (Андрусов, 1890, с.82, табл.4, рис.2-4), отличаясь от них главным образом отсутствием скульптуры на верхних оборотах спирали".

Мы не совсем уверены также в правильности выделения нового вида - *Mohrensternia nasurica L. Il.* По мнению самой Л.Б.Ильиной, эта форма (Ильина и др., 1976, с.216, табл. XXIV, фиг. 14-19) морфологически очень близка к современным "*M. parva (Costa)*, от которого новый вид отличается меньшими размерами, меньшей округлостью последнего оборота, обычно меньшим числом осевых ребер на последних оборотах раковины (I2-I3 у *M. nasurica*, II-I7 у *M. parva*) и несколько иными пропорциями отдельных частей раковины (табл.57)". По нашему мнению, эта форма очень близко стоит и к *R. subinflata*. Сравнение данных форм показывает, что как отдельные особенности, так и совокупность характерных признаков нового вида, не выходит за пределы внутривидовой изменчивости вида *R. subinflata*. Однако мы здесь пока что воздерживаемся от отождествления этих видов, так как по нашему мнению, необходимо уточнение систематического положения *R. subinflata*. Хотя с уверенностью можно сказать, что новые формы Л.Б.Ильиной, отнесенные ею к роду *Mohrensternia*, и андрусовские формы: *Rissoa subinflata*, *R. subangulata* и *R. carinata* должны быть объединены в один и тот же род *Turboella*.

Прямым предком мэотических риссоид - *R. subinflata* Л.Б.Ильина (Ильина и др., 1976, с.96) считает среднемиоценовый *R. turricula*. Последний, как это показано на схеме I, по данным Шварц фон Моренштерна, является предком *R. inflata* и *R. angulata*, имеющих широкое распространение в миоцене Черноморско-Каспийской области (сармат, конка, чокрак). В.П.Колесников (1935, с.210) для этих видов также как и Андрусов, принимает филогенетическую схему, предложенную Шварц фон Моренштерном (там же, с.212), однако для *M. inflata* Andrз. он употребляет название *M. inflata M. Hern.* По В.Ласкареву (1903, с.99), бугловская *M. inflata* Andrз. является вполне сходной с нижнесарматскими представителями этого вида.

Исследование мэотических риссоид показывает, что они близко стоят не только к сарматским, но и соответствующим среднемиоценовым формам. Они, на-

пример, морфологически очень близки с чокракскими *M.subprotogena* Zhizh и *M.nitida* Zhizh. , выделенными В.П.Жижченко (1936, с.191-196, табл.ХХ, фиг.1-5, 6). Мэотические и чокракские формы отличаются друг от друга лишь незначительными признаками, амплитуда изменчивости которых в пределах одного и того же вида очень большая. Сам В.П.Жижченко (1936, с.191) сомневался в самостоятельности новых форм, описанных из чокракских отложений. Он не исключал тождественности чокракского вида *M.subprotogena* Zhizh. с формой Андрусова - *R.(M.)protogena* Andrus.. Что же касается *M.nitida* Zhizh. , то по мнению В.П.Жижченко (там же), он обнаруживает большое сходство с представителями *M.subprotogena* и *M.inflata* , отличаясь от последних, в основном, лишь наличием поперечных ребер (там же, с.193). Согласно Е.М.Жгенти (1981, с.62), *M.nitida* , по всей вероятности, объединяет формы, относимые другими исследователями к *R.inflata*.

По форме, характеру скульптуры и размерам раковины мэотические риссои - *R.subinflata* (табл.1, фиг.1-2) и *R.subangulata* (табл.1, фиг.3-4) обнаруживают большое сходство также с *Turboella (Turboella) acuticosta* Sacco , 1895 из нижебаденских отложений Польши (Баук, 1975, с.69, табл.VIII, фиг.9-II). Представители последнего вида выявляют близость и с ныне живущими *Turboella (Turboella) parva* (da Costa) (там же, с.70). По мнению Л.Штрауса (1966), *T.(T.) acuticosta* скорее всего является подвидом *R.turricula* .Некоторые исследователи отождествляют также *T.(T.) acuticosta* Sacco , 1895 с *Rissoa lachesis* Bast . (Фридберг, 1954; Баук, 1975; Швагровский, 1981), т.е. с видом, появившимся в Черноморско-Каспийской области в начале чокракского века и впервые описанным М.В.Баярунасом (1910). Позднее формы, установленные Баярунасом, были описаны В.П.Жижченко (там же, с.190-191, табл.XIX, рис.19-21) под названием *R.sublachesis* Zhizh. несмотря на то, что "между *R.lachesis* Bast и *R.sublachesis* имеет очень много общего и, в сущности, последние отличаются, главным образом, только ослабленной скульптурой" (там же, с.192). Как видно из изложенного, В.П.Жижченко (1936) справедливо сомневался в самостоятельности большинства "новых" чокракских форм.

В раннемэотических отложениях Западной Грузии (р.Геджири, р.Атап) встречаются формы (табл.1, фиг.9), обнаруживающие большое сходство с современным *T.(T.) parva* (da Costa) (Вайем, 1975, табл.1, фиг.А). Сходство с последними настолько явное, что они были выделены нами под названием *R.ex gr.parva* da Costa (1979, с.80, табл.XVI, фиг.9-12). Диапазон изменчивости ряда признаков (форма, скульптура, размеры раковины и др.) у этих форм также велик, как и у современных представителей *Rissoa parva*.

Дальнейшее изучение этих форм показало, что они очень близко стоят и к *R.subinflata* Andrus. и отнесение их к последнему виду кажется вполне целесообразным.

В мэотических отложениях встречается еще одна группа риссоид, которая очень близка к группе *R.zitteli* (Шварц фон Моренштерн, 1864, с.55, табл.4, фиг.46). К этой группе относятся формы Н.И.Андрусова (1961, с.82), известные под названием *R.carinata* (Andrus.) . Формы из мэотических отложений Западной Грузии морфологически почти не отличаются от керченских. Они также состоят из пяти оборотов, покрытых явственными продольными струйками, пересеченными ребрышками, которые на киле выступают в виде маленьких узелков. У некоторых экземпляров под килем наблюдается второй ряд таких же узелков. По мнению Л.Б.Ильиной и др. (1976, с.97), мэотическая *R.carinata* имеет сарматского предка, близкого к группе *Mohremsternia pseudangulata* Hilb. Однако возникновение от него мэотического вида происходило за пределами сарматского бассейна, где-то

в области Восточного Средиземноморья, где в силу сложившихся гидрологических условий могли пережить некоторые сарматские виды.

Однако, если *Mohrensternia pseudangulata* значительно отличается от маэтических форм, то нет необходимости предполагать происхождение последних от сарматских за пределами сарматского бассейна. Естественнее предположить их проникновение в маэтический бассейн вместе с остальной морской фауной из Средиземноморской области.

К этой же группе следует отнести и формы из раннемаэтических отложений Западной Грузии по р. Галидзга, выделенные нами (1979, с. 115, табл. ХУП, фиг. I-4) как *Rissoa maetica*. Эти формы (табл. I, фиг. I4-I5) отличаются стройной, высокой раковиной, состоящей из 5-6 оборотов, более развитым килем по середине оборотов, окаймленным хорошо развитыми бугорками, а также более четко развитой спиральной скульптурой, особенно в основании раковины. Маэтический вид *R. maetica* Badz. обнаруживает большое сходство с *R. styriaca* Hilb. из нижнесарматских отложений Чехословакии (Швагровский, 1971, с. 303-306, табл. L, фиг. I-7), отличаясь от последнего лучше развитым килем, снабженным ярко выраженными бугорками. Этими признаками маэтические формы наиболее близки к *R. zitteli* Schwartz (Шварц фон Моренштерн, 1864, с. 55, табл. 4, фиг. 46) из плейстоценовых отложений Греции (о. Родос). Несмотря на довольно четко выраженную морфологическую близость, в настоящее время мы пока воздерживаемся от отождествления этих трех видов.

Риссоиды характерны для раннемаэтических отложений Черноморско-Каспийской области. Лишь в некоторых разрезах зафиксированы единичные находки представителей этого рода в низах позднемаэтических отложений (Керченский п-ов, Западная Грузия).

В отложениях западной части маэтического бассейна риссои впервые были обнаружены в нижнемаэтических осадках Молдавии В.Х.Рошка (1973), и описаны под названием *Rissoa (Mohrensternia) andrussovi* Il. Затем представители этого рода были обнаружены и в раннемаэтических отложениях Румынии (Папаианопол, 1982). Ознакомление с румынскими риссоиды (Бадзошвили, 1986, табл. VI, фиг. 5-10) показало, что последние наиболее близко стоят к молдавским формам. От родственных *R. subinflata* они отличаются отсутствием скульптуры на верхних оборотах. Молдавские и румынские маэтические риссоиды обнаруживают близость также с формами, описанными из сарматских отложений Чехословакии под названием *M. multicostata* (Senes) (Швагровский, 1971, табл. X IV, фиг. 4-5), особенно с экземплярами, отличающимися упрощенной скульптурой. Из маэтических форм они наиболее близки к *M. multicostata kerchensis* L. Il. (Ильина и др., 1976, табл. XXIV, фиг. 23-24). Мы пока что затрудняемся установить истинную систематику этих форм и выделяем их как *Rissoa* sp. К этой же группе, по всей вероятности, следует отнести и некоторые риссоиды из Западной Грузии (Табл. I, фиг. I0-II), отличающиеся от упомянутых форм более отчетливо развитой осевой и спиральной скульптурой.

Таким образом, среди рассматриваемых маэтических риссоид можно выделить две группы - I группа - *Rissoa subinflata-angulata* (в которую войдут и новые формы Л.Б.Ильиной *Mohrensternia nasyrica*, *M. multicostata kerchensis*, *M. gupii*, *M. andrussovi*, а также формы, выделенные нами как *Rissoa* sp.) и II группа - *Rissoa maetica-carinata*. Представители как первой, так и второй группы, по всей вероятности, имеют не только близкие, но и идентичные виды среди миоценовых, а также среди ныне живущих средиземноморских форм. В настоящее время мы воздерживаемся от отождествления маэтических форм с соответствующими средиземноморскими видами, так как систематика по-

следних, судя по литературным данным, все еще не достаточно разработана. Для установления систематического положения этих моллюсков, равно как и остальных морских брихоногих моллюсков мезотиса, необходимо их детальное сравнение со всеми близкородственными ископаемыми и ныне живущими формами, с учетом их внутривидовой изменчивости.

На основании детального рассмотрения особенностей представителей как одной, так и второй группы с уверенностью можно сказать, что они должны быть объединены в один и тот же род. Принимая во внимание диагноз рода *Rissoa* (Основы палеонтологии, 1960; и др.), следует предполагать, что представители этих групп не могут быть отнесены к роду *Rissoa*. На основании имеющихся данных их следует скорее всего отнести к роду *Turboella* Leach in Gray, 1847. Что касается рода *Coelacanthia* Andrussov, 1890 и его единственного представителя *C. quadrispinosa*, то до сих пор остается не решенным вопрос - к какому семейству следует его отнести: к *Rissoidea*, *Micromalacidae* или *Hydrobiidae* (Бадзошвили, 1986).

Среди мезотических риссоид были обнаружены и такие формы, которых бесспорно следует относить к роду *Rissoa* (Бадзошвили, 1986, табл. IV, фиг. I). Эти формы нами были определены как *R. ventricosa* Desm. Они встречаются редко, известны всего из нескольких местонахождений (Западная Грузия, Керченский п-ов), обнаружены совместно с богатой раннемезотической морской малакофауной. Из мезотических форм они наиболее близки к *Turboella subinflata* (Andrus.) , отличаясь от них в первую очередь характером устья и последнего оборота. Последний оборот у них всегда утолщен, наружная сторона наружной губы всегда снабжена хорошо развитым валиком, а на внутренней ее стороне же наблюдается слабое вздутие. Устье характеризуется более широкоовальной формой, сверху несколько угловатое. Помимо этого, они отличаются своей толсто-стенной прозрачной и блестящей раковиной, снабженной хорошо развитыми, довольно толстыми осевыми ребрами, ширина которых почти равна ширине разделяющих их промежутков. Наибольшее число ребер (от 12 до 15) наблюдается на предпоследнем обороте. Наряду с поперечной скульптурой характерна и спиральная скульптура, наиболее развитая в межреберных промежутках и на основании последнего оборота в виде спиральных бороздок.

Исследование дополнительного материала из нижнемезотических отложений Западной Грузии (Абхазия, р. Гализга), показало, что изученные формы по всем морфологическим признакам раковины наиболее близки к *Rissoa (Rissoa) splendida* Eichw., существовавшему от позднего плейстоцена и до ныне (Милашевич, 1916; Ильина, 1966; Голиков, Старобогатов, 1972; Чухчин, 1984). Мы их пока что выделяем как *R. ex gr. splendida* Eichw. Данные мезотические формы от *R. splendida* Eichw. отличаются лишь сильно уменьшенными раковинами (высота их раковин варьирует от 2,25 до 4 мм). Сравнение их биометрических характеристик также указывает на эту близость.

Соотношение	<i>R. (R.) splendida</i> современный (по Ильиной)	<i>R. (R.) ex gr. splendida</i> Мезотис
ВПО:В	0,64-0,74 средн. - 0,67	0,64-0,73 средн. - 0,67
Ш:В	0,54-0,68 средн. - 0,58	0,48-0,57 средн. - 0,55
ВУ:В	0,34-0,50 средн. - 0,42	0,36-0,45 средн. - 0,42

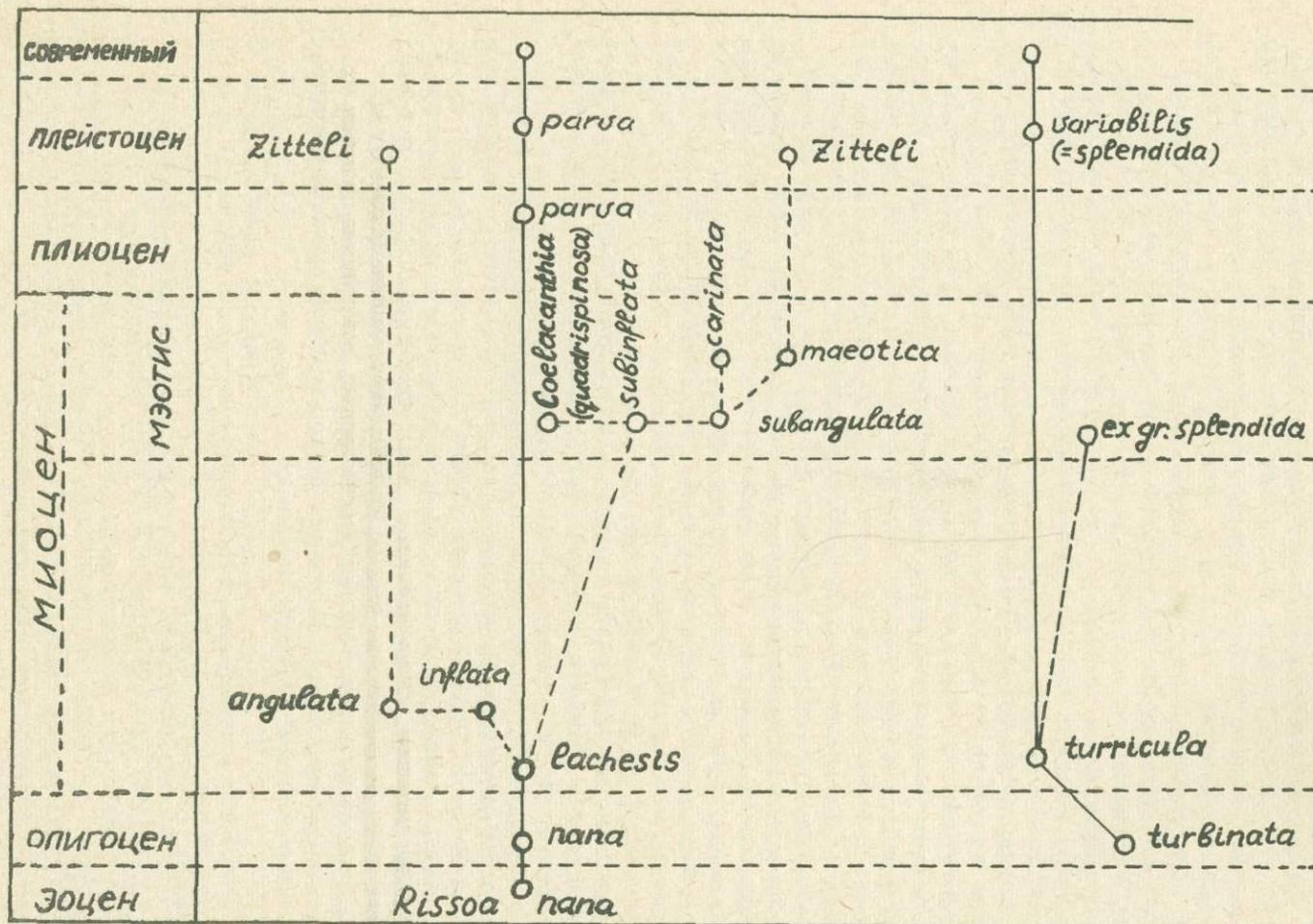


Рис. 2.

Что же касается маотических представителей рода *Turboella* (*T. subinflata-subangulata*) и их близкородственных форм из более древних отложений миоцена (*T. inflata-angulata*), то, принимая во внимание большую близость этих форм к миоценовым *T. lachesis* и к современным *T. parva* (da Costa), считаем нужным несколько по иному представить филогенетическую схему миоценовых риссид, предложенную ранее Шварц фон Моренштерном. В частности, предком этих форм, мы думаем, скорее всего следует считать *R. lachesis*, а не *R. Turricula*, а сородичами их, по всей вероятности, являются *T. parva*, а не *R. splendida* (рис. 2).

ЛИТЕРАТУРА

- Андрусов Н.И. 1890. Керченский известняк и его фауна. Записки СПб Мин. об-ва, серия 2, ч. 26, с. 193-345 (1961. Избр. тр., т. I, с. 31-III).
- Андрусов Н.И. (Andrussow N.). 1906. Маотische Stufe. Зап. СПб Мин. об-ва, № 42, с. 289-449 (1961. Избр. тр., т. I, с. 283-360).
- Андрусов Н.И. 1918. Взаимоотношения Эвксинского и Каспийского бассейнов в неогеновую эпоху. Изв. Акад. наук, серия 6, т. 12, № 8, с. 749-760 (1963. Избр. тр., т. II, с. 291-298).
- Багдасарян К.Г. 1974. Параллельная изменчивость и гомеоморфия у некоторых миоценовых кардийд. Сообщ. АН ГССР, т. 76, № 3, с. 741-744.
- Бадзошвили Ц.И. 1979. Моллюски маотиса Западной Грузии. Изд. "Мецниереба", Тбилиси, с. I-144.
- Бадзошвили Ц.И. 1986. Морские брюхоногие моллюски маотиса, эволюция и стратиграфическое значение. Изд. "Мецниереба", Тбилиси, с. I-85.
- Баук В. (Baluk W.) 1975. Lower tortonian gastropoda from Korytnica, Poland, part I, Warszawa-Krakow, p. 1-186.
- Баярунас М.В. 1910. Фауна ставропольских миоценовых песков. Зап. Киевск. об-ва естествоисп., т. XXI, в. 3.
- Бидзинашвили Л.Ш. 1967. О коньском горизонте северных предгорий Имеретинского хребта. Мат. по геол. и нефтегаз. Грузии. Изд. "Недра", Ленинград, с. 22-27.
- Вайем Дж. (Wigham J.) 1975. Environmental influences upon the expression of shell form in *Rissoa parva* (Da Costa) /Gastropoda: Prosobranchia: J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 55, p. 425-438.
- Волкова Н.С. 1955. Полевой атлас характерных комплексов фауны третичных отложений Центрального Предкавказья. Матер. Всесоюз. н.-и. геол. ин-та, вып. 14. Сб. "Материалы по геологии европейских территорий СССР", с. 94-107.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. 1972. Gastropoda. В кн.: "Определитель фауны Черного и Азовского морей", т. III, Киев, с. 65-166.
- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. 1978. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Изд. "Наука", Л., с. I-256.
- Давиташвили Л.Ш. (Davitasvili L.) 1930. Uber die Zusammensetzung und Herkunft der fauna der Maotischen Stufe. Separat Abdruck aus dem Centralblatt f. Min. etc. Jahrb. Abt. B. N. 3, s. 118-123.
- Давиташвили Л.Ш. 1930а. О коньском горизонте в Грузии. Аз. нефт. хоз., № 10 (106), с. I-3.
- Давиташвили Л.Ш. 1931. К истории маотического бассейна. Аз. нефт. хоз., № I, с. 81-84.
- Давиташвили Л.Ш. 1933. Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений крымско-кавказской нефтеносной провинции. Гос. техн. изд., Л., с. I-165.

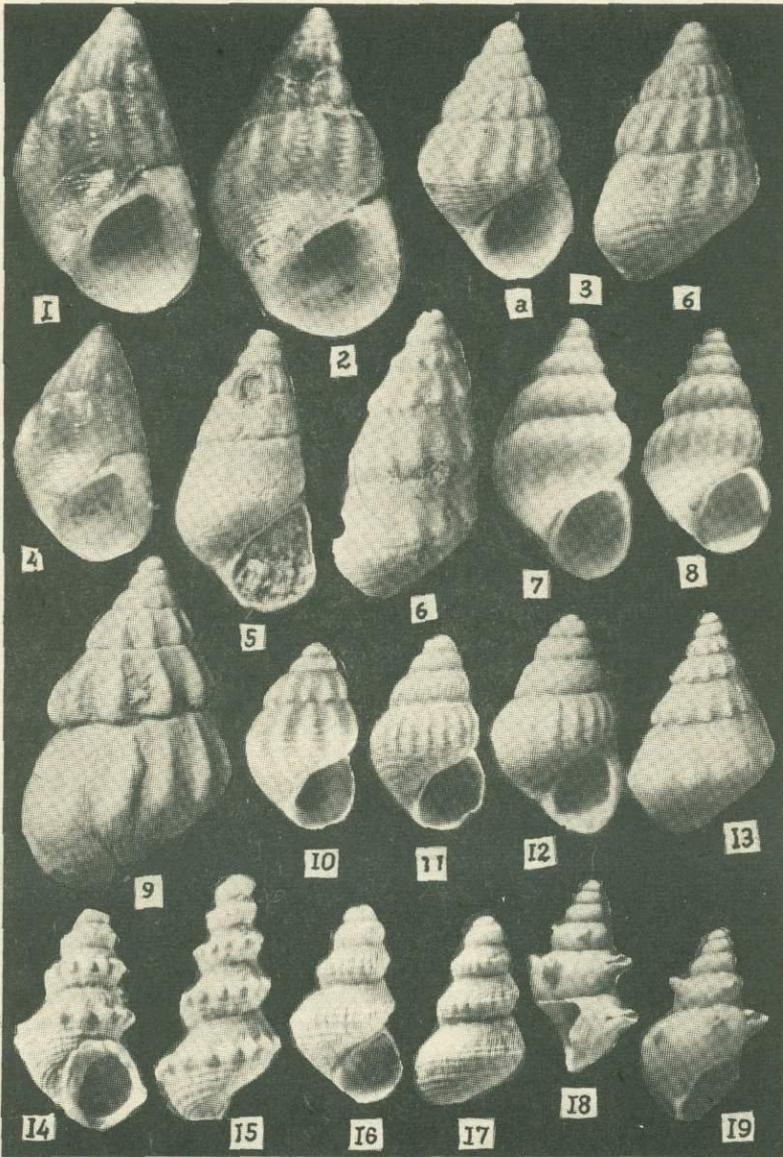
- Давиташвили Л.Ш. 1970. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Изд-во "Мецниереба", Тбилиси, с.1-250.
- Джикия Н.Р. 1977. Историческое развитие моллюсковой фауны акчагыла Восточной Грузии. Изд-во "Мецниереба", Тбилиси, с.1-120.
- Жгенти Е.М. 1981. Эволюция и стратиграфическое значение некоторых среднемиоценовых брюхоногих Грузии. Изд-во "Мецниереба", Тбилиси, с.1-177.
- Жижченко Б.П. 1936. Чокракские моллюски. Палеонтология СССР, т.Х, ч.3, с.1-323.
- Жижченко Б.П. 1959. Атлас среднемиоценовой фауны Северного Кавказа и Крыма. Моллюски. Тр.ВНИИГАЗ, М., с.143-293.
- Ильина Л.Б. 1966. История гастропод Черного моря. Тр.Палеонтологического ин-та АН СССР, т.110, Изд."Наука", с.1-229.
- Ильина Л.Б. 1972а. Систематический состав и происхождение раннемэотических гастропод. Бюлл.Московск.о-ва испыт.природы, отд.геол., т.47, вып.3, с.47-52.
- Ильина Л.Б. 1972б. К вопросу о систематическом положении мэотического рода *Coelacanthia* Andrussow. Бюлл.Московск.о-ва испыт.природы, отд.геол., т.47, вып.3, с.137.
- Ильина Л.Б. 1979. Особенности развития гастропод в опресненных миоценовых бассейнах Восточного Паратетиса. Палеонт.ж. № 3, М., с.33-41.
- Ильина Л.Б., Невеская Л.А., Парамонова Н.П. 1976. Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии. Изд."Наука", М., с.1-287.
- Колесников В.П. 1935. Сарматские моллюски. Палеонтология СССР, т.Х, ч.2, изд.АН СССР, Л., с.1-507.
- Колесников В.П. 1941. О "цикличности" развития третичных фаун. ДАН СССР; т.XXXI, № 1, Изд.АН СССР, М., с.36-38.
- Кон И. 1964. A proposed Revision of the Rissoacean Families Rissoidae, Rissoinidae and Singulopsidae. "The veliger", vol.6, N 3, p.164-171.
- Косман М. (Cosman M.) 1921. Essais de Palaeoconchologie comparee, Paris, p.1-348.
- Кокмджиева Ем., Страшимиров И. 1960. Фоссилите на България, УП, тортон, Българската Академия на науките, София, с.1-317.
- Ласкарев В. 1903. Фауна бугловских слоев Волны. Тр.геол.ком., н.вып.5, с.126.
- Ливеровская Е.В. 1937. Фауна конкского горизонта горы Дубровой (Северный Кавказ). Тр.нефт.геол.-разв.ин-та, сер.А, вып.44, с.1-35.
- Мерклин Р.Д. 1966. О некоторых особенностях изменения состава родов и видообразования у двустворчатых моллюсков в связи с колебаниями солености в третичных морях юга СССР. В сб.: "Организм и среда", "Наука", с.181-189.
- Милашевич К.О. 1916. Моллюски Черного и Азовского морей, т.1. Фауна России и сопредельных стран, с.1-312.
- Мухелишвили Л.В. 1980. Моллюсковая фауна сармата Западной Грузии. Изд-во "Мецниереба", Тбилиси, с.1-131.
- Осауленко П.Л. 1936. Мэотични вклади понизя р.Ингульца та р.Дніпра. Тр.ін.та геол.Укр.АН, вып.1, Киев, с.37-120.
- Основы палеонтологии. 1960. Моллюски. Брюхоногие. Изд-во АН СССР, М., с.1-360.
- Парамонова Н.П. 1979. О классификации явлений внутривидовой изменчивости. Палеонтол.ж. № 3, М., с.12-21.
- Рошка В.Х. 1973. Моллюски мэотиса северо-западного Причерноморья. Изд-во

"Штиинца", Кишинев, с. I-284.

- Рошка В.Х. 1980. Новые данные о распространении представителей рода *Mohrensternia* (Molluska Gastropoda) в сармате Молдавской ССР. В сб. "Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР". Изд. "Штиинца", Кишинев, с. 68-74.
- Стеванович П., Ильина Л.Б. 1982. Стратиграфия мезотиса Восточной Сербии и соседних регионов по моллюскам. Bull. t. LXXXII de Acad. Serbe des Sci. et des Arts classe des Sci. nat. et math. Sci. nat., N 23, Beograd, p. 136.
- Столичка Ф. (Stolicka F.) 1867-1868. Cretaceous fauna of Southern India. 2. The Gastropoda, Mem. geol. Surv. India, Palaeont. India ser. V, v. 2, p. 1-537.
- Тиле Дж. (Thiele J.) 1929. Handbuch der systematischen Weichtierkunde, Jena, s. 1-376.
- Уорен А. (Waren A.) 1974. Revision of the Arctic-Atlantic Rissoidae (Gastropoda, Prosobranchia), "Zool. Scripta", The royal Swedish Acad. of Sci., v. 3, N 3, p. 121-135.
- Фрицберг В. (Friedberg W.) 1954. Mieszaki miocenske ziem Polskich i krajow sasiednich. Cz. I, Slimaki i Lodkonogi, Paris I, Gastropoda et Scaphopoda, Lwow 1. Poznan, p. 1-440.
- Фреттер В., Грэхем А. (Fretter V., Graham A.) 1962. British Prosobranch Molluscs their Functional anatomy and ecology. London, p. 1-755.
- Чухчин В.Д. 1984. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев, "Наукова Думка", с. I-175.
- Швагровский И. (Shvagrovsky I.) 1971. Das Sarmat der Tschechoslowake und seine Molluskenfauna. "Acta geol. et geogr. Univ. tomen.", s. 1-473.
- Швагровский И. (Shvagrovsky I.) 1981. Lithofazielle Entwicklung und Molluskenfauna des oberen Badenien (Miozan M_{4d}) in dem Gebiet Bratislava-Devinska Nova Ves. "Zap. Karp." s. Paleont., s. 203.
- Шварц фон Море́нштерн (Schwartz von Mohrenstern) 1864. Über die Familie der Rissoiden, v. 2, Die Gattung Rissoa, Wien, 1-58.
- Штраус Л. (Strausz L.) 1966. Die Miozan-Mediterranen Gastropoden Ungarns Ak. Kiado, Budapest, s. 1-536.
- Янакевич А.Н. 1987. Среднемиоценовые брюхоногие моллюски Молдавии и условия их существования. "Штиинца", Кишинев, с. I46.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦЕ

- Фиг. I-4. *Rissoa ex gr. splendida* Eichw. , нижний подъярус мэотиса, Западная Грузия, Абхазия, р. Гализга. I - (№ 401) x 25, вид со стороны устья; 2 - (№ 409) x 26, вид со стороны устья; 3 - (№ 325) x 20, а - вид со стороны устья, б - вид со стороны, противоположной устью; 4 - (№ 402) x 15, вид со стороны устья.
- Фиг. 5-6. *Turboella subangulata* (Andrus.) x 15; нижний подъярус мэотиса; Западная Грузия, Абхазия: 5 - (№ 327), вид со стороны устья, р. Гализга; 6 - (№ 319), вид со стороны, противоположной устью, с. Сачачхалио.
- Фиг. 7. *Turboella inflata sarmatica* Friedb. x 20, среднесарматский подъярус Молдавской ССР (материал В.Х.Рошка).
- Фиг. 8-13. *Turboella subinflata* (Andrus.) , нижний подъярус мэотиса, Западная Грузия, Абхазия: 8 - (№ 422) x 20, вид со стороны устья, р. Геджири; 9 - (№ 345) x 25, вид со стороны, противоположной устью, определяемые нами как *v. (t.) ex gr. parva* (Costa) , р. Атап; 10 - (№ 75) x 20, вид со стороны устья, р. Гализга и II - (№ 106) x 20, вид со стороны устья, там же, определялись нами как *Rissoa (Turboella) sp.* ; 12 - (№ 339) x 20, вид со стороны устья, там же; 13 - (№ 346) x 15, вид со стороны, противоположной устью, там же.
- Фиг. 14-15. *Turboella maotica* Badz. , нижний подъярус мэотиса, Западная Грузия, р. Гализга, x 25. 14 - (№ 68) - вид со стороны устья; 15 - (№ 69) - вид со стороны, противоположной устью.
- Фиг. 16-17. *Turboella carinata* (Andrus.) , нижний подъярус мэотиса, Западная Грузия, р. Гализга, x 15. 16 - (№ 72) - вид со стороны устья; 17 - (№ 33) - вид со стороны, противоположной устью.
- Фиг. 18-19. *Coelacanthia quadrispinosa* Andrus. , нижний подъярус мэотиса, Керченский п-ов, с. Аршинцево (быв. Старый Карантин) x 10; 18 - (№ ст/1) - вид сбоку; 19 - (№ ст/2) - вид со стороны устья.



О МЕХАНИЗМЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ МЯГКОГО ТЕЛА АММОНИТОВ В ЖИЛОЙ КАМЕРЕ

Палеонтологический материал для решения поставленного вопроса был целенаправленно отобран из коллекции, собранной в течение нескольких лет при составлении геологических разрезов келловейских (Северный Кавказ, р. Черек Балкарский; Русская Платформа, р. Ока) и аптских (Северный Кавказ, рр. Ардон, Шхеа, Хокодзь) отложений. Были также использованы коллекции палеозойских аммоноидей Музея им. Г.Д. Харатишвили кафедры геологии и палеонтологии Грузинского политехнического института им. В.И. Ленина. Изучены несколько десятков экземпляров прекрасной сохранности представителей почти всех основных групп аммоноидей, кроме климений и цератитов. Среди них по количеству и разнообразию наиболее интересными являются аптские аммониты.

Описанный материал хранится в Музее им. Г.Д. Харатишвили кафедры геологии и палеонтологии Грузинского политехнического института им. В.И. Ленина (коллекция № 8).

На ядрах изученных аммонитов в пределах фрагмокона, между лопастными линиями наблюдаются различные отпечатки в виде темных полос, штрихов, продольных и концентрических линий. В редких случаях отпечатки наблюдаются и в задней части жилой камеры. Чаще всего они представляют собой кальцитизированные тонкие полоски, которые прикреплены к внутреннему призматическому слою раковины и по белой расцветке хорошо выделяются на желтовато-прозрачном фоне кальцита, заполняющего внутрикамерное пространство. Отпечатки видны не по всему периметру оборота. Чаще они представлены фрагментарно на внутренней и боковых сторонах. Отпечатки не выходят за пределы отдельных камер и, по существу, отличаются друг от друга лишь степенью сохранности. Следует подчеркнуть, что они почти всегда связаны с лопастными линиями, повторяя в общих чертах их конфигурацию. Это особенно касается концентрических линейных отпечатков (рис. 1-6). Следует отметить, что у агониатитов рода *Neopronotites* количество этих структур между смежными лопастными линиями 40-50, а у *Timalites* - 5-6. Заслуживает внимания тот факт, что у первого рода концентрические линии очень тонкие, а расстояние между ними почти одинаковое. У *Timalites* расстояние между этими линиями также одинаковое, однако расположены они друг от друга на значительном расстоянии. Это обстоятельство имеет определенное значение для расшифровки механизма образования камер. У филоператид и литоцератид концентрические линии в большинстве случаев связаны со вторичными элементами лопастной линии, вблизи которых эти структуры расположены густо, а по мере удаления расстояние увеличивается. У аммонитид эти линии почти всегда связаны с лопастями, повторяют их конфигурацию и расположены равномерно. По расположению концентрических линий гониатиты (напр., *Kargalites*, рис. 3) почти ничем не отличаются от мезозойских аммоноидей. Эти линии мы называем псевдосутурами.

На ядрах раковин видны также продольные линии, штрихи, мелкие складки, желобки и темные полоски. Последние в большинстве случаев фиксируются при наклонном освещении объекта в бинокляре. У взрослых экземпляров филоператид и литоцератид продольные линии создают сложную картину древообразного ветвления. Они всегда расположены в центральной части как основных, так и вторичных седел (рис. 4, 5). Эти линии, как и псевдосутуры, представляют собой тонкие известковые образования, прикрепленные к внутреннему призматическому слою раковины. Мы их называем линиями продольного контакта.

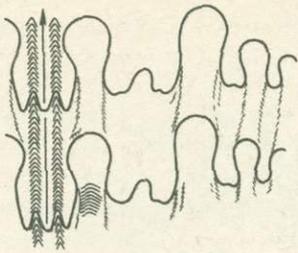


Рис.1. *Neopronorites permicus*
Tschern. ; экз. № 134; Д =
13,00 мм (x 10). Актыбинск,
нижняя пермь.

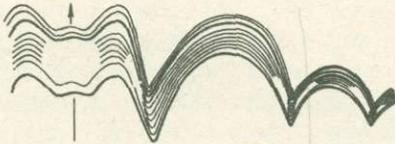


Рис.2. *Timanites acutus*
Keyserling ; экз.
№ 175; Д = 58,00
мм (x 4,4). Южный
Тиман, р. Чуть,
верхний девон.

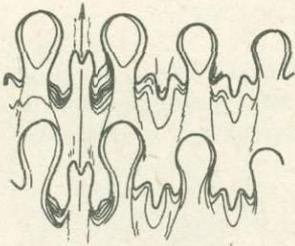


Рис.3. *Kargalites typicus* Ruz. ;
экз. № 1252; Д = 19,00 мм
(x 2,3). Актыбинск, нижняя
пермь.

Количество псевдосутур у аммоноидей на разных стадиях роста, по-видимому, разное. У взрослых экземпляров филлоцератид и литоцератид в пределах одной камеры, оно достигает 30-40, а у аммонитид гораздо меньше - 10-20. Если говорить о закономерностях, то в общих чертах можно заключить - чем сложнее лопастная линия, тем больше число псевдосутур. То же самое можно сказать о линиях продольных контактов - они развиты лишь у аммоноидей со сложнорассеченными лопастными линиями.

Первый исследователь, который обратил внимание на подобные структуры, был Джон /13/. Впоследствии отпечатки в виде продольных борозд, морщин, линейных и концентрических структур на сифональной стороне раковины были описаны Гранджаном /10/, Ниверсоном /15/, Хёлдером /12/, Фогелем /16/, Биркелунд /2/, Байером /1/, Гендерсоном /11/, Заборским /22/. Джон у триасовых цератитах *Kopinckites* и *Cluresoceras* описал концентрические борозды как "следы волочения лопастных линий". Он предполагал, что различные типы этих отпечатков были связаны с ростом и смещением мантии, особенно с поздними сростками мышц, сконцентрированными на лопастях. Отпечатки в виде темных продольных борозд и складок Хелдер называет "полосами прикрепления" ("Haftstreifen"), а концентрические борозды, которые отображают седла лопастных линий - "полосами волочения" ("Schleppstreifen"). Хелдер и Фогель вслед за Джоном предполагали, что полосы волочения образовались в процессе смеще-



Рис.4. *Phylloporachyoceras baborense* Coq. , экз. № 8 (403/108);
 Д = 22,50 мм; а - х 3,5; б-г (детали) х 14. Северо-За-
 падный Кавказ, р.Пшеха, верхний апт.

ния мантии в камере. Байер считал, что эти отпечатки ("Pseudolobeline") были связаны с мелкими складками на вентральной стороне раковины и считал их результатом секреции недоразвитой септы, последовавшей за неполным закреплением септальной мантии к стенке раковины.

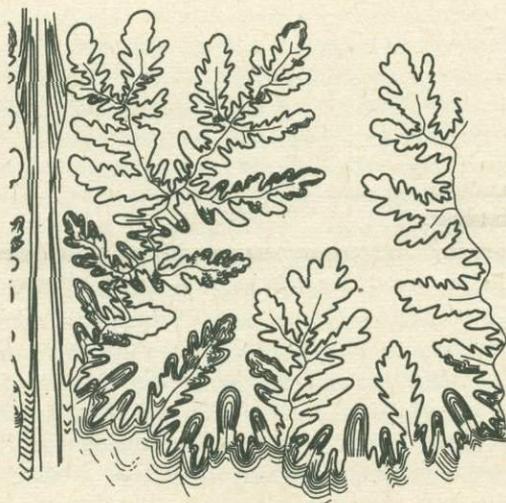


Рис.5. *Nemitetragonites* sp. ; экз. № 8 (403/117); Д = 62,00 мм
 (х 4,5). Северо-Западный Кавказ, р.Пшеха, верхний апт.

Гендерсон обнаружил у поздне мелового *Sciponoceras glaessneri* Wright полосу, состоящую из призматического материала, т.н. "досептальную призматическую зону". Эта полоса шире в седлах и прослеживается на значительном расстоянии.

Заборски описал линейные и концентрические отпечатки на ядрах поздне мелового *Ragavascoceras*, которые, как считает он, тесно связаны с седлами лопастной линии. Следует заметить, что в действительности они большей частью связаны со вторичными лопастями на седлах. По мнению цитированного автора, эти линии отображают отростки на верхней поверхности предсептальной призматической зоны вещества раковины, выделенные теми частями мантии, которые соответствовали седлам в период смещения мантии.

Описанные нами структуры, как было показано выше, ограничены отдельными камерами и тесно связаны с лопастными линиями, в общих чертах повторяя их конфигурацию. Это обстоятельство дает возможность предположить, что они составлены периферийными (муральными) частями мягкого тела, секретирующими септу. Рассмотренные отпечатки и, прежде всего - псевдосутуры, дают возможность судить о механизме и динамике перемещения мягкого тела в жилой камере. Так как эти отпечатки в различных группах аммонитов отличаются, можно предположить, что перемещение задней части тела в жилой камере протекало не совсем одинаково.

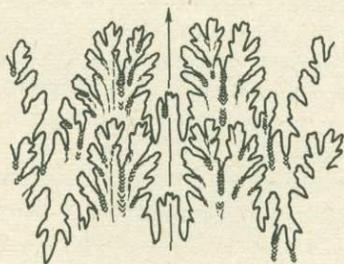


Рис.6. *Acanthohoplites nolani* Seun. ; экз. № 8 (403/II9); Д = 34,00 мм (х 3,2). Северо-Западный Кавказ, р. Пшеха, верхний апт.

Прежде чем приступить к рассмотрению этих вопросов, вкратце остановимся на результатах изучения современных цефалопод - *Nautilus* и *Spirula*. В частности, такие вопросы, как перемещение мягкой части тела, образование новых камер, регулирование плавучести и др. были освещены в последнее время в работах ряда исследователей /3-8, 14, 17-21/. Выяснилось, что на образование камер у *N. macromphalus* уходит от 70 до 120 дней, а у *N. pompilius* - от 85 до 132 дней /5, 18, 20/. В последних камерах фрагмокона содержится жидкость, выделяемая, по-видимому, организмом. Жидкость осуществляет две функции:

1) поддерживает вновь образующуюся септу до того момента, пока не будет достигнута достаточная степень кальцинации; 2) посредством выталкивания наружу жидкости обеспечивает резерв баласта. Уорд и др. /19, 20/ определили, что полное освобождение камеры от жидкости у *N. macromphalus* заканчивается за 135 дней. По всей вероятности в этом главную роль играет низкая скорость осмотической откачки /4/. Уорд и др. /17, 19, 21/ показали, что *Nautilus* не способен изменять соотношение жидкость-газ в камерах. Оказалось, что среди современных цефалопод только *Sepia* способна на кратковременное регулирование плавучести /8/. *Nautilus* осуществляет вертикальную миграцию с помощью

воронки. По расчетам Чемберлена /3/, если бы *Nautilus* использовал механизм изменения плавучести, то он тратил бы 3 часа, чтобы преодолеть столб воды 100 м высоты, в то время как при помощи воронки ему требуется на это только 7 мин. Камерная жидкость имеет существенное значение только при росте животного. Особи, закончившие рост, фактически вовсе не содержат жидкости в последних камерах фрагмокона /5, 17/. У *Nautilus* в процессе роста перемещение задней части тела происходит медленно, но намного быстрее апертурного роста. У *N. macrophalus* перемещение осуществляется максимум за 6 дней /II, 19, 20/, а у *N. pompilius* - за 10-20 /18/.

По данным Дентона /6/, Дентона и Джилпин-Брауна /7/, у *Spirula* процесс образования камеры осуществляется медленно. Вновь образующаяся камера заполняется жидкостью, выделяемой тканями тела. Чтобы сохранить нейтральную плавучесть, из предшествующих камер удаляется жидкость, а вновь образованные камеры заполняются ею.

Описанные линейные отпечатки - псевдосутуры, скорее всего, указывают на временные остановки в процессе перемещения задней части тела животного. У аммонитов, как было показано выше, количество псевдосутур значительно больше. Это обстоятельство указывает на то, что процесс перемещения тела у аммонитов, очевидно, был гораздо длительным, чем у *Nautilus*, так как для секреции этих структур требовалось определенное время. Если эти предположения верны, то в филлоцератидах и литоцератидах, у которых наблюдается большое количество псевдосутур, процесс передвижения тела в жилой камере был наиболее длительным.

Рассматривая этот вопрос на примере *Paravaccoseras*, Заборски /22/ отмечает, что перемещение мантии не было таким "стремительным", как у *Nautilus*. Гендерсон /II/ предполагает, что у аммонитов функционирование продольной мускулатуры должно было быть приостановлено в период смещения мантии. На основании этого он пришел к выводу, что перемещение осуществлялось очень интенсивно, возможно, всего за несколько часов.

Этому соображению противоречат, по меньшей мере, два обстоятельства. Во-первых, условия, при которых могло происходить перемещение в быстром темпе, требовали большие скорости перераспределения камерной жидкости для поддержания нейтральной плавучести. Такие скорости не наблюдаются у современных цефалопод и не могли быть у аммонитов. Во-вторых, следует принять во внимание то обстоятельство, что у аммонитов (за исключением филлоцератид и, вероятно, литоцератид) сифон не формируется в жилой камере и задняя часть тела у них была "привязана" сифоном к септе. Перемещение заднего конца тела быстрыми темпами требует формирования в считанные часы нового "отрезка" соединительного кольца и первичной мембраны, что, скорее всего, было маловероятным.

На интенсивность перемещения указывает количество псевдосутур - чем больше их, вероятно, тем медленнее был этот процесс. Наличие линий продольных контактов также говорит в пользу такого соображения. Принимая во внимание это обстоятельство, надо полагать, что в филлоцератидах и литоцератидах перемещение мантии проходило гораздо медленнее, чем в других группах аммонитов. Перемещение мягкого тела осуществлялось только с помощью жидкости, поступающей в новую камеру. Она, вероятно, выполняла следующие основные функции: 1) обеспечивала отделение задней части тела от септы в начальной стадии перемещения; 2) выполняла роль буфера для поддержания задней части тела во время секреции новой септы; 3) служила балластом для поддержания нейтральной плавучести; 4) действовала как поршень; по мере поступления в

новую камеру, жидкость осуществляла давление на заднюю часть тела и обеспечивала ее постепенное перемещение. Скорость перемещения, очевидно, зависела от интенсивности обводнения новой камеры. Объем поступающей жидкости и соответственно длина вновь образованной камеры, вероятно, в большей степени контролировались поддержанием нейтральной плавучести.

Перемещение задней части тела, скорее всего, происходило в три этапа: 1) начальный – медленный; 2) промежуточный (основной) – относительно быстрый; 3) конечный – медленный. Этапность смещения особенно хорошо наблюдается у филлоцератид и литоцератид, где псевдосутуры в пределах одной камеры сначала расположены очень плотно, в средней части сравнительно редко, а в конце, по мере приближения к месту прикрепления новой септы – вновь плотно (рис. 4, 5). Например, исходя из расположения и количества псевдосутур, можно предположить, что у *Neopronorites* (рис. 1) перемещение осуществлялось в одном темпе, очень медленно; у *Timanites* – в начальной фазе – быстро, затем медленно, но равномерно, а в конце – опять в быстром темпе (рис. 2). Этапность смещения мантии более или менее выражена также и в других группах аммонитов (рис. 6).

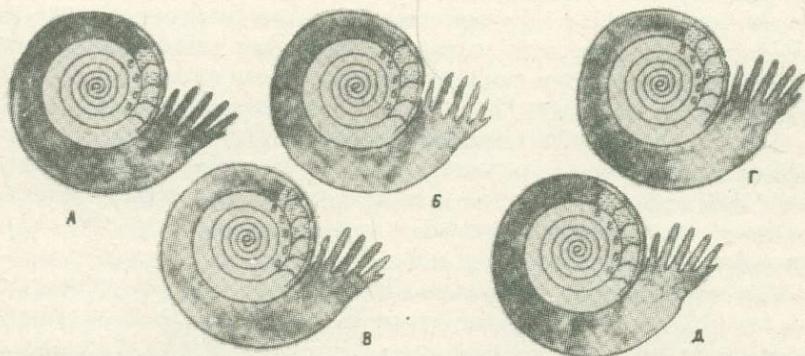


Рис. 7. Схема образования камер у аммонитов. А – завершающая стадия кальцификации последней септы; Б – начальная стадия; В – промежуточная стадия; Г, Д – конечная стадия. Стрелками показано направление движения жидкости.

На первом этапе камерная жидкость, очевидно, выделялась из тела животного /22/ (рис. 7А). Жидкость, поступившая в новую камеру, была, по-видимому, гипосмотичной по сравнению с жидкостью тела животного, чтобы предотвратить обратный процесс – ее поглощение поверхностью септального эпителия. В начальной стадии перемещения, вероятно, не происходит перекачки жидкости из фрагмокона в новую камеру через сифонную трубку. Как предполагают Мутвей и Реймент /14/, это не может произойти до того, пока септальная трубка и частично прилегающее к ней соединительное кольцо не достигнут своей полной толщины, чтобы выдержать гидростатическое давление воды. В данном случае (в конечной фазе первого этапа) перенос жидкости через сифонную трубку, возможно, происходил у филлоцератид и некоторых литоцератид, у которых соединительное кольцо, очевидно, формируется в жилой камере до начала смещения мантии. Проникновение жидкости между септой и прилегающим септальным эпителием вызывает дефляцию и деформацию задней части тела; оно отделяется от

септы и по мере возрастания гидростатического давления медленно передвигается вперед. Вторичные элементы лопастей и седел сильно уменьшаются в размерах, теряя свою конфигурацию. Чем сложнее лопастная линия, тем интенсивнее происходит деформация задней части тела (рис.4,5). Например, у *Titanites* (рис.2), судя по очертанию псевдосугур, деформация лопастей почти не происходит. Очевидно, чем более зазубренными лопастными линиями характеризовались аммониты, тем дольше и сложнее протекал у них процесс перемещения мягкого тела.

В начальной фазе второго этапа у аммонитов со сложнорассеченными линиями, мягкие части тела выходят из узких перешейков септы. Затем периферийные части заднего конца тела, соответствующие в основном первичным и вторичным лопастям, расширяются (рис.4,5). Вследствие этого смежные лопасти приходят в непосредственное соприкосновение за исключением вторичных седел у филлоператид и литоцератид (рис.4,5). На месте соприкосновения начинается секреция тонких линейных образований кальцита, которые названы нами "линиями продольных контактов".

На данном этапе перемещения основная масса жидкости, вероятно, перекачивалась из предыдущих камер в новую через сифонную трубку. Если предположения Мутвея и Реймента /14/ верны, то такой процесс мог бы осуществляться только у филлоператид и частично литоцератид (рис.7Б). С наступлением этого момента камерная жидкость, вероятно, становилась изосмотичной с жидкостью задней части тела животного. В результате этого обмен жидкости должен был сократиться до минимума. Тем не менее динамика подачи жидкости в новую камеру возрастала и обуславливала более высокие темпы перемещения тела по сравнению с начальной и конечной стадиями. Процесс перекачки жидкости во вновь образующуюся камеру мог осуществляться лишь в том случае, когда осмотическое давление в предыдущих камерах было ниже давления внутри сифонной трубки. В то же время во вновь образованной камере давление должно было быть выше, чем в адоральной части соединительного кольца. Заборски /22/ допускает возможность переноса жидкости из фрагмокона в новую камеру через сифонную трубку у *Ragavascoceras*. В таких случаях, по нашему мнению, скорость перемещения тела должна была зависеть от размеров соединительных колец сифона. Чем больше их длина и диаметр, по-видимому, тем интенсивнее протекал процесс перекачки жидкости в камеру и соответственно - перемещение мантии. Возможно и этим обусловлено относительно медленное перемещение тела в жилой камере у филлоператид и литоцератид, у которых соединительные кольца характеризуются небольшими размерами и плотно прилегают к стенке раковины.

На третьем, завершающем этапе перемещения, когда задняя часть тела приближалась к новому месту прикрепления, начиналась ее дифференциация. В местах соприкосновения тех частей тела, которые секретировали лопасти, прекращается выделение продольных кальцитовых образований. Возвращение задней части к первоначальной форме происходит вследствие повышения давления камерной жидкости. К этому моменту начинается закрепление отдельных частей септального эпителия в местах секреции будущей септы. Жидкость проникает вдоль контакта отдельных частей тела, постепенно разделяя их; вследствие этого периферийные части заднего конца тела вновь приобретают обычную, "нормальную" конфигурацию (рис.4,5). На этом этапе, по мере возрастания внутрикамерного давления, приток жидкости из предыдущих камер через соединительные кольца постепенно уменьшался или прекращался. Возрастание внутрикамерного давления способствовало поступлению жидкости из тела животного в камеру (рис.7Г). В завершающей фазе этого этапа давление камерной, сифонной и жидкости, содер-

жащейся в теле животного, становилось одинаковым и обмен флюидов прекращался (рис. 7Д). Начинаясь новый значительный момент в жизни аммонита – прикрепление тела к стенке раковины и секреция новой септы. Необходимо отметить, что рассмотренная модель перемещения тела в жилой камере, очевидно, наиболее приемлема для филлоператид и литоцератид.

Представленный материал дает нам право утверждать, что перемещение мягкого тела происходило дискретно. Каждый рассмотренный этап, судя по количеству псевдосутур, можно разделить на более мелкие фазы. Кратковременные остановки задней части тела, во время которых секретировались псевдосутуры, были необходимы для того, чтобы новая порция поступающей жидкости и вместе с ней возросшее давление могли бы обеспечить перемещение тела на новый небольшой отрезок.

Можно также предположить, что внутрикамерные органические мембраны, которые часто наблюдаются в области сифона, выделялись во время кратковременных остановок задней части тела.

Заборски /22/ предполагает, что у *Rapavascoseras* перемещение мантии шло одновременно с апертурным ростом. По нашим же предположениям процесс перемещения протекал быстрее апертурного роста. В пользу этого говорит то обстоятельство, что расстояние между линиями роста раковины почти одинаковое, но гораздо меньше, чем промежутки между псевдосутурами, т.е. темпы роста раковины и интенсивность перемещения тела животного в жилой камере значительно отличались. Даже если допустить, что во время секреции септы рост апертуры замедлялся /9/, то это обстоятельство все же не дает основания для допущения синхронности этих процессов.

Суммируя вышеизложенное, можно заключить следующее.

В отдельных камерах фрагмента палеозойских и мезозойских аммоноидей обнаружены различные отпечатки в виде морщин, складок, штрихов и линий. Среди них наибольшее значение имеют кальцитовые линейные продольные и концентрические структуры. Первые отмечены только на ядрах филлоператид и литоцератид и именуются нами "линиями продольных контактов", а вторые, которые наблюдаются почти у всех изученных аммонитов – "псевдосутурами". Все они секретированы задним концом тела животного в период перемещения в раковине.

Псевдосутуры, секретлируемые муральными частями септального эпителия, фиксируют кратковременные остановки тела во время ее перемещения в жилой камере. Они отображают длительность и динамику этого процесса. Линии продольных контактов, секретлируемые на стыке периферийных частей заднего конца тела, указывают на степень деформации тела при перемещении. Обе структуры позволяют восстановить конфигурацию заднего конца тела в процессе перемещения в жилой камере.

Перемещение начиналось одновременно по всему периметру раковинной трубки, а заканчивалось неодновременно – сперва прикреплялись основания лопастей, а затем – седла. Этот процесс был длительным, сложным и протекал аритмично. В этом процессе выделяются три этапа: начальный, промежуточный (основной) и конечный. На первом и последнем этапах перемещение шло медленно, а на промежуточном – более быстрыми темпами. У аммонитов со сложнорассеченными линиями (филлоператиды и литоцератиды) процесс перемещения был более длительным и сложным, по сравнению с аммонитами с простыми линиями (агониты). По характеру перемещения мягкого тела, гонягиты более близко стоят к аммоноидеям, чем агониты. У всех аммонитов передвижение мантийного эпителия протекало более быстрыми темпами, чем апертурный рост.

Перемещение мантии осуществлялось путем гидростатического давления на

заднюю часть тела. Кроме того, жидкость выполняла следующие основные функции: обеспечивала дефляцию задней части тела на начальном этапе перемещения; выполняла роль буфера для поддержания задней части тела во время секреции новой септы; служила балластом для поддержания нейтральной плавучести.

У филлоцератид (возможно и у литоцератид), у которых сифон формировался в жилой камере, основная масса жидкости во вновь образовавшуюся камеру поступила из предыдущих камер фрагмокона через сифонную трубку. Возможно, в этом и заключается основное функциональное значение формирования сифона в жилой камере. В других же группах аммонитов значительная часть камерной жидкости, очевидно, выделялась из тела организма.

Скорость перемещения была в прямой зависимости от скорости осмотической перекачки. Последняя, со своей стороны, определялась размерами и расположением соединительного кольца сифона. Это обстоятельство, а также наличие большого количества псевдосутур, скорее всего, указывают на низкую скорость перемещения мягкого тела в жилой камере у филлоцератид и литоцератид. Объем поступающей жидкости, и, соответственно, длина вновь образованной камеры, по всей вероятности, контролировали нейтральную плавучесть.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bayer U. Cephalopoden-Septen. Teil 1. Konstruktions-morphologie des Ammoniten-Septums. Neues Jb., Geol. Paläont. Abh. N 154, 1977, S. 290-366.
2. Birkelund T. 1965. Ammonites from the Upper Cretaceous of west Greenland. Medd. Greenland. N 179, (7), p. 1-92.
3. Chamberlain J.A. 1981. Hydromechanical design of fossil cephalopods. The Ammonoidea. Spec. Vol. Syst. Assoc., N 18, p. 289-336.
4. Chamberlain J.A. and Moore W.A. 1982. Rupture strength and flow rate of Nautilus siphuncular tube. Paleobiology, N 8, p. 408-425.
5. Collins D., Ward P.D. and Westermann E.G. 1980. Function of cameral water in Nautilus. Paleobiology, N 6, p. 168-172.
6. Denton E.J. 1974. On Buoyancy and the lives of modern and fossil cephalopods. Proc. roy. Soc. Lond. (B), N 185, p. 273-299.
7. Denton E.J. and Gilpin-Brown J.B. On the buoyancy of the pearly Nautilus. J. mar. biol. Ass. U.K., N 46, p. 723-759.
8. Denton E.J. and Gilpin-Brown J.B. 1973. Flotation mechanisms in modern and fossil cephalopods. Adv. mar. Biol., N 11, p. 197-268.
9. Doguzhaeva L. 1982. Rhythms of ammonoid shell secretion. Lethaia, N 15, p. 385-394.
10. Grandjean F. 1910. Le siphon des ammonites et des belemnites. Bull. Soc. géol. Fr., N 10, p. 496-519.
11. Henderson R.A. 1984. A muscle attachment proposal for septal function in Mesozoic ammonites. Palaeontology, N 27, part 3, p. 461-486.
12. Holder H. 1954. Über die Siphon-anheftung bei Ammoniten. Neues Jb. Geol. Paläont. Mh. S. 372-379.
13. John R. 1909. Über die Lebensweise und Organisation der ammoniten. Inaugural dissertation, University of Tübingen, 53 p.
14. Mutvei H. and Reymont R.A. 1973. Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids. Palaeontology, N 16, p. 623-636.
15. Neaveyerson E. 1927. The attachment of the ammonite siphuncle. Proc. Lpool. geol. Soc., N 14, p. 65-77.
16. Vogel K.-P. 1959. Zwergwuchs bei Polyptychiten (Ammonoidea). Geol. Jb.,

N 76, S.469-540.

17. Ward P.D. 1979. Cameral liquid in Nautilus and ammonites. *Paleobiology*, N 5, p.40-49.
18. Ward P.D. and Chamberlain J.A. 1979. Radiographic observation of chamber formation in Nautilus pompilius. *Nature*, N 304, p.57-59.
19. Ward P.D. and Greenwald L. 1981. Chamber relilling in Nautilus. *J.mar. biol.Ass. U.K.*, N 62, p.469-475.
20. Ward P.D., Greenwald L. and Magnier Y. 1981. The chamber formation cycle in Nautilus macromphalus. *Paleobiology*, N 7, p.481-493.
21. Ward P.D. and Martin A.W. 1978. On the buoyancy of the pearly Nautilus. *J.exp.Zool.*, N 205, p.5-12.
22. Zaborski P.M.P. 1986. Internal mould markings in a Cretaceous Ammonite from Nigeria. *Palaeontology*, N 29, part 4, p.725-738.

О ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМАТИКЕ КАРАГАНСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
СЕМЕЙСТВА RISSOIDAE

В караганских отложениях, характеризующихся чрезвычайно обедненной моллюсковой фауной, среди которой брыхоногие занимают второстепенное место (представлены только двумя очень близко стоящими друг к другу видами - *Mohrensternia grandis* Andrus. и *Mohrenst. barboti* Andrus.), в начале семидесятих годов нами были обнаружены мелкие раковины гастропод (от 2,5 до 5 мм), резко отличающиеся от всех известных миоценовых форм.

Для определения систематического положения этих моллюсков и выяснения их филогенетических взаимосвязей мы заново собрали материал из миоценовых отложений Грузии, Северного Кавказа и Крыма. Анализ накопившегося материала показал, что новые формы тесно связаны с караганскими моренштерниями и представляют отдаленную ветвь филогенетического древа семейства Rissoidae.

При сравнении наших форм с другими представителями брыхоногих моллюсков мы заметили сходство между ними и маотическим *Coelacanthia quadrispinosa* Andrus. Однако сходство нам показалось менее значительным по сравнению с остальными морфологическими признаками, отличающими эти группы (Е.М. Жгенти, 1981).

Сходство объяснялось наличием общего предка, какого-то представителя Rissoidae, менявшего свой облик, в разное время попадая в сходные, но отнюдь не одинаковые условия среды обитания. Поэтому вновь обнаруженную группу караганских брыхоногих мы выделили в самостоятельный род *Archaschenia* и включили его в семейство Rissoidae.

Н.И. Андрусовым целакантии были обнаружены в керченском известняке маотического возраста. Описывая свои формы, Андрусов пишет: "Маленькая раковина, украшенная иглами и напоминающая своей внешностью и размерами некоторые мелкие иглистые гидробиды, для которых был установлен род *Potamopyrgus*. Этот род, виды которого живут в Новой Зеландии, в Либерии, на о-ве Кубе, в Центральной Америке, отличается, однако, от керченской формы (т.е. от *Coelacanthia* - Е.Ж.) своим простым околустьем и плотными иглами. Иглы у последней (у *Coelacanthia* - Е.Ж.), расположенные по четыре на каждом обороте, полы и представляют не что иное, как завороты наружной губы. Соответственно этому наружная губа представляет острую выемку, направляющуюся к основанию шипа и продолжающуюся в виде тонкой щели по передней стороне шипа, так как края заворота заггибаются к середине и здесь соприкасаются... (подчеркнуто нами - Е.Ж.). Что же касается положения нового рода в системе, то его несколько затруднительно определить. По общему габитусу его следует поставить в сем. Rissoidae s.str." (Н.И. Андрусов, 1961, с.83,84).

Описывая вид *Coelacanthia quadrispinosa* Andrus., Андрусов повторяет описание характерных признаков раковины этого моллюска: "При внимательном исследовании лучше сохранившихся шипов оказывается, что они внутри пусты, а с передней стороны представляют заросшую щель. Поверхность раковины покрыта явственными, над шипами загнутыми назад, а под ними вперед, следами нарастания. Эти следы нарастания поднимаются также по задней и передней стороне шипов, так что последние, по-видимому, представляют завороты наружной губы (подчеркнуто нами - Е.Ж.). Перед шипами следы нарастания сначала несколько ущемлены, а потом выпрямляются. Устье овальной формы, околустье цельное, внутренняя губа закрывает пупок, наружная представляет глубокую выемку соответственно шипу и продолжается в щель шипа по передней стороне его (подчерк-

нута нами - Е.Ж.). Длина 5,5 мм, ширина 2,8 мм" (там же, с.84).

Шестнадцать лет спустя, в 1906 году Андрусов дословно повторяет описание своего вида, не внося поправки и не сомневаясь в точности описания. На сей раз он приводит изображения, которые хоть и не отличаются четкостью, но соответствуют описанию - края наружной губы и на рисунке (табл.Ш, рис.36,37, 38) и на фотографии (табл.Ш, рис.39) образуют глубокую выемку, соответственно шипу, продолжающуюся в щель шипа по его передней стороне. В этой работе Андрусов вновь подтверждает, что этот новый род несколько напоминает некоторые гидробии с шипами (*Potamopyrgus*). „Однако, говорит он, виды этого рода, по общему облику, величине и оборотам с иглами, обладающие сходством с нашей формой, отличаются простым перистомом (подчеркнуто нами - Е.Ж.) многочисленными тесно расположенными шипами" (Андрусов, 1961, с.337-338).

"По внешней форме следовало бы включить *Coelacanthia* в семейство *Rissoidae*, однако наш род отличается от всех мне известных риссоид структурой шипов, определенным образом напоминающих шипы некоторых крупных морских гастропод (*Spinigera*, *Turphis*)". Далее следуют весьма важные замечания: "Следует помнить, что у *Mohrensternia grandis* Andrus., из спаниодонтелловых слоев Мангышлака наблюдаются крупные коротко-шипообразные чешуйки по средней линии оборотов, на месте обычных бугорков риссоид. Подобные чешуйки можно было бы в известной степени рассматривать как эмбриональные шипы *Coelacanthia*". (Андрусов, 1961, с.338).

Как видим, несмотря на то, что Андрусов не знал о существовании "шипоносных" архашений, по наличию чешуек у некоторых караганских моренштерний предвидел возможность образования шипов у риссоид путем дальнейшего развития чешуек, в других (в данном случае в мезотических) филогенетических ветвях. Таким образом, Н.И.Андрусовым мезотические целакантии были включены, с некоторым сомнением, в семейство *Rissoidae*.

В настоящее время, благодаря исследованиям Л.Б.Ильиной (1972б, 1976, 1979, 1986), вполне убедительно прослежен механизм происхождения этих "загадочных" моллюсков, *Coelacanthia quadrispinosa*, от мезотического вида *Rissoa (Mohrensternia) subinflata* через переходные морфы и доказано систематическое положение рода *Coelacanthia* в семействе *Rissoidae*.

Значительное морфологическое сходство между караганскими и мезотическими формами, которых отделяет интервал времени около 5 миллионов лет, вполне справедливо объясняется гомеоморфией. В только что указанных работах Л.Б.Ильина не приводит полного описания *S.quadrispinosa* Andrus., не сомневаясь, по-видимому, в точности описания Н.И.Андрусовым этого вида, а также в идентичности раковин, которыми располагает, с образцами Андрусова.

В вышедшей в 1986 году работе, посвященной мезотическим морским моллюскам, Ц.И.Бадзошвили оспаривает мнение Н.И.Андрусова, Л.Б.Ильиной и наше о механизме происхождения родов *Archascenia* и *Coelacanthia*. Она "исходя из того, что мезотические целакантии 1) своими морфологическими признаками совершенно отличаются от представителей *Rissoidae*, 2) что они встречаются лишь в самом раннем мезотисе наряду с морскими моллюсками и имеют довольно ограниченное как вертикальное, так и географическое распространение по сравнению с представителями *Rissoa*, 3) шипы этих форм имеют скорее всего (? - Е.Ж.) такое же строение, как у некоторых моллюсков морских форм (? - Е.Ж.), например, *Turphis*, в частности *Turphis hurridus* (Bross.) из неогена Европы..": считает, "что они совместно с остальными соотствующими им морскими элементами, являются пришельцами из области Средиземного моря". И далее: "Что касается караганских *Archascenia*, а именно *Arch.ilyinae*, то по нашему мне -

нию, их также не следует рассматривать в качестве эндемичных форм, образовавшихся путем "превращения бугорков, характерных для *Rissoa* (*Mohrensternia*) в специфические шипы, которые чужды для риссоид..." (1986, с.27). "Мы предполагаем, — продолжает Ц.И.Бадзошвили, — что своеобразные формы, снабженные шипами, проникли в Черноморско-Каспийскую область при восстановлении связи со Средиземноморской областью в караганское, а позднее в мэотическое время. Близость мэотических и караганских форм, возможно, следует объяснить проникновением одного и того же вида, во всяком случае представителей одного и того же рода. Поэтому автор считает "наиболее целесообразным отнесение мэотических и караганских форм если не к одному виду (это при условии, что в карагане существовало несколько самостоятельных видов, относящихся к роду *Archaschenia*! — Е.Ж.), то хотя бы к одному и тому же роду *Coelacantha* (?) *Andrus*. " (там же, с.27).

Архашении и целакантии действительно сильно отличаются от типичных представителей *Rissoidae*, но не с ними же, в конце концов, сравниваются они. Если не доверять чутью Андрусова, ведь нельзя обойти тот факт, что в мэотисе обнаружены, отклонившиеся от риссой морфы (Л.Б.Ильина, 1976, табл. XXV, фиг. 3, 4; у фигуры 7 на предпоследнем обороте явно видны два "недоразвитых" бугра), которые можно поставить между риссоями и целакантиями? Нельзя игнорировать множество переходных видов, подвидов, морф, караганских риссоид, лишь незначительно утративших "риссоевые" признаки (размеры, скульптуру), но стоящих между чокракскими риссоидами — несколькими эндемичными видами, предок которых отличается от полигалинных видов рода *Rissoa* лишь отсутствием валика на краю наружной губы, и архашениями.

В нашей коллекции есть раковины из караганских оолитовых песков Крыма, крупные по сравнению с чокракскими, у которых при наличии на первых оборотах обычной "риссоевой" радиальной ребристости, на гладких последующих оборотах усажены один или два шипа, не чешуйка, а длинный, настоящий архашениевый шип.

Мы возражаем против высказанного Ц.И.Бадзошвили мнения о том, что шипы у архашений и целакантий имеют такое же строение как у представителей семейства *Muricidae*, "в частности, *Turphis hurrifidus* (Bross.)" (1986, с.27).

Н.И.Андрусов, описывая шипы своих оригинальных раковин, которые, как отметил Л.Б.Ильина, по сочетанию признаков и строению шипов, не имеют ничего общего с известными не только миоценовыми, но и формами другого возраста (1976, с.98), сравнивает их с моллюсками различных семейств (*Aporrhaidae* и *Muricidae*), у которых развиты шипы "определенным образом напоминающие" шипы целакантий. По всей вероятности, это сравнение Н.И.Андрусов приводит не для того, что считает возможным сблизить филогенетически эти формы с целакантиями, а для наглядности, чтобы дать общее представление о них (тем более, что изображений целакантий к тому времени у него не было).

Исследуя мэотические целакантии, Ц.И.Бадзошвили "убедилась в том, что мэотические и караганские *Coelacantha* и *Archaschenia* по морфологическим особенностям настолько близки к друг другу, что сомнительным является отнесение их не только к разным родам, но даже к разным видам" (1986, с.25).

Приведенные нами признаки, на основании которых мы выделяем род, она считает несущественными: "Эти "отличия" выражаются в следующем: 1) караганские архашении лишены спиральных ребер, "характерных для мэотических" форм, 2) устье и шипы имеют несколько иное строение" (1986, с.25).

Н.И.Андрусов не отмечал у целакантий спиральных ребер, не обнаруживала их у типичных форм и Л.Б.Ильина, однако она в рамках вида *Cel. quadrispinosa* включила добытые ею самой переходные формы между *Rissoa subinflata* и *C. quad-*

rispinosa. Справедливость такого решения подтверждается наблюдениями П.И. Бадзошвили: "Coelacanthia имеет гладкую поверхность, на которой заметны следы нарастания и лишь изредка наблюдается спиральная скульптура" (1986, с.26).

Следует отметить, что у караганских архашений, обычно лишенных спиральной скульптуры при сильном увеличении, на последнем и предпоследнем оборотах тоже можно обнаружить следы трех спиральных штрихов.

Строение шиповидных отростков у архашений сложное и различное у отдельных видов. Н.И. Андрусов же при описании целакантий отмечает наличие лишь щели на передней стороне шипа. Дополнительных сведений относительно характера шипов, к сожалению, не дают в своих трудах и последующие исследователи целакантий. Что же касается архашений, палеонтологический материал, собранный в среднемиоценовых отложениях Крыма и Кавказа, позволил нам подробнее изучить особенности скульптуры караганских риссоид и, в частности, архашений.

На таблицах, приведенных в данной статье, довольно отчетливо может быть прослежен процесс образования архашениевых отростков - "шипов".

На второй таблице две первые раковины (фиг. I, 2) принадлежат предковому виду архашений - *Mohrensternia* (?) *barboti* Andrus. Здесь изображены экземпляры крайние в ряду внутривидовой изменчивости этого вида, у которых гребень серповидных или, как иначе называют, "s"-образных, очень низких ребер, слабо выступает в виде чешуек. На последнем обороте второй раковины (фиг. 2) надломанные в середине три ребра указывают на наличие внутри них полости.

Третья, неповрежденная, раковина (фиг. 3) уже не относится к виду *Mohrenst. barboti*. На изображении видно как, начиная с предпоследнего оборота к последнему, изменяются очертания ребер и в центральной части последнего оборота серповидные ребра становятся скобовидными, довольно высокими чешуйками. Эти чешуйки, особенно центральные, проявляют тенденцию к свертыванию.

Четвертая раковина (фиг. 4), также неповрежденная, является чрезвычайно интересным экземпляром. На ее поверхности развиты: валикообразные основные ребра, типичные для караганских риссоид (предпоследний оборот); довольно высокие, значительно свернутые в "трубку" шипы, характерные для архашений (в левой части последнего оборота) и "скобовидные" чешуйки, подобные имеющимся у переходных форм от риссоид к архашениям. В нашей коллекции караганских риссоид имеются раковины, по величине (до 6-8 мм) и общему габитусу похожие на *Mohrensternia* (?) *barboti* Andrus., у которых на гладкой поверхности развит один единственный длинный шип. Подобные морфы начали возникать в карагане с самого позднего архашения.

На третьей и четвертой таблицах изображены раковины видов, относимых нами к типичным архашениям. Этот эндемичный варненский (верхний караган) род объединяет весьма разнообразную группу моллюсков, состоящую как из округлых (приземистых), так и вытянутых в высоту форм, украшенных сложной системой шипов.

Шиповидные отростки у архашений бывают треугольно-округлые (табл. III, фиг. I-4) или округлые (табл. IV, фиг. I, 2). Чем моложе вид, тем округлее и длиннее шип, тем мельче раковина (*Arch. iljinae* Zgh.).

Строение самих шипов (отростков) весьма сложное. К сожалению, нам не удалось изобразить раковину с неповрежденным шипом. На наших таблицах засняты раковины, у которых в процессе препарации сохранились лишь задние (спинные) части шипов или надломанные их части. Несмотря на это, на данном, начальном, этапе изучения этих моллюсков, удалось установить, что шип сложен и различен у округлых и вытянутых в высоту форм.

У более или менее округлых, приземистых форм (группа *Arch. merklini* Zgh.,

табл.Ш, фиг.1,2) задняя сторона шиповидного треугольно-округлого отростка, образованного вздутием верхнего слоя раковины по линии нарастания, зияющая, но отверстие прикрыто, если можно так сказать, "залеплено" тончайшим слоем - "пластинкой" - намного более тонкой, чем задняя стенка шипа. Переднюю пластинку образует переднее поле поверхностного слоя. В результате на поверхности раковины образуется сложная, взаимопересекающаяся сеть линий нарастания, наиболее ярко выраженная у переходных и древних форм. На приведенных здесь образцах она наиболее ясно выражена у раковин на табл.П. У наиболее молодых видов эта сеть сглажена.

Чем длиннее отросток, тем сильнее свернуты края задней стенки шипа и у крайних в филогенетическом развитии форм (табл.Ш, фиг.2; табл.IV, фиг.1,2) они обближаются настолько, что образуют округлый полный шип с узкой, сходящейся к острию шипа на нет, щелью на передней стороне. Щель у таких видов тоже не остается зияющей. Она прикрыта отделяющейся, чрезвычайно хрупкой, продолговатой, суживающейся и закругляющейся к верхушке длинного шипа, легко отламывающейся пластинкой. Эта узкая "пластинка" образована передним полем поверхностного слоя путем наращивания его по линии нарастания.

Таким образом, мы вправе сказать, что в образовании скульптуры у архашений принимает участие только наружный слой раковины (тогда как у целакантий, исходя из описания, сделанного Н.И. Андрусовым и другими исследователями, должны принимать участие все слои). Шипы у архашений полые, щелеватые, прикрыты пластинкой (не отмечаемой у целакантий), хрупкие, легко отламывающиеся, не оставляющие на поверхности следов (табл.IV, фиг.2,3). Устье простое, овальное, наружная губа цельная, овальная и не представляет глубокую выемку соответственно шипу (как это, по описанию Андрусова, характерно для целакантий).

Располагая вновь добытым материалом, Ц.И. Бадзошвили не дает описания своих образцов. Она полностью отождествляет их с образцами Андрусова и караганскими архашениями (?!), считая указанные нами различия в строении шипов и устья "не существенными". А они весьма важны и мы на этом основании считаем, что диагноз, данный нами для архашений, не подходит к целакантиям, описанным Андрусовым, и соответственно, описание, данное Андрусовым для целакантий, не пригодно для архашений.

Если керченские брюхоногие моллюски, собранные Ц.И. Бадзошвили в мезотических отложениях, в самом деле проявляют столь близкое сходство с караганскими архашениями, то тогда они не являются типичными целакантиями. Возникает вопрос - в каком взаимоотношении они с настоящими целакантиями?

Мы не намерены голословно, не располагая соответствующим фактическим материалом, производить ревизию мезотического рода *Coelacanthia*, тем более, что все изображения целакантий, приведенные в палеонтологической литературе (за исключением андрусовских и реконструированного Л.Ш. Давиташвили (1931, табл. IV, рис. 27), изображения рисунка 36 из работы Андрусова), представлены поврежденными раковинами, с обломанными устьями (Л.Б. Ильина, 1976, 1979, 1986; Ц.И. Бадзошвили, 1986).

Изображение единственного экземпляра, у которого сохранилось устье, но отсутствуют шипы, приводится в работе Л.Б. Ильиной (1976, табл. XXV, фиг. 6). Легко можно заметить, что устье этой раковины не соответствует ни описаниям Андрусова, ни изображенным им экземплярам *Coelacanthia quadrispinosa* (1961, с. 337, табл. Ш, рис. 36, 39), оно больше похоже на устье обычных рессоид.

Как мы уже сказали в начале статьи, Ц.И. Бадзошвили категорически отвергает наличие филогенетического родства между целакантиями и рессоидами и

Тетис (?)		Восточный Паратетис								
Стратиграфическое подразделение	Характер бассейна	Филогенетическая схема Rissoa	Стратиграфическое подразделение		Характер бассейна	Филогенетическая схема развития рода Rissoa				
			Региоградус	Подъярус						
Верхний миоцен	И	↑	Мео-тис	Верхний	Замкнутый	Coelacanthia Rissoa → Mohrensternia (?)				
				Нижний	Открытый					
			Сар-мат	Верхний	Замкнутый	Вымирание риссоид				
				Средний	Замкнутый /?/					
				Нижний	Замкнутый /?/	Mohrensternia				
				Кон-ка	Веселянский	Затр. связь	Rissoa → Mohrensternia			
					Сар-таганский	Открытый				
				Средний миоцен	О	↓	Карт-велий	Мухурский	Замкнутый	Вымирание риссоид
								Хобский	замкнутый	
							Караган	Варненский	Открытый. Кратковрем. связь	Archaschenia Mohrensternia
Архашенский	Замкнутый									
Чок-рак	Брыковский	Замкнутый	Mohrensternia							
	Эвский	Открытый. Затруднительная связь					Rissoa → Mohrensternia			
Тархан	Аргунский	Открытый. Затруднительная связь								

Рис. 1. Схема филогенетического развития представителей семейства Rissoidae в миоцене восточного Паратетиса.

между архашениями и риссоидами, считая представителей обоих родов не эндемичными моллюсками, а "пришельцами из области Средиземного моря" (1986, с.26, 27).

Из истории неогеновых морей Черноморско-Каспийской области известно, что при неоднократном проникновении в эту область фауны открытых морей, иммигранты составляли наиболее эврибионтную, широкораспространенную и многочисленную часть населения тех бассейнов, откуда они проникали. Общеизвестно также, что подавляющее большинство родов и даже видов тех пришельцев по сей день существует в современных морях. Среди ископаемых фаун тех морей, откуда предположительно могли проникать фауна мезотического бассейна, или те немногочисленные полигалинные элементы, которые встречаются в варненском подъярусе карагана, не известны *Archaschenia* и *Coelacanthia*. Из-за недостаточной изученности целакантий (никто их не описывал после Андрусова) мы воздерживаемся высказывать свое мнение относительно филогенетических связей этого рода с остальными брыхоногими. Что касается филогенетической цепи *Rissoa subinflata* → *Coelacanthia quadrispinosa*, воспроизведенной Л.Б.Ильиной (1976), она, по-видимому, является наиболее вероятной для моллюсков, изображенных ею и Ц.И.Бадзошвили (1986), а не для форм, описанных Андрусовым. Зато, со всей ответственностью, мы можем доказывать вероятность происхождения архашений от риссоид. Трудно допустить, что в караганский бассейн, характеризующийся столь сложным гидрологическим режимом и биомическими условиями, проникли неизвестные до того морские моллюски (т.е. архашения) со всеми видами, подвидами, переходными формами к риссоям. Притом в хронологическом порядке — сначала переходные, затем сформировавшиеся виды.

Мы еще хотели бы заметить, что если в мезотическом бассейне будут обнаружены моллюски, стоящие к архашениям ближе, чем андрусовские целакантии, также связанные с представителями риссоид рядом переходных форм, все равно не следовало бы их отождествлять с архашениями. Сходство надо будет объяснить близостью предков, которое могло возникнуть в эволюции риссоид с интервалом около пяти миллионов лет.

Исследования, проведенные нами при изучении среднемиоценовых представителей риссоид, позволяют выделить отдельную, эндемичную группу моллюсков, характеризующихся исключительно своеобразной скульптурой раковин в отдельную трибу *Archascheniini*. По-видимому, со временем, в диагноз семейства *Rissoidae* должны быть внесены соответствующие дополнения.

Семейство RISSOIDAE

Подсемейство RISSOINAE

Триба *Archascheniini* Zhgenti, triba nova.

Типовой род. *Archaschenia* Zhgenti, 1981.

Диагноз. Раковины маленькие от 2,5 мм до 5,5 мм высоты, состоящие из 5-6 выуклых оборотов, вытянутые в высокий конус или приземистые до округлости. Обороты отделены друг от друга глубоким, отчетливым швом. Наружная поверхность раковины обычно двух-трех последних оборотов украшена округленно-треугольными, высоко при-над раковинной более или менее свернутыми в трубочки шиповидными отростками. Отростки полые, целеватые со стороны, обращенной к устью. Щели прикрыты отделяющейся, чрезвычайно хрупкой пластинкой, образующей передним полем поверхностного слоя, путем его наращивания. В строении отростков принимает участие только поверхностный слой раковины.

Родовой состав. *Archaschenia* Zhgenti, 1981.

Сравнение. От других представителей семейства отличается как наличием шипов, так и их своеобразным строением.

Распространение. Варненский горизонт карагана Грузии, Северного Кавказа, Керченского п-ва.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрусов Н.И. 1961. Избр. тр., том I, с. I-72. Изд. АН СССР, М.
- Бадзошвили Ц.И. 1986. Морские брыхоногие моллюски мэотиса, эволюция и стратиграфическое значение. Изд. "Мецниереба", Тбилиси, с. I-86.
- Давиташвили Л.Ш. 1931. Руководящие ископаемые нефтеносных районов Крымско-Кавказской области. Мэотический ярус. М.
- Жгенти Б.М. 1981. Эволюция и стратиграфическое значение некоторых среднемиоценовых брыхоногих Грузии. "Изд. "Мецниереба", Тбилиси, с. I-174.
- Ильина Л.Б. 1972а. Систематический состав и происхождение раннемэотических гастропод. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 47, вып. 3, с. 47-52.
- Ильина Л.Б. 1972б. К вопросу о систематическом положении мэотического рода *Coelacanthia* Andrussov. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 47, вып. 3, с. 137.
- Ильина Л.Б., Невеская Л.А., Парамонова Н.П. 1976. Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии. Изд. "Наука", М., с. I-288.
- Ильина Л.Б. 1979. Особенности развития гастропод в опресненных миоценовых бассейнах Восточного Паратетиса. Палеонтологический журнал, № 3, изд. "Наука", М., с. 33-41.
- Ильина Л.Б., Невеская Л.А. и др. 1986. История неогеновых моллюсков Паратетиса. Изд. "Наука", М., с. I-208.

О П И С А Н И Е Т А Б Л И Ц

ТАБЛИЦА I

1. *Mohrensternia* (?) *grandis* Andrus. x 10. Караган. ГССР.
2,3. *Mohrensternia* (?) *karaganica* Zhg. x 15. Караган. Окрестности г. Зестафони, ГССР.
4,5. *Mohrensternia* (?) *juzmakensis* Zhg. x 20. Варненский подъярус. Керченский п-в, урочище Юзмак.

ТАБЛИЦА II

- 1,2. *Mohrensternia* (?) *barboti* Andrus. x 15. Архашенский подъярус карагана, сел. Аргвети, ГССР.
3-5. *Archascenia* *merklini* Zhg. Раковина 3x15; 4,5 x 20. Варненский подъярус карагана.

ТАБЛИЦА III

- 1-5. *Archascenia* *merklini* Zhg. Все раковины x 20. Морфы 4,5 настолько оригинальны, что мы условно относим их к виду *Arch.merklini*. Варненский подъярус. Грузия.

ТАБЛИЦА IV

- 1-3. *Archascenia* *iljinae* Zhg. Раковины 1,3 x 20, раковина 2 x 40. Варненский подъярус. Грузия.

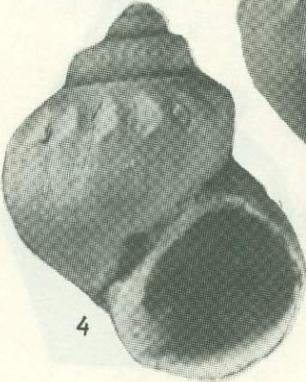
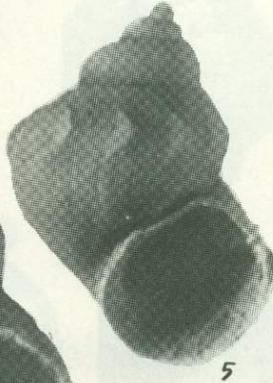
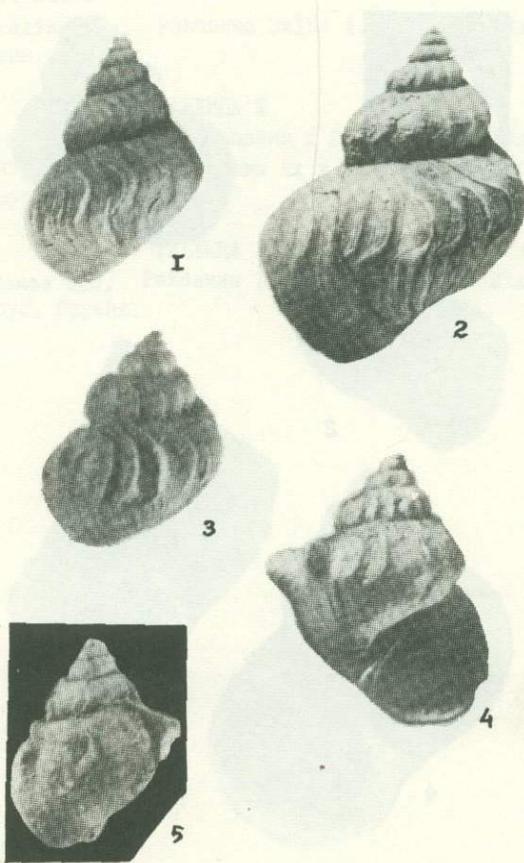


ТАБЛИЦА I

1. *Strophomena (Strophomena) strophomena* (Linn.)
2. *Strophomena (Strophomena) strophomena* (Linn.)
3. *Strophomena (Strophomena) strophomena* (Linn.)
4. *Strophomena (Strophomena) strophomena* (Linn.)
5. *Strophomena (Strophomena) strophomena* (Linn.)

ТАБЛИЦА II

1. *Strophomena (Strophomena) strophomena* (Linn.)
2. *Strophomena (Strophomena) strophomena* (Linn.)
3. *Strophomena (Strophomena) strophomena* (Linn.)
4. *Strophomena (Strophomena) strophomena* (Linn.)
5. *Strophomena (Strophomena) strophomena* (Linn.)



В. В. Дудин, В. В. Дудин-Ломовский

ОБРАЗОВАНИЕ ИЛИ НЕОБРАЗОВАНИЕ ПЕРИОДИЧЕСКИХ ВОЛН

Периодические волны в нелинейных средах возникают в результате взаимодействия волн, обладающих определенной частотой и амплитудой. В частности, в нелинейных средах могут возникать волны, частота которых равна сумме или разности частот взаимодействующих волн. В настоящее время известно, что в нелинейных средах могут возникать волны, частота которых равна сумме или разности частот взаимодействующих волн.

В настоящее время известно, что в нелинейных средах могут возникать волны, частота которых равна сумме или разности частот взаимодействующих волн. В настоящее время известно, что в нелинейных средах могут возникать волны, частота которых равна сумме или разности частот взаимодействующих волн.

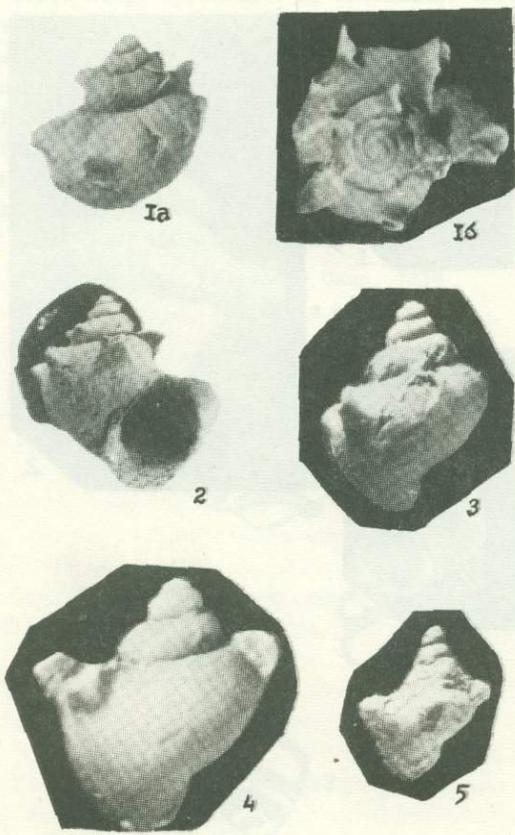


Рис. 1. Волны в нелинейной среде. 1a - волна с частотой ω_1 ; 1b - волна с частотой ω_2 ; 2 - волна с частотой $\omega_1 + \omega_2$; 3 - волна с частотой $\omega_1 - \omega_2$; 4 - волна с частотой ω_1 ; 5 - волна с частотой ω_2 .

В настоящее время известно, что в нелинейных средах могут возникать волны, частота которых равна сумме или разности частот взаимодействующих волн. В настоящее время известно, что в нелинейных средах могут возникать волны, частота которых равна сумме или разности частот взаимодействующих волн.

В настоящее время известно, что в нелинейных средах могут возникать волны, частота которых равна сумме или разности частот взаимодействующих волн. В настоящее время известно, что в нелинейных средах могут возникать волны, частота которых равна сумме или разности частот взаимодействующих волн.

В настоящее время известно, что в нелинейных средах могут возникать волны, частота которых равна сумме или разности частот взаимодействующих волн. В настоящее время известно, что в нелинейных средах могут возникать волны, частота которых равна сумме или разности частот взаимодействующих волн.



ИСКОПАЕМЫЕ БОБРЫ ИЗ МИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНОЙ ГРУЗИИ

Находки касторид в составе гиппарионовых фаун Закавказья исключительно редки. Одна из них (нижняя челюсть) происходит из Удабно и была в свое время описана в качестве нового вида *Steneofiber caucasicus* (Бурчак-Абрамович, Габашвили, 1980). Между тем, эта челюсть по многим своим признакам имеет определенное сходство с нижней челюстью *Palaeomys castoroides*. Не исключено поэтому, что в действительности мы здесь имеем дело с одним и тем же видом*.

В том же местонахождении Удабно в 1985 году экспедицией под руководством М.А.Певзнера была обнаружена "in situ" челюсть и серия зубов крупного бобра. Остатки этого бобра происходят из отложений, залегающих стратиграфически значительно выше основного (II) костеносного слоя Удабно, которые, по мнению М.А.Певзнера, относятся к низам ширакской свиты (мэотис).

Зубы бобра из Удабно отличаются относительно крупными размерами, слабой дифференциацией корней, полуплоской формой передней поверхности нижнего резца. Обращает внимание полное исчезновение парафосет верхних моляров и, как вероятное следствие этого, присутствие на них очень длинных гипофлексий. Перечисленные признаки зубов бобра из Удабно являются диагностическими для рода *Palaeomys*, к которому мы его и относим.

Род *Palaeomys* Саур, 1838
Palaeomys sp.

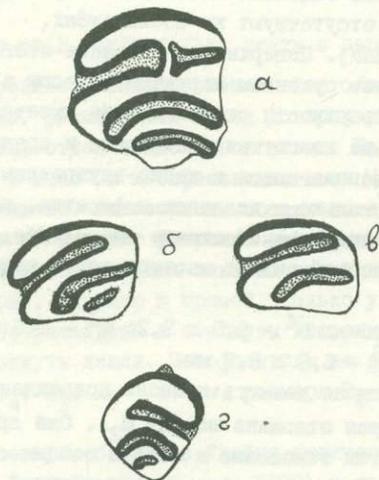


Рис.1. Жевательная поверхность верхних зубов *Palaeomys* sp. из Удабно: а - P⁴; б - M¹; в - M²; г - M³.

Материал: неполная левая нижняя челюсть с резцом и P₄, M_I и M₂ в альвеолах, разрозненные правые и левые верхние зубы той же особи.

Описание. В нашем распоряжении имеется сильно разрушенный и деформированный обломок верхней челюсти с левыми P⁴ и M², которые из-за деформации челюсти не имеют правильной ориентировки в альвеолах, а также серия изолиро-

* Из этого же слоя происходит обломок M^I *Progonomys cathalai* (Schaub).

ванных правых и левых верхних зубов. Все зубы сильно изношены и имеют слабо развитые сращенные корни.

P^4 . (рис. 1а). Жевательная поверхность этого премоляра имеет округлый передний и скошенный задний край. Гипострия немного не достигает основания коронки зуба. Из складок на жевательной поверхности имеется только гипофлексия, все остальные представлены фосетами. Гипофлексия сравнительно далеко проникает вглубь жевательной поверхности зуба. Здесь ее расширенный и закругленный лабиальный отдел встречается с резко расширенным лингвальным отделом сравнительно короткой парафосеты. Мезофосета большая и сильно изогнутая, располагается почти параллельно пара- и гипофлексиям вдоль всей жевательной поверхности. Метафосета по размеру немного меньше мезофосеты, слабо изогнута. Все эти образования имеют цемент. Эмаль зуба, особенно в области передней стенки, очень толстая (ок. 1 мм).

M^1 . (рис. 1б) (левый и правый). Поверхности стирания этих зубов сильно сжаты в передне-заднем направлении. Передний край их закругленный, а задний прямой. В целом очертания поверхностей стирания прямоугольные с закругленными углами. Имеется очень мощная, слабо изогнутая гипофлексия, которая направлена наискось вперед и почти достигает передне-наружной стенки зубов. Парафосеты на данной стадии стирания отсутствуют полностью.

M^2 . (рис. 1в) (правый и левый). Жевательные поверхности коронок этих зубов сжаты в передне-заднем направлении в еще большей степени по сравнению с M^1 . Вторые моляры также имеют сильно закругленный передний и прямой задние края. Очень длинные гипофлексии направлены диагонально к передне-наружным стенкам зубов. Почти равные им по длине, с изогнутыми наружными отделами мезофосеты наружными своими отделами почти что соприкасаются с задними стенками. Пара- и метафосеты отсутствуют на обоих зубах.

M^3 . (рис. 1г) (правый). Поверхность стирания этого зуба имеет округло-треугольную форму с более суженным наружным отделом и сильно закругленной передней стенкой. На поверхности стирания зуба имеется слабо изогнутая гипофлексия. Равная ей сильно изогнутая мезофосета и сравнительно с другими очень небольшая метафосета располагаются в задне-внутреннем отделе коронки. На M^3 цемент присутствует не только в долинках и фосетах, но также в виде вертикальной полоски на передне-внешней стенке этого зуба. Кроме того этот зуб имеет один из внешних корней сильно выступающий и частично обособленный от прочих корней.

Размеры верхних зубов: P^4 - 9,5 x 9,2; M^1 - 5,6 x 7 (5,6 x 7); M^2 - 5,8 x 7 (5,7 x 7,2); M^3 - 6,3 x 6,2 мм.

Нижняя челюсть. Нижняя челюсть немного повреждена (отсутствует целиком восходящая ветвь, которая отломана позади M_2). Она сравнительно крупного размера, приближается в этом отношении к мелким особям современного речного бобра. Сохранившийся в челюсти резец менее массивный по сравнению с таковым у *S. fiber*. Он имеет очень слабо выпуклую переднюю эмалевую поверхность и полукруглый режущий край. Обращает внимание относительно длинный резцовый отдел и большая диастема нижней челюсти, которые превышают по протяженности резцовый отдел и диастему нижней челюсти у современного бобра. Однако глубина ее выреза относительно небольшая.

P_4 . Нижние зубы сравнительно крупные. Они приближаются по размерам к нижним зубам крупного современного бобра. P_4 удлиненный по форме, более массивный чем у *S. fiber*. Передний край его закруглен и скошен в лингвальную сторону. Имеются гипо- пара- и мезофлексиды и средняя по размеру метафосета. Из флексидов наиболее крупный парафлексид, который под тупым углом изогнут

к передне-наружной стенке зуба; мезофлексид значительно короче, слабо изогнут сходным образом. Расширенный лингвальный отдел гипофлексиды почти соприкасается с лабиальным отделом метафосетида. Гипостриид и мезостриид почти достигают основания коронки, а парафлексид замыкается в парафосету чуть ниже поверхности стирания зуба. Все складки и метафосета заполнены цементом.



Рис.2. Зубы нижней челюсти (P_4 , M_I и M_2) *Palaeomys* sp. из Удабно.

M_I и M_2 в отличие от P_4 значительно сжаты в передне-заднем направлении. Имеют закругленные передние и задние стенки. Они обладают сходным по строению с P_4 гипофлексидами, расширенный конец которых упирается в метафосету, заставляя ее лингвальный отдел отклоняться назад. На жевательной поверхности M_I присутствуют пара- и мезо- и метафосетиды, а на M_2 вместо мезофосетиды все еще имеется мезофлексид. Гипострииды обоих зубов немного не достигают основания коронок. Все зубы имеют умеренно развитые и частично сращенные корни, а также и цемент. Все складки жевательных поверхностей моляров почти не изогнуты, имеют форму, близкую к прямой. Только у гипофлексидов крайние лабиальные отделы слабо расширены и отогнуты кпереди; те же отделы у метафосет приоткрыты и отогнуты кзади. Мезофосетиды не изогнуты. Размеры нижней челюсти: общая длина P_4 , M_I , M_2 - 25 мм; размеры P_4 - 10 x 8,6; M_I - 7,2 x 8,6; M_2 - 7,8 x 8,6.

Сравнение. Верхние зубы бобра из Удабно отличаются от верхних зубов *Palaeomys castoroides* из Вейзнау (Caup, 1832) и из Даса (Cruzafont P., villalta, 1948) своими относительно более крупными размерами, более короткой и противолежащей гипофлексии парафлексией на P^4 , отсутствием очень характерной для *P. castoroides* дополнительной марки, которая у него в начальной стадии стирания зубов всегда присутствует между пара- и мезофлексиями, как это, например, отмечается на P^4 у экземпляра из Вейзнау, и на P^4 и M^I у образцов из Даса и Петропавловска (Лычев, 1977). Следует отметить, что присутствие этой марки, особенно на M^I , как видно, прямо связано со степенью стертости зубов.

Особенно большое сходство отмечается у нашей формы с "Castor fiber" из

Тараклии (Хоменко, 1912). Так, в частности, у него, как и у бобра из Удобно и других палеомисов, отмечается тенденция к исчезновению на молярах в стадии стирания зубов, превышающей среднюю, пара- и метафосет. Сходны у них форма и расположение основных складок и фосет, а также общая форма коронки зубов, толщина эмали, форма резцов и многое другое. Отмечаемые же очень незначительные отличия (слабая расширенность гипофлексидов нижних зубов, незначительная изогнутость парафлексидов у P^4 , неразделенность внутреннего отдела парафосеты P^4 , присутствие метафосеты на M^2 и т.д.) в основном, вероятно, можно отнести за счет меньшей стертости зубов бобра из Тараклии и индивидуальной изменчивости. В целом же, если не принимать в расчет небольшую разницу в размере (особь из Тараклии чуть крупнее), оба бобра очень сходны между собой, что позволяет предполагать их принадлежность к одному и тому же виду.

Род *Dipoides* Schlosser, 1902 (ex Jaeger, 1835)

Несколько лет назад одним из авторов настоящей статьи в Эльдарском местонахождении были обнаружены три зуба, принадлежащие мелкому бобру из рода *Dipoides*. Зубы происходят из серых глин, залегающих непосредственно выше песчанника, в котором заключена известная фауна гиппарионовых млекопитающих, датированная верхним сарматом (Габуния, 1959).

Род *Dipoides* (типовой вид - *Dipoides problematicus*), имеющий голарктическое распространение, был впервые установлен Егером (1835) в сармате Германии, но впоследствии его представители были найдены и в "понте" Центральной Азии (Эртеметэ, Улан-Хурэ, Юше), а также в плиоцене Северной Америки. Одно из главных изменений в процессе эволюции верхних зубов у *Dipoides* наряду с прогрессировавшей гипсодонтией и увеличением общего размера, заключалось в постепенной редукции на их молярах некоторых наружных входящих складок, в частности, пара- и метафлексий. И действительно, у наиболее примитивного из известных до сих пор представителей дипоидесов - *Dipoides problematicus* (Стиртон, 1935) эти складки, судя по изображению, сохраняются до самой поздней стадии стирания, по-видимому, на всех верхних зубах. У большинства более поздних плиоценовых форм они исчезают без следа, иногда даже на P^4 , вследствие чего жевательная поверхность их моляров и приобретает характерную s-образную форму. У эльдарского вида, в отличие от *D. problematicus*, метастрия отсутствует, а парастрия имеется только лишь на P^4 . На M^I вместо нее и метастрии остались только слабые, но отчетливо заметные на лабиальной стенке коронки зуба бороздки с остатком цемента, тянущиеся до основания зуба. Кроме этого мезострия у M^I достигает только половины высоты зуба и на этом уровне мезофлексия преобразуется в мезофосету. Перечисленные особенности, отличающие эльдарского дипоидеса от всех известных до настоящего времени представителей этого рода, дают основание выделить эту форму в особый вид.

Dipoides eldaricus sp. nova

Название вида от названия местонахождения - Эльдари.

Голотип. P^4 и M^I одной особи № 3-9. Верхний сармат Эльдари (Восточная Грузия). Колл. Института палеобиологии АН Груз. ССР.

Диагноз. Мелкий представитель рода с сохраняющейся парастрией на P^4 , рудиментами пара- и метастрий в виде слабых борозд на M^I . Мезофлексия на M^I замыкается в мезофосету на уровне примерно половины высоты нестертого зуба. Из верхних зубов s-образный узор имеется только на молярах. Гипострии, а на P^4 и мезострия не достигают основания коронок зубов. Основания коронок замкнуты, однако корни едва намечены. На нижних зубах гипостриид достигает коронки, а парастриид постепенно выклинивается, вплоть до полного исчезновения

на уровне примерно $1/3$ высоты зуба.

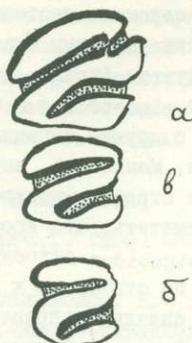


Рис.3. Жевательные поверхности зубов *Dipoides eldaricus* sp.n. из Эльдари: а - P^4 ; в - M^I ; б - M_I или M_2 .

Материал. P^4 и M^I одной особи, а также M_{I-2} из местонахождения Эльдари.

Описание. Верхние зубы бобра из Эльдари в средней стадии стирания, принадлежат левой верхней челюсти. Зубы высококоронковые, но обладают сжатыми базальными отделами коронок с сросшимися рудиментарными корнями (по существу без корней). P^4 (рис.3а) заметно крупнее моляра. Длина жевательной поверхности его коронки - 5 мм, ширина 5 мм. Его гипофлексия очень глубоко вдающаяся, с воронкообразно расширенным устьем и очень слабо расширенным дном. Противолежащая ей парафлексия относительно неглубокая. По глубине она равна примерно трети гипофлексии и направлена под острым углом к ней, слегка заходя сзади за гипофлексию. Мезофлексия относительно длинная. Она изогнута к задней стенке зуба и почти достигает ее.

Жевательная поверхность M^I (рис.3в) имеет отчетливую S-образную форму. Глубокая наружная складка (гипофлексия), простираясь по диагонали поверхности стирания зуба, почти достигает противолежащей стенки. Мезофлексия короче, слабо изогнута назад и почти упирается в заднюю стенку зуба. Все стрии заполнены цементом. Гипострия почти достигает основания коронки зуба, в то время как мезострия выклинивается на уровне равном примерно $2/3$ высоты коронки зуба и вероятно образует мезофосету на более поздней стадии стирания. Размеры M^I : 4,3 x 4 мм.

M_I или M_2 (рис.3б). Жевательная поверхность зуба имеет S-образную форму. Этот узор образован гипо- и парафлексидами, которые расположены на поверхности стирания зуба почти параллельно друг другу. Из них мезофлексид короче, слабо отогнут вперед и почти что упирается в переднюю стенку коронки зуба. Гипостриид достигает основания коронки зуба, в то время как парастриид постепенно выклинивается на уровне, равном примерно трети высоты зуба. Размеры жевательной поверхности - 4 x 4 мм.

Сравнение. Несмотря на то, что строение P^4 у *D.problematicus* нам не известно, можно предположить, что *D.eldaricus*, вероятно, мало отличался от такового у *D.problematicus*. Однако жевательные поверхности моляров у них устроены различно. У нашей формы они даже вскоре после начальной стадии стирания зуба уже имеют S-образную форму. В этом отношении его моляры сходны с более поздними плиоценовыми видами. Подобная форма жевательной поверхности

моляров связана с тем, что на молярах у эльдарского вида и других более поздних форм парастрии уже исчезли, в то время как у *D. problematicus* они все еще присутствуют на всех стадиях стирания и на всех верхних щечных зубах без исключения. Зубы *Dipoides* из Эльдарского местонахождения принадлежат форме, примерно равной по размеру зубов типовому экземпляру *D. problematicus*, а также *D. problematicus* из Дос-Мансуэтоз (Фриан, 1965), но меньше, чем у таких относительно крупных форм, как *D. sigmoidus* и *D. Majori*. К сожалению, мы не можем детально сравнить наш вид с другим западноевропейским дипоидесом — *Dipoides sigmoidus* (нижний плиоцен, Монпелье), который представлен исключительно нижними зубами. Основываясь на строении имеющегося у нас нижнего моляра (M_1 или же M_2), мы можем только отметить, что кроме более мелкого размера он отличается от нижних моляров *D. sigmoidus* относительно менее сжатой с боков коронкой, более перпендикулярно по отношению к продольной оси коронки посаженными складками (у *D. sigmoidus* складки направлены диагонально, вкось жевательной поверхности) и отогнутым передней стенке зуба парафлексидом.

На первый взгляд довольно значительно сходство верхних зубов бобра из Эльдари с изображениями верхних зубов "steneofiber" *sansaniensis* (Деперэ, 1892), которые Шлоссер (1924), Штеллин и Шауб (1951), а также и Стиртон (1935) отнесли к *D. sigmoidus*. В частности, имеющийся у нас M^1 по форме почти жевательной поверхности мало отличается от изображенного у Деперэ (1892) зуба (по-видимому, M^1). Однако точность определения этого зуба вызывает у нас сомнения. Дело в том, что на рисунке Деперэ (1892) отчетливо видно, что он имеет хорошо развитые корни, а у видов рода *Dipoides* большие корни обычно отсутствуют. Кроме того, из того же рисунка явствует, что корни зуба расположены друг за другом, т.е. продольно, как это имеет место на нижних зубах грызунов. Поэтому не исключено, что часть материала из Ла-Грива, изображенного Деперэ (табл. II, рис. 12, 13) в действительности относится к совершенно другому семейству грызунов. Последнее особенно явствует из строения M^3 , который имеет несвойственное роду *Dipoides* строение.

D. eldaricus заметно отличается от среднеплиоценового центральноазиатского вида *D. Majori* (Шлоссер, 1902), у которого по сравнению с *D. problematicus* и *D. eldaricus* верхние зубы более удлиненные, а P^4 почти равен по размеру M^1 . Кроме того, у него очень рано исчезает парафлексия даже на P^4 , вследствие чего форма жевательной поверхности и этого зуба, в отличие от большинства других дипоидесов, приобретает S-образную форму. К тому же у *D. Majori* пара- и мезофлексиды моляров расположены на жевательной поверхности более косо по сравнению с нашим видом.

Из североамериканских дипоидесов отдаленное сходство у верхних зубов *D. eldaricus* имеется, на наш взгляд, с позднеплиоценовым *D. wilsoni* (Hibbard, 1953), у которого P^4 имеет парафлексию, которая на начальной стадии стирания зуба широким каналом, заполненным цементом, сообщается с гипофлексией. Однако у этого вида, в отличие от эльдарского, P^4 мало отличается по величине от M^1 .

По форме жевательной поверхности (менее удлиненной) и общему плану расположения складок (не столь косо направленных, с отогнутым к передней стенке зуба парафлексидом), имеющийся у нас нижний моляр (M_1 или же M_2) больше других североамериканских форм сходен с таковым у *D. stirtoni* (Уилсон, 1934), однако последний все же превосходит его по размеру зубов. И, наконец, нужно особо подчеркнуть, что в отличие от *D. eldaricus* все сравниваемые с ним виды не имеют корней.

В заключение следует отметить, что в эволюционном отношении *D. eldaricus*

является, конечно, относительно более продвинутой формой, чем наиболее примитивный из дипоидесов вид — *D. problematicus* (средний сармат). В то же время строение жевательной поверхности верхних моляров, как мы уже отмечали, сближает его с более поздними, плиоценовыми видами Центральной Азии и Северной Америки, у которых парафлексия моляров полностью исчезает. Все это указывает на то, что *D. eldaricus* морфологически занимает промежуточное положение между *D. problematicus* и раннеплиоценовым *D. stirtoni*.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурчак-Абрамович Н.И., Габашвили Е.Г. 1980. Ископаемые бобры на Кавказе. Изв. Геол.-ва Грузии, № 9.
- Габуния Л.К. 1959. К истории гиппарионов. М.
- Лычев Г.Ф. 1977. Вымершие бобры северо-западного Казахстана и их стратиграфическая приуроченность. "Мезокайнозойская фауна и флора Северо-Западного Казахстана". Алма-Ата.
- Хоменко И.Н. 1912. Местическая фауна с.Тараклия Бендерского уезда. П. *Castor fiber* L. Тр.Бессар.-ва естествоиспытателей и любителей естествознания, т. II, вып. 2.
- Crusafont Pairo M., Villalita J.F. 1948. Los Castores fosiles de Espana. Bull. Inst. geol. y min. vol. 55.
- Depéret Ch. 1892. Arch. Mus. Hist. Nat. Lion, vol. 5.
- Friant M. 1965. L'évolution des molares chez les rongeurs. Interprétation des dents jugales des Castoridae d'Europe. Ann. Soc. geol. Nord, vol. 85, N 1.
- Hibbard C.W. 1953. The Saw Rock Canyon fauna and its stratigraphic significance. Papers Michigan Acad. Sci., vol. 38.
- Jager G.F. 1883. Ueber die fossilen Säugethiere, welche in Württemberg gefunden worden sind. Abt. 1. Stuttgart.
- Kaup J. 1832. Beschreibung dreier Gattungen urweltlicher Nager des Zoologischen Museums zu Darmstadt. Isis von Owen, H. 9. Rubrike 992.
- Schlosser M. 1903. Beiträge zur Kenntniss der Säugethierreste aus den suddeutschen Bohnerzen. Geol. Palaentol. Abh. Jena N.F.
- Schlosser M. 1924. Tertiary vertebrates from Mongolia. Palaeont. Sinica. Ser. C., vol. 1.
- Stellin H.G., Schaub S. 1951. Die Trigonodontie der Simplicidentaten Nager. Basel.
- Stirton R.A. 1935. A review of the Tertiary beavers. Bull. Dep. Sci. Univ. Calif., vol. 23, N 13.
- Wilson R.W. 1934. A new species of Dipoides from the Pliocene of Eastern Oregon. Publ. Carnegie Inst. N 453. Washington.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ МОЗГА НЕКОТОРЫХ
ИСКАПАЕМЫХ ОЛЕНЕЙ

Большерогие, или гигантские олени (*Megalocerus*, s. *Megaceros*) – своеобразные представители парнокопытных. Большими размерами туловища и строением черепа (в основном, наличием огромных рогов) они близки к современным лосям, вместе с которыми образуют подсемейство *Odocoileinae*. Сходство с лосями выражается и в строении рогов, а также в вертикальном положении плоскости лопатки. В настоящее время гигантские олени выделены в самостоятельный род, с несколькими подродами и видами (Бажанов, 1955; Вислобокова, 1979, 1981, 1983).

Предком гигантских оленей может считаться раннеплейстоценовый *Cervus verticornis*, известный из Западной Европы и Кавказа. В среднем и позднем плейстоцене в фауне СССР существовали два подвида рода *Megalocerus*: *M. giganteus ruffi* с крупными рогами, до 1300 мм длины и *M. giganteus giganteus* с более крупными рогами – не менее 1500 мм.

Гигантские олени были широко распространены на территории СССР в позднем плейстоцене и вымерли до наступления голоцена (Щеглова, 1950, 1958; Трофимов, 1956).

Точных данных о месте и времени появления подвида *M. g. ruffi* на территории СССР нет, так же как нет и данных о смене времени существования обоих подвидов. Возможно, на смену подвиду *M. ruffi* в позднем плейстоцене пришел *M. giganteus* (Громов, 1948; Соколов, 1959).

По величине тела и строению скелета оба подвида почти одинаковы, но по размерам рогов позднплейстоценовый *M. giganteus* заметно превосходит своего среднеплейстоценового предшественника (Громова, 1952).

В Закавказье, в кировых отложениях Ашшеронского полуострова (Бинагады) был найден и другой подвид гигантских оленей, заметно уступающий по размерам типичным гигантским оленям и приближающийся в этом отношении к крупному благородному оленю (Бурчак-Абрамович, Джафаров, 1945).

Сведения о размерах мозговой коробки у *M. g. ruffi* и *M. g. giganteus* недостаточно полны и противоречивы. Так, Щеглова (1958) считает, что *M. g. ruffi* имеет несколько более широкую мозговую коробку, чем *M. g. giganteus*, а Бахо-Фен-Эхт и Равен (1937) и Спасов (1986) полагают, что мозговые капсулы обоих подвидов почти равны по величине.

Нам мало известно и о другом представителе семейства оленевых – псевдальцесе (*Pseudalces Flerov g.n.*) описанном К.К. Флеровым из плиоцена Косякино близ Ставрополя. Этот род отличается от других оленей признаками строения черепа (Флеров, Шевырева, 1963; Флеров, 1950, 1952, 1962).

Хотя, несмотря на то, что принадлежат они разным родам и существовали в разное геологическое время, величина черепа, объем мозговой капсулы, а следовательно, и головной мозг у этих форм был, по-видимому, почти одинаковой величины.

Для сравнения мы использовали мозг современного благородного оленя, как типичного представителя этого семейства, и лося, как наиболее близкого по объему мозга к описываемым здесь ископаемым формам.

Оба муляжа мозга искусственные, полученные из коллекции ПИН АН СССР. Гигантский олень (Г39-10) происходит, вероятно, из известного местонахождения недалеко от гор. Сапожка Рязанской области. Псевдальцес, как известно, установлен в Косякинском песчаном карьере вблизи Ставрополя.

Мозг мегацероса довольно крупный, типичной для всех оленей формы. В от-

личие от других копытных, височные области относительно узкие, что придает мозгу архаичный облик. В целом мозг удлиннен, резко изогнут, тогда как у других копытных изгиб мозга не резко выражен, обычно мозг принимает округлые очертания. У мегацероса за относительно прямой передней поверхностью, на уровне передней сильвиевой ямки, следует резкий наклонный изгиб мозга в сторону оральных формаций. Обонятельный мозг у мегацероса хорошо развит, обонятельные пути резко выделены. Луковицы миниатюрные, выступающие за пределы полушарий, т.е. бульбарного типа. Вентральная поверхность слепка не поддается описанию. Площадь перекрытия полушариями мозжечка небольшая, хотя и окружает каудальную часть плаща со всех сторон. Вероятно, здесь имеет место процесс, когда мозжечок сильно разрастаясь, сам охватывает полушария, в противоположность процессу вытеснения большими полушариями формаций мозжечка.

У благородного оленя и лося мы наблюдаем одинаковую среднюю степень надвигания полушарий на мозжечок.

Слепок мозга псевдальцеса неполный - представлен только его дорсо-латеральной частью и мозжечком (обонятельный мозг полностью разрушен). По форме полушария псевдальцеса сильно отличаются от таковых мегацероса. У псевдальцеса дорсальная поверхность мозга не удлиннена и имеет типичную для крупных парнопалых форму (расширенные височные формации и постепенное суживание в оральном направлении). Изгибание мозга постепенное, без резкого излома. Соотношение мозжечка с полушариями иное, чем у мегацероса: у псевдальцеса *Sagittellum* развит заметно слабее и в большей мере перекрыт полушариями переднего мозга.

Благородный олень по общему строению мозга имеет большое сходство как с мегацеросом, так и псевдальцесом. Как у мегацероса, у этого оленя мозжечок и полушария плотно соединены, дорсальная поверхность мозга не обнаруживает заметного изгиба, не намечается интенсивное расширение височных областей мозга. Обонятельный мозг хорошо развит, от общего основания выделены обонятельные стебельки, которые у обеих форм расширены в каудальной части и постепенно суживаются в ростральном направлении.

Как отмечалось, на слепке мозга мегацероса вентральная поверхность мозга и формаций обонятельного мозга не переданы, поэтому мы остановимся, правда, на плохо сохранившемся обонятельном тракте (Тол) с луковицами (ВО). На слепке мозга мегацероса представлена пара луковиц, характеризующихся очень своеобразным прикреплением к обонятельным стебелькам. Последние имеют высокие основания и почти с самого начала отделяются от ростральной поверхности в виде овальной дуги. Луковицы овальной формы, не очень длинные, но все же выступают за пределы полушарий. Спереди, на краях, представлены гирифицированные участки, свидетельствующие об увеличении площадей первичных обонятельных рецепторов. По строению обонятельного мозга к мегацеросу близок олень.

Описание гирификации конечного мозга начнем с определения места ринальной борозды, отграничивающей старые и новые формации коры, так как уровень ее расположения на латеральной поверхности является показателем степени роста новой коры. У мегацероса хорошо развит передний отдел ринальной борозды. Последняя берет начало вблизи обонятельных луковиц, проходит по нижнему латеральному концу до уровня сильвиевого комплекса, широкая и имеет четкие контуры. Средний отдел сверху отграничивает грушевидные доли (Ph), которые у мегацероса довольно крупные и располагаются более дорсально, чем у других копытных, у которых намечается процесс увеличения площадей неокортекса за счет уменьшения площадей грушевидных долей. Перекрывания грушевидных долей новыми образованиями не наблюдается, эти доли гладкие и хорошо отграничива-

ются средним отделом ринальной борозды. Задний отрезок ринальной борозды тоже хорошо выделяется на каудально-латеральной поверхности плаща.

У современного благородного оленя грушевидные доли (Ph) меньших размеров и расположены они несколько ниже, чем у мегацероса. Заметна тенденция надвигания новых образований, вследствие чего дорсальная поверхность грушевидных долей частично перекрыта.

Псевдосильбиевая ямка (PSY) у мегацероса очень длинная и лежит на переднелатеральной стороне плаща. Особенно своеобразную форму имеет ее передний главный отрезок (PSYa), берущий свое начало почти у самого основания неокортекса. Рейловый островок (ins) находится в глубине, хотя небольшая его часть и обнажена.

Первые дугообразные борозды — эктосильбиевая (gan) и супрасильбиевая (SS) — представлены типичными тремя частями, довольно просты по строению, почти не прерываются и не инвагинируют. Обнаруживается частичное отсутствие соединительных связей супрасильбиевой борозды с анзатно-коронарным комплексом. Соответствующие извилины простой формы, без сложных ветвлений, свойственных высшим копытным.

У современного благородного оленя гирификация первых борозд идентична таковой у мегацероса, без существенных усложнений. Прогресс и появление инвагинируемых участков супрасильбиевой борозды наблюдается у лося, которого часто сближают с мегацеросом по величине тела, но мегацерос имеет простую гирификацию неокортекса и в этом значительно отстает от лося. К лосю ближе стоит псевдальцес, у которого кроме инвагинируемых участков эктосильбиевых и супрасильбиевых борозд наблюдается соединение с анзатно-коронарными комплексами, борозды многоскладчатые и местами прерываются.

Латеральные борозды — эктолатеральная (ecl), латеральная (l) и эндолатеральная (enl) — у мегацероса простые и прямые. Эндолатеральная борозда плохо обособлена и проходит вплотную с медиальным плащом.

У псевдальцеса латеральные борозды простираются на большой площади плаща, т.к. дорсальная поверхность сильно расширена, и все три борозды четко отделены друг от друга, развитые части извилины крупные. Наблюдается соединение латеральной борозды с анзатно-коронарным комплексом и последующим выходом на супрасильбиевую борозду. В этом мозг псевдальцеса сходен с мозгом млекопитающих, имеющих высший тип развития гирификации, например, с мозгом зубра и носорога. Примерно такое же расположение диагональных борозд отмечается у лося и северного оленя.

Коронарный и посткоронарный комплексы плаща у мегацероса сравнительно примитивно развиты, хотя на переднелатеральных краях и отмечаются отдельные сильные впячивания и развитие гирификации. Особенно хорошо выражена коронарная борозда (cor) с типичным циркулярным рисунком, местами она прерывается и инвагинирована. Окружающие извилины высокие и скрученные. Г) типу строения коронарной борозды мегацерос близок к млекопитающим с высокой степенью развития этого комплекса.

Как уже отмечалось, у мегацероса изгиб мозга резкий и развит в переднем участке мозга, поэтому общая площадь коронарного и посткоронарного комплексов несколько сокращена. Большая территория плаща, особенно переднедорсальная часть, или совсем лиссенцифирована, или прохождение борозд и извилин теряется. У сравнимого современного благородного оленя в общем наблюдаются аналогичные тенденции в развитии передних участков мозга, но они несколько усовершенствованы в смысле прогрессивного усложнения этих участков. Например, места лиссенцифированных зон занимают хорошо обособленные извилины ан-

затно-коронарного типа, в частности, диагональная борозда заметно усложняет общую картину и т.д.

У псевдальцеса прекоронарный и посткоронарный комплексы построены по усовершенствованному типу, свойственному зубрам, носорогам.

Таким образом, рассматривая морфологию головного мозга различных представителей оленьих, мы приходим к выводу о том, что несмотря на множество общих признаков у них, группа в целом характеризуется широкой вариабельностью как особенностей строения отдельных участков, так и общих тенденций развития головного мозга. Кроме того, на этом материале выявилось, что четкой связи между весом тела и уровнем развития головного мозга нет, чем опровергается мнение Дарста-Байлера о пропорциональном соотношении массы тела и уровня развития мозга.

Не наблюдается и зависимости уровня дифференциации коры больших полушарий от геологического возраста данного вида. Например, мегацерос и псевдальцес существовали в не так уж сильно отдаленное друг от друга время, однако в общем строении мозга у них отмечаются большие расхождения. Более того, псевдальцес, будучи относительно более древней формой, чем мегацерос, имеет несравненно большие преимущества во всех аспектах развития мозга, что не соответствует общему закону эволюционного усовершенствования органов в геологической истории. Вероятно, здесь главное значение имеют разность экологических условий существования этих видов, а также различия в направлениях эволюционного развития. Иными словами, хотя псевдальцес и мегацерос в общем родственные формы, но пути эволюционного развития у них, по-видимому, разные, дивергентный способ совершенствования неоднородный, следовательно, и пути их существования не перекрещивались.

Таким образом, мегацерос по строению мозга стоит на довольно примитивном уровне, что вообще не должно было быть свойственно этому крупному животному. По этому признаку он близко стоит к газели. Строение мозга оленьих слабо усовершенствовались, хотя и среди этой группы встречаются виды (северный олень) с высоко развитым мозгом, подобным по развитости мозгу зубра. По уровню гирификации плаща псевдальцес заметно превосходит все рассмотренные выше формы. Мозг этого животного имеет тенденцию к усовершенствованию путем расширения боковых разражений, развитию сложной гирификации с многочисленными проминациями, инверсиями и т.д. По развитию мозга псевдальцес близко стоит к лосю, неокортекс которого следует считать наиболее высоко развитым среди оленьих.

К сожалению, мы не имеем пока возможности описания мозга других родов и видов оленьих, что еще ярче выявило бы многочисленные разнообразия различий в развитии мозга. Но и этот материал достаточно ясно свидетельствует о перспективности дальнейшего изучения этой интересной для палеоневрологии группы млекопитающих.

Условные сокращения, принятые в тексте и в иллюстрациях:

- ans - петлевая борозда
- BO - обонятельные луков.
- cor - венечная борозда
- diag - диагональная борозда
- ecs - эктосильвиевая борозда
- ec1 - эктолateralная борозда
- en1 - эндолateralная борозда
- l - латеральная борозда
- Ph - грушевидные доли

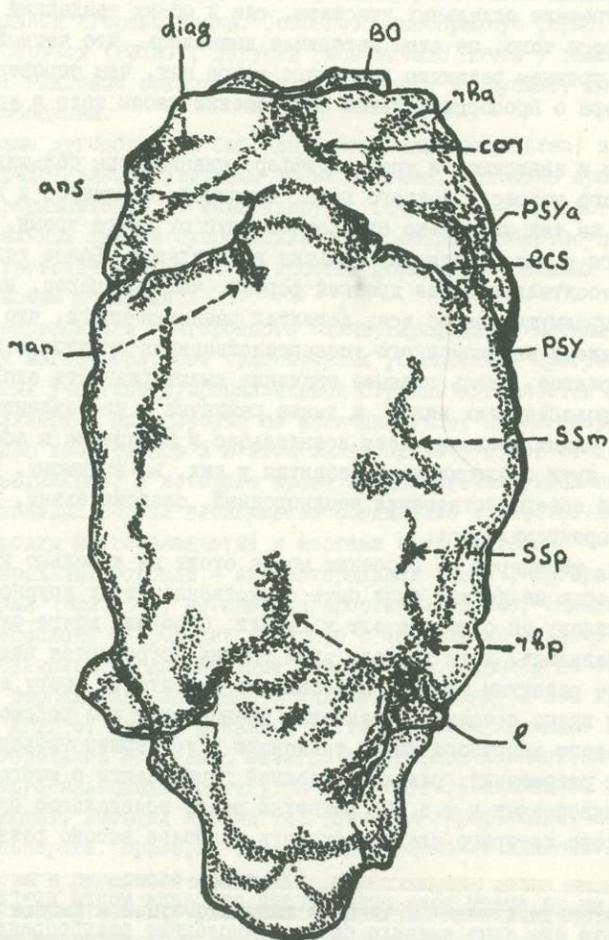


Рис. I. Схематическое изображение искусственного отлива мозга мегацероса. Дорсальная поверхность.

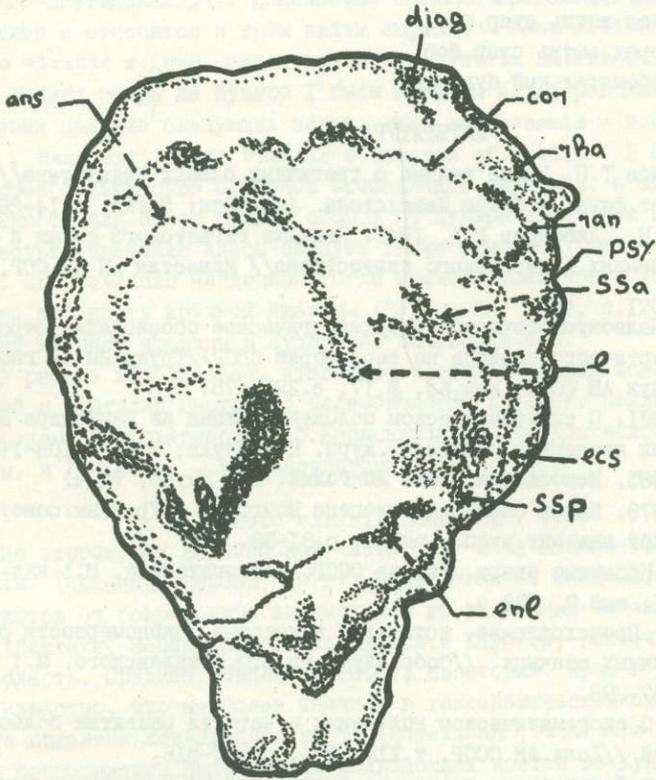


Рис.2. Схематическое изображение искусственного отлива мозга псевдальцеса. Дорсальная поверхность.

PSY - псевдосильвиевая борозда
 PSYa - передняя ветвь псевд.бор.
 ran - соединительное русло
 rh - ринальная борозда
 rha - пер.ветвь рин.бор.
 rhp - зад.ветвь рин.бор.
 SS - супрасильвиевая борозда
 Ssa - пер.ветвь супр.бор.
 SSp - зад.ветвь супр.бор.
 SSm - сред.ветвь супр.бор.
 Tol - обонятельный бугорок

ЛИТЕРАТУРА

- Бажанов В.С., Нурумов Т.Н. Новые данные о третичных оленях Казахстана // Ма-
 тер. по ист. фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука, с.14-28, 1955.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Джафаров Р.Д. 1945. Находка гигантского оленя в кире-
 вых отложениях Апшеронского полуострова // Известия АН Аз.ССР, № 10,
 с.71-78.
- Громов В.И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратигра-
 фии четвертичного периода на территории СССР // Труды Ин-та геологи-
 ческих наук АН СССР, вып.64, № 17, с.223-478.
- Вислобокова И.А. 1981. О систематическом положении оленя из Павлодара и про-
 исхождении неопервин // Палеонт. журн. М.: Наука, № 4, с.105-117.
- Вислобокова И.А. 1983. Ископаемые олени Монголии. М.: Наука, 74 с.
- Вислобокова И.А. 1979. Новый олень из плиоцена Монголии // Тр.совм.советско-
 монгольской палеонт. эксп., вып.8, с.31-38.
- Соколов И.И. 1959. Копытные звери. // Фауна СССР. Млекопитающие. М.: изд-во АН
 СССР, т.1, вып.3, 639 с.
- Трофимов Б.А. 1956. Происхождение, история и некоторые закономерности разви-
 тия архаичных жвачных. // Собр. научн. тр. В.О. Ковалевского. М.: Наука,
 т.2, с.287-298.
- Щеглова В.В. 1950. О систематическом положении и истории развития большеро-
 гих оленей // Докл. АН СССР, т. XXIII, № 4, с.813-816.
- Щеглова В.В. 1958. О большерогих оленях на территории СССР // Ученые записки
 БГУ. Минск: Изд-во БГУ, вып.43, сер. геол., с.173-188.
- Bachofen-Echt A. 1937. Bildliche Darstellung des Risenhirsches aus vorgeschichtlicher
 und geschichtlicher // Zeitschr. fur Säugetierkunde.
- Спасов Н. 1986. Фосили от Алпийская козирог и гигантская елен в България и
 роля на рогата при гигантския елен // Природа, София, № 5, с.25-27.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ГЕРПЕТОФАУНЕ ПАЛЕОЛИТА ГРУЗИИ

Относительно недавно Г.Ф.Барышников (Зоологический институт АН СССР, Ленинград) передал нам для определения небольшую коллекцию ископаемых остатков амфибий и рептилий из палеолитических стоянок Кударо I и Кударо III (Квасиси, Кго-Осетинская АО). Ископаемые остатки происходят из различных уровней палеолита и относятся к трем видам амфибий — *Rana ridibunda*, *R. macrosnemis* и *Bufo viridis* и двум видам рептилий — *Natrix natrix* и *Emys orbicularis*. Более ранние сборы из Кударо I были изучены И.С.Даревским (1980), который установил наличие следующих видов: *Rana macrosnemis* — *R. cameranoi*, *R. ridibunda*, *Rana* sp., *Bufo viridis* и *Lacerta cf. agilis*. В нашей коллекции подавляющее большинство остатков принадлежит амфибиям, в частности жабам. Эту особенность для более ранних сборов из Кударо отмечал и И.С.Даревский (1980). В качестве замечания здесь следует также отметить, что в сообщении о сборах 1955г. единственная найденная тогда межчелюстная кость лосося была ошибочно указана как кость крупной ящерицы (Верещагин, 1959, с.126). Следовательно, находка крупной ящерицы в Кударо не подтвердилась.

В работе использована эталонная остеологическая коллекция современных амфибий и рептилий Института палеобиологии АН СССР. Пользуясь случаем, авторы выражают благодарность Г.Ф.Барышникову за предоставленные материалы и советы, и А.К.Векуа — за консультацию.

Bufo viridis Laurenti, 1768

На территории Европейской части СССР и на Кавказе обитает *Bufo viridis viridis* (Писанец, Шербак, 1979). Исследованные нами материалы из Кударо не отличаются от современных экземпляров из различных точек ареала этого под-вида (Лентехи, Западная Грузия; Кумиси и Казбеги, Восточная Грузия; Липецкая область, Среднее Поволжье, РСФСР; Евпатория, Крым и др.).

Известно, что наиболее значимы в таксономическом отношении морфологические признаки подвздошной кости (Engelmann, Fritzsche und al., 1985). В нашем распоряжении было девять подвздошных костей из Кударо. Отсутствие флага (*vexillum*), наличие верхнего бугорка (*tuber superius*) и небольшие размеры передней ости указывают на их принадлежность к роду *Bufo*. У всех видов зеленых жаб (*B. viridis*, *B. calamita*, *B. raddei* и *B. danatensis*) задняя ость умеренно заостренная, короткая. *Tuber superius* хорошо развит, тогда как у серых жаб (*B. bufo*, *B. verrucosissimus* и *B. gargarizans*) контуры его сглажены. Верхний край *acetabulum* нечеткий. Эти признаки, а также характерные для собственно зеленой жабы общие размеры кости, форма верхнего бугорка и высота края ацетабулярной ямки позволяют отнести изученные нами образцы из Кударо именно к *B. viridis*. Дополнительным подтверждением этому является полная идентичность плечевых костей из материалов Кударо и современных экземпляров (рис. I, 2).

Однако в коллекции имеется также одна неокатанная подвздошная кость с необычайно низким, сглаженным верхним бугорком и сравнительно неглубокой ацетабулярной ямкой. Указанные морфологические особенности абсолютно не характерны для этого вида и ранее не указывались в литературе. Для контроля просмотрены большие серии подвздошных костей *B. viridis* из различных участков ареала. Можно было бы предположить, что здесь мы имеем дело с особым, неизвестным нам видом, однако в коллекции имеется еще один *os ilium*, вполне

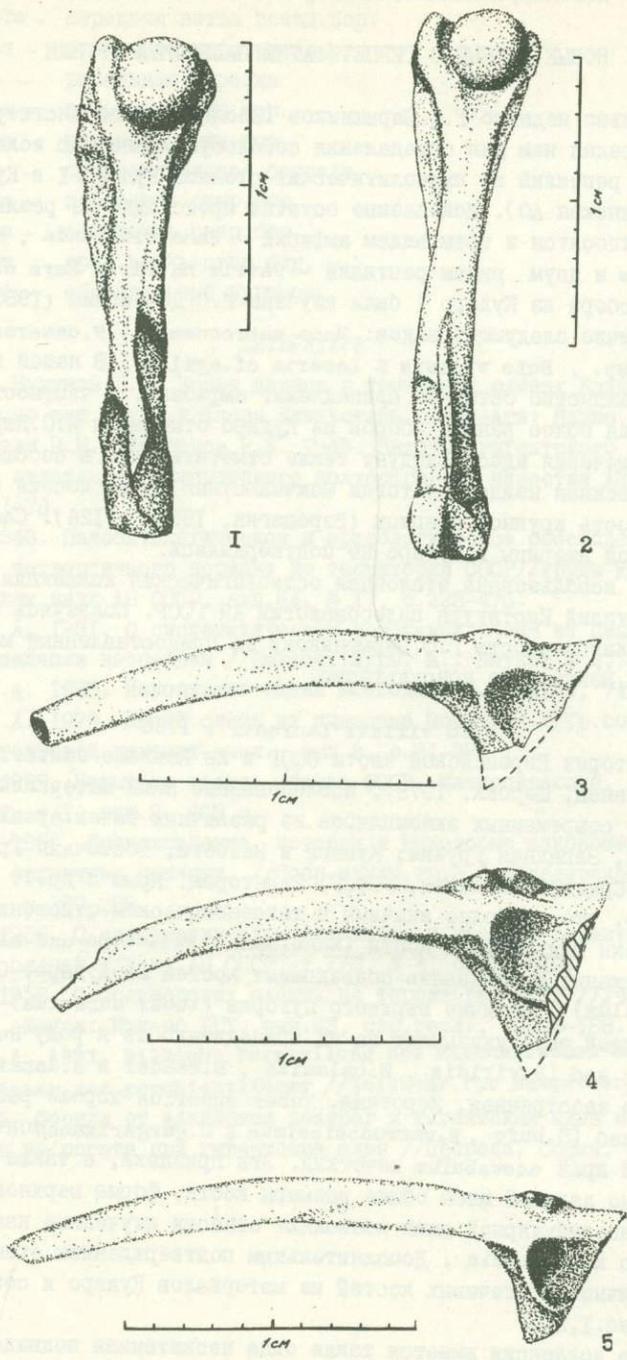


Рис. I-5. Зеленая жаба (*Bufo viridis*) : I - Правая плечевая кость самца из Кударо III. Вид снизу. Разрушена и отсутствует проксимальная часть. 2 - Та же кость из Кумиси (Вост.Грузия; совр.). 3 - Левая подвздошная кость из Кударо III со сглаженным верхним бугорком. 4 - Та же кость с типичным для вида верхним бугорком. 5 - Та же кость из Лентехи (Зап.Грузия; совр.).

удовлетворительной сохранности, который обладает признаками, промежуточными между описанным выше образцом (рис.3) и аналогичной костью типичного *B.viridis* (рис.4,5). Скучность материала не позволяет сделать более определенные выводы о систематическом положении этой формы. Поэтому мы относим ее, с не- которой долей условности, все-таки к *B.viridis*.

Rana ridibunda Pallas, 1771

Среди исследованных нами образцов к данному виду относится незначительное число остатков, в том числе и крестцовый позвонок. Этим мы подтверждаем наличие озерной лягушки в Кударо.

Вероятно, здесь уместно отметить, что плечевые кости самцов бурых и зеленых лягушек (имеются в виду все виды рода *Rana* с территории СССР и Западной Европы) весьма значительно отличаются друг от друга, что позволяет легко их идентифицировать. Это послужило основой при определении плечевых костей лягушек из Кударо (Даревский, 1980). Отличия в строении скелета бурых и зеленых лягушек весьма значительны (Терентьев, 1950, с.113-114), что свидетельствует о длительной и независимой их эволюции (Чхиквадзе, 1984). Надо полагать, что именно остеологические и палеонтологические данные могут со временем послужить основой для определения величины таксономического hiatus между этими группами лягушек.

Rana macroscelis Boulenger, 1885

В настоящее время принято мнение В.Г.Ищенко (1978) о том, что два вида бурых лягушек Кавказа - *R.macroscelis* и *R.sameranoi* идентичны (см.также: Банников, Даревский и др., 1977; Боркин, Даревский, 1987). Здесь для краткости мы не оспариваем взглядов В.Г.Ищенко, однако считаем необходимым заметить, что эта проблема нуждается в дополнительных исследованиях. Предварительные данные остеологического анализа свидетельствуют о том, что в Закавказье обитает не один вид бурых лягушек (см. также: Терентьев, 1950, с.113-114; Даревский, 1987, с.100; Логвиненко, Прялкина, 1987).

Ранее отмечалось (Даревский, 1980), что в Кударо I кроме остатков *R.macroscelis* найдены плечевые кости самцов какой-то бурой лягушки, видовая принадлежность которой не была установлена. И.С.Даревский отмечает такие характерные особенности этой формы, как очень сильное развитие среднего и бокового гребней; заметно больший чем у основного вида диаметр сочленовой головки. Среди материалов из Кударо нами обнаружена одна плечевая кость, которая по всем параметрам идентична плечевым костям этой лягушки (рис.6; см. также Даревский, 1980, рис.1). Мы детально изучили данный образец и пришли к выводу, что "загадочные" плечевые кости из Кударо принадлежат *R.macroscelis* (рис.7). Нами установлено, что у современных экземпляров даже наименьшее значение диаметра сочленовой головки несколько выше, чем указывает И.С. Даревский, не говоря уже о том, что эта величина в достаточной степени вариабельна и колеблется от 2,8 до 3,2 мм. Кроме того, отмеченные различия в диаметрах сочленовых головок могут быть обусловлены тем, что у современных экземпляров при бактериальной мацерации поверхностный слой самой головки всегда немного разрушается, как бы подвергается равномерной абразии, в отличие от образцов из Кударо, где он по каким-то причинам остался неповрежденным. Что же касается различий в форме и величине срединного и бокового гребней, то они обусловлены неправильной ориентацией плечевых костей из Кударо в работе И.С.Даревского (рис.8,9).

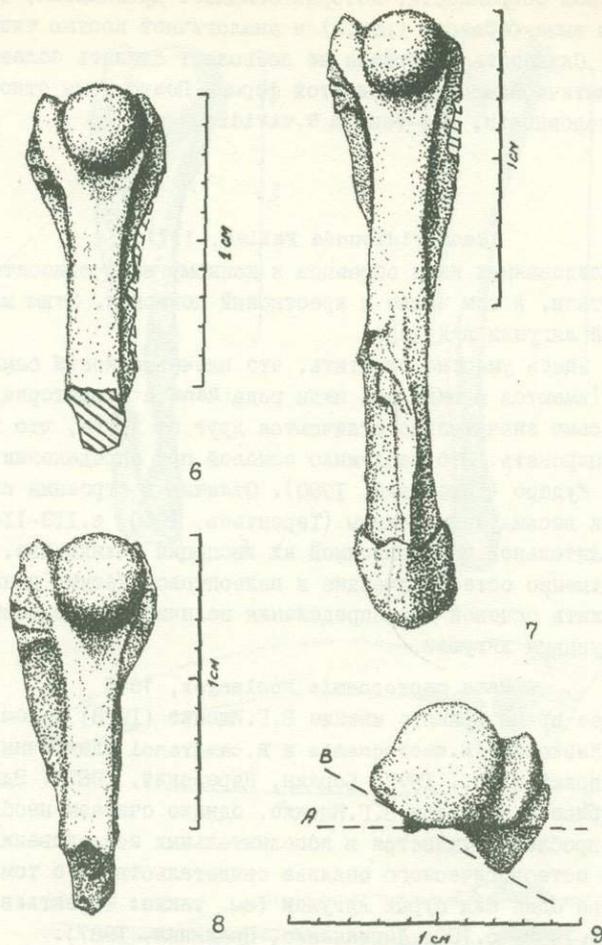


Рис.6-9. Малоазиатская лягушка (*Rana macrospemis*). 6 - Правая плечевая кость самца из Кударо I. Вид снизу. Отсутствует проксимальная часть. 7 - Та же кость из Лилоби (Вост.Грузия; совр.). 8 - Тот же образец, что и на рис.6; неправильная ориентация. 9 - То же, что и на рис.6; вид сзади. Линия А - правильная ориентация кости. Линия В - ориентация кости в работе И.С.Даревского (1980).

Emys orbicularis (Linnaeus, 1758)

Единственный образец европейской болотной черепахи - правая четвертая периферальная пластинка - происходит из Кударо III. Принадлежность ее к данному виду подтверждается наличием подвижного контакта этой пластинки с гинопластроном (соединение на связках). Обращает на себя внимание ее относительно большая толщина, что указывает на солидный возраст этого индивида (рис. 10 а, б, в, г).

Болотная черепаха в Закавказье встречается примерно до 1500 м над уровнем моря (Мухелишвили, 1970); А.М.Алекперов (1978) указывает меньшую цифру - до 1000 м. Находка болотной черепахи в Кударо (1580-1600 м) свидетельствует о том, что в палеолите вертикальная поясность Кавказа была смещена вверх. Особо следует отметить, что этот вид черепахи в высокогорье может

обитать только в эвтрофных озерах, где возможен достаточный прогрев мелко - вода и наличие участков берега для откладки яиц и для солнечных ванн. Следовательно, черепаха в пещеру Кударо могла попасть только при участии человека или какого-то хищника и, скорее всего, из близлежащего озера Эрцо (высота 1700 м н.у.м.), где такие условия имеются и ныне. В настоящее время в этом озере черепахи не обитают.

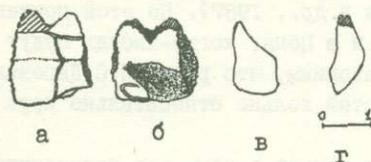


Рис.10. Четвертая правая периферальная пластинка европейской болотной черепахи: а - сверху, б - снизу, в - спереди, г - сзади

Natrix natrix (Linnaeus, 1758)

Среди материалов имеется всего один позвонок змеи из Кударо Ш, принадлежащий обыкновенному ужу (рис.11). Об этом свидетельствуют следующие признаки:

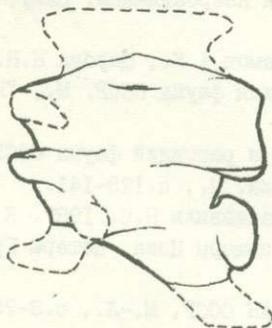


Рис.11. Обыкновенный уж (*Natrix natrix*) из Кударо Ш. Туловищный позвонок сбоку.

наки: тело позвонка удлинённой формы, гипапофиз длинный, парапофизарный отросток относительно крупный, округлый, он расположен заметно ниже суставной ямки тела позвонка и направлен вниз и вперед (в отличие от гадюковых и ямкоголовых змей, у которых парапофизарные отростки более крупные, почти шлоидные и направлены четко вниз и чуть вперед; отличия от других колубрид более значительны и здесь опущены). Определение выполнено на основании методики Шиндлера (Szyndlar, 1984).

Обыкновенный уж в Закавказье поднимается в горы до 2000 м и более (Мухелишвили, 1970; Алекперов, 1978), поэтому находка его в Кударо не является неожиданностью.

Ископаемая герпетофауна СССР весьма слабо изучена. Сведения о палеослитической герпетофауне Кавказа еще более скудны (Чхиквадзе, 1984; Зерова, Чхиквадзе, 1984).

Большое разнообразие и богатство фауны стоянки Кударо, в том числе и герпетофауны, позволяет рассматривать ее в качестве своеобразного эталона для данного региона. Фауна Кударо сопоставима с фауной Цона, в палео -

литических слоях которой обнаружены остатки двух видов ящериц: *Lacerta cf. caucasica* и *L. cf. agilis* (определение В.М.Чхиквадзе; см.: Векуа, Габелая и др., 1987). Кударо и Цона находятся в западной части Юго-Осетии в бассейне водосбора р. Риони. Пещера Цона расположена гипсометрически выше, на высоте 2100 м н.у.м. Териофауна этих пещер имеет большое сходство, что проявляется как в общности основного ядра видового спектра, так и в общности экологических группировок млекопитающих (Векуа, Габелая и др., 1987). По этой причине можно предполагать, что в Кударо, так же как и в Цона, когда-нибудь будут обнаружены остатки мелких скальных ящериц. Напомним, что ранее И.С.Даревский (1980) для фауны Кударо установил наличие костей только относительно крупной ящерицы *Lacertata cf. agilis*.

Находка болотной черепахи и ужа свидетельствует о том, что палеолитическая фауна Кударо существовала несомненно в более теплых, чем ныне условиях, что должно быть связано, скорее всего, со смещением климатических поясов (Любин, 1980). Этот общий для многих специалистов вывод обусловлен глобальным региональным потеплением, или сравнительно более низким, чем ныне гипсометрическим уровнем гор Кавказа в палеолите.

ЛИТЕРАТУРА

- Алекперов А.М. 1978. Земноводные и пресмыкающиеся Азербайджана. Баку, "Элм", с. I-264.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М., "Просвещение", с. I-414.
- Боркин Л.Я., Даревский И.С. 1987. Список амфибий и рептилий фауны СССР. Сб.: Амфибии и рептилии заповедных территорий. М., с. 128-141.
- Векуа А.К., Габелая Ц.Д., Мухелишвили А.Т., Мамадшвили Н.С. 1987. К изучению палеолитической фауны позвоночных пещеры Цона. Пещеры Грузии, т. П, с. 92-100.
- Верещагин Н.К. 1959. Млекопитающие Кавказа. Изд. АН СССР, М.-Л., с. 3-704.
- Даревский И.С. 1980. Земноводные и пресмыкающиеся из пещеры Кударо I. Сб.: Кударские пещерные палеолитические стоянки Юго-Осетии. М., "Наука", с. 125-127.
- Даревский И.С. 1987. Охрана амфибий и рептилий в заповедниках Кавказа. Сб.: Амфибии и рептилии заповедных территорий. М., с. 85-101.
- Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. 1984. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР. Изв. АН СССР, сер. биол., т. 10, № 5, с. 319-326.
- Ищенко В.Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М., "Наука", с. I-147.
- Логвиненко Б.М., Прялкина Т.И. 1987. Сравнительный анализ миогенов бурых лягушек Кавказа. Труды ЗИН АН СССР, т. 158, с. III-III5.
- Любин В.П. 1980. Географическое положение пещерных стоянок Юго-Осетии. М., "Наука", с. 6-12.
- Мухелишвили Т.А. 1970. Пресмыкающиеся Восточной Грузии. Тбилиси, "Мецниереба", с. I-242.
- Писанец Е.М., Щербак Н.Н. 1979. Систематика зеленых жаб (*Amphibia*, *Anura*) фауны СССР. Вестник зоологии, № 4, с. II-16.
- Терентьев П.В. 1950. Лягушка. М., "Советская наука", с. I-345.
- Терентьев П.В., Чернов С.А. 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных. М., "Советская наука", с. I-340.
- Чхиквадзе В.М. 1984. Обзор ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных

СССР. Изв.АН СССР, сер.биол., т.10, № 1, с.5-13.

Engelmann W.-E., Fritzsche J., Günther R., Obst F.J. 1985. Lurche und Kriech-
tiere Europas. Neumann Verlag, Leipzig, p.1-420.

Szyndlar Z. 1984. Fossil snakes from Poland. Acta zool. Cracoviensia, vol.
28, № 1; p.3-156.

К ИЗУЧЕНИЮ ИХТИОФАУНЫ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОГЕНА ЗАКАВКАЗЬЯ

В связи с открытием новых нефтяных местонахождений на территории Закавказья возрос интерес специалистов к третичным, особенно позднепалеогеновым отложениям, изучению которых в настоящее время уделяется большое внимание. И хотя эти отложения изучены весьма обстоятельно, накопленные за последние годы данные, особенно по палинологии и микрофауне, позволяют более полно осветить многие неразрешенные и спорные вопросы биостратиграфического и палеогеографического характера.

Понятно поэтому, что любая новая находка сколько-нибудь значительного скопления ископаемых рыб в третичных отложениях вызывает живейший интерес не только со стороны специалистов-палеоихтиологов, но и геологов вообще. К сожалению, за последнее десятилетие таких находок почти нет. Попадают лишь отдельные отпечатки скелета рыб и к тому же большинство из них настолько фрагментарны, что не поддаются определению.

Редкостью находок остатков рыб в отложениях следует скорее всего объяснить тот факт, что исследованию этой обширной группы морских позвоночных до последнего времени уделялось мало внимания. Однако за последние годы постепенно накопился материал по ископаемым рыбам, позволяющий не только успешно использовать его в целях стратиграфических подразделений и корреляции кайнозойских отложений Грузии и смежных областей, но и для выяснения биомических условий бассейнов, в которых обитали рыбы, а также освещения многих интересных вопросов палеобиологической истории ихтиофауны в целом.

Следует отметить, что на территории Закавказья имеется всего несколько местонахождений ископаемых рыб палеогенового времени. Два из них, Гумиста и Перекишкль, изучены относительно хорошо, хотя дальнейшие раскопки этих местонахождений несомненно могли бы дать много интересного. Наиболее древнее местонахождение Легвтахеви (Дабахана, окр.г.Тбилиси), которое по своеобразию найденных здесь форм должно быть отнесено к числу уникальных местонахождений палеогеновой ихтиофауны, до последнего времени почти не изучено, хотя первые сведения о наличии в дабаханских слоях остатков рыб появились в литературе еще в начале двадцатого столетия. Другие же местонахождения (Энгехаран, Мальгам, Агбурун) содержат относительно бедную ихтиофауну.

На основании изучения ископаемых рыб Закавказья можно условно выделить несколько ихтиофаунистических комплексов, характеризующимися разными этапами развития фауны. Несомненно отличается от всех типично олигоценовых ихтиофаун фауна Легвтахеви (Вост.Грузия), которую скорее всего следует датировать верхним эоценом.

Типично нижнеолигоценый ихтиофаунистический комплекс приурочен хадумскому горизонту и прослеживается в ряде местонахождений Грузии (Гумиста) и Азербайджана (Энгехаран, Зейва). Отдельные находки остатков рыб из этого горизонта имеются и на территории Армении.

В начале среднего олигоцена наблюдается обеднение ихтиофауны, что было обусловлено, по-видимому, временной изоляцией среднеолигоценового бассейна от мирового океана. В ихтиофауне этого времени исчезают глубоководные светящиеся рыбы, появляются *Merluccius inferus* и *Serranus bidensis*, лишённые фотофор. Представители этого комплекса хорошо известны из рыбосносных горизонтов местонахождений Перекишкль, Энгехаран и местонахождения ущелья р. Сулак (Азербайджан).

Верхнеолигоценый фаунистический комплекс мало чем отличается от сред-

неолигоценового, но содержит более эволюционированные формы трескообразных (*Merluccius lednevi*) и окунеобразных (*Capros longispinatus*).

Следует также отметить, что от хадумского горизонта к верхнему олигоцену наблюдается некоторое обеднение ихтиофауны, выразившееся выпадением из списка фауны некоторых широко представленных в раннем олигоцене форм (*Vinciguerria*, *Еомусторфум*). Возможно, это обусловлено особенностями местонахождений этого периода, кстати, отличающимися геологически от более древних местонахождений скудостью остатков и относительным однообразием форм.

Местонахождения, содержащие ихтиофауну верхнего олигоцена, в Закавказье очень редки. Наиболее хорошо охарактеризовано местонахождение Агбурун (Ашшеронский полуостров, Азерб.ССР).

Редкие остатки этого комплекса прослеживаются и на территории Армении, в частности, в ущелье Буланчай (окрестности г. Дилижан), и среди них особый интерес заслуживает *Prolebias armeniacus* Vog. из отряда карпозубых.

Считаем целесообразным дать краткую характеристику наиболее интересных местонахождений и ихтиофауны в целом.

Легвтахеви (Дабахана). В окрестностях г. Тбилиси, недалеко от Института ботаники АН ГССР, в ущелье Легвтахеви (в литературе чаще встречается под названием Дабаханка), обнажается чередование тонкозернистых песчаников, мергелей и аргиллитов нижнетретичного возраста. В аргиллитах довольно часто попадаются остатки ископаемых рыб в виде чешуи и отпечатков скелета.

Первое научное описание этих остатков мы находим у В. Богачева (1915). По мнению этого автора, в ихтиофауне местонахождения Легвтахеви присутствуют формы, характерные как для верхнеэоценовых, так и для нижнеолигоценовых отложений. На этом основании рыбоносные слои им отнесены к переходному этапу от эоцена к олигоцену.

В. Е. Пахомов (1934) на основании изучения нумулитов из местонахождения Легвтахеви, геологический возраст этих отложений определяет как эоценовый.

В 1962 году появляется публикация П. Г. Данильченко, посвященная остаткам рыб из "дабаханской свиты". В результате тщательного сравнения легвтаховской ихтиофауны с соответствующими фаунами палеогена сопредельных регионов автор приходит к выводу, что легвтаховская ихтиофауна обнаруживает заметное сходство с фаунами хадумского горизонта майкопской свиты Кавказа. Вместе с тем, по мнению автора, легвтаховская ихтиофауна существенно отличается от еврейской ихтиофауны лютетского возраста, что позволило П. Г. Данильченко считать легвтаховскую фауну древнее хадумской, но моложе лютетской (низы верхнего эоцена) фауны.

В настоящее время ихтиофауна из Легвтахеви содержит: *Proargentina nebulosa* Dan., *Vinciguerria distincta* Dan., *Polyipnoides levis* Dan., *Astronesther praevus* Dan., *Еомусторфум gracile* Dan., *Bregmaceros filamentosus* (Prism), *Eolophotes lenis* Dan., *Palimphyes pinnatus* Dan., *Lepidopus oecaenicus* Dan., *Scombrovarda devia* Dan., *Palaeorhynchus senectus* Dan.

Из приведенного списка видно, что легвтаховская ихтиофауна в основном состоит из эндемичных форм, что затрудняет ее сопоставление с палеогеновыми ихтиофаунами других местонахождений, в первую очередь, с ихтиофауной из Гумисты (Зап. Грузия) и Перекишкыля (Азербайджан).

Следует лишь отметить, что легвтаховская фауна существенно отличается от олигоценовых ихтиофаун других местонахождений Кавказа отсутствием представителей семейства сельдевых, тогда как во всех известных олигоценовых местонахождениях (Гумиста, Миятлинское, Агбурун, Шемаха и др.) семейство сельдевых представлено довольно богато и разнообразно.

Этому факту мы склонны придать важное значение. По-видимому, семейство сельдевых вообще не было представлено в бассейнах Восточного Паратетиса в эоцене, хотя в Западной Европе они уже известны из эоценовых отложений. Сказанное дает нам право, как нам кажется, высказать предположение о том, что легбтаховское местонахождение несколько древнее хадумского горизонта и соответствует верхнему эоцену.

Местонахождение Гумиста. Западнее г. Сухуми, по реке Гумиста в 1956 году было обнаружено несколько отпечатков ископаемых рыб. Они были приурочены к плотным песчанистым глинам, обнажающимися на правом берегу реки. Раскопки, проведенные экспедицией Палеонтологического института АН СССР под руководством проф. П. Г. Данильченко, подтвердили предположение ученого о том, что в Гумиста имеется довольно богатое местонахождение ископаемых рыб, возраст которых предположительно определяется олигоценом. Впоследствии результаты изучения ихтиофауны Гумиста были изложены в монографии П. Г. Данильченко (1960), посвященной майкопским рыбам Кавказа.

Дальнейшие раскопки, проведенные в 1972-76 годах экспедицией Института палеобиологии АН ГССР, позволили значительно уточнить стратиграфию костеносных слоев и дополнить список ихтиофауны Гумиста.

Наиболее полный и интересный разрез майкопской серии записан А. Г. Лалиевым (1964) по р. Гумиста (снизу вверх):

1. Зеленые глины и мергели так называемого верхнего фораминиферового горизонта, залегающие выше глин и мергелей горизонта *Lyrolepis caucasica* Rom. В кровле этих отложений Ш. К. Китовани (1949) была найдена фауна, характерная для зоны *Variamussium fallax* Korobk. Мощность 35 м.

2. Темносерые известковистые листоватые глины. Мощность 30 м.

3. Глины, аналогичные пачке 2 с остатками остракод и отпечатков листьев - ев. Мощность 35 м.

4. Глины некарбонатные майкопского типа. Мощность 9 м.

5. Глины темносерые известковистые с микрофауной. Мощность 12 м.

6. Глины майкопского типа. Мощность 450-500 м.

7. Глины коричневато-бурые и темносерые майкопского типа с линзами и конкрециями мергелей и с прослоями песков и песчаников, мощность и количество которых возрастает вверх по разрезу. Мощность 250-300 м.

8. Песчаники серые с прослоями мелкогалечных конгломератов и глин майкопского типа, с плохо сохранившимися раковинами *Cardium*, *Cerithium*.

9. Чередувание глин темносерых и коричневато-серых, слабокарбонатных и некарбонатных. Мощность 45 м.

10. Мощная толща конгломератов и песчаников, залегающая на размытой поверхности пачки 9 с резким угловым несогласием.

Возраст зеленых глин и мергелей (пачка 1) довольно точно определяется фораминиферами верхним эоценом. Для датировки вышележащих темносерых известковистых листовидных глин и некарбонатных песчанистых глин (пачки 2-3) решающее значение приобретают ископаемые рыбы, остатки которых обнаружены П. Г. Данильченко на правом берегу р. Гумиста, чуть ниже водокачки. В ихтиофауне р. Гумиста богато представлены лепидопусы (*Lepidopus glarisianus* Blainville), которые ничем не отличаются от лепидопусов Предкарпатъя, Швейцарии и других мест. Везде, где только констатированы остатки этой формы, они связаны с олигоценовыми отложениями, преимущественно с хадумским горизонтом. Следовательно, этот вид может служить руководящей формой хадумского горизонта и с несомненностью датирует отложения (пачки 2-3) олигоценом.

В настоящее время из местонахождения Гумиста определено 25 видов рыб,

принадлежащих к 22 родам и 18 семействам. Из них 13 новых видов впервые описаны П.Г.Данильченко, а один вид - нами: *Alosa genuina* Dan., *Sardinella rata* Dan., *Eomystophum koraense* Dan., *Eomystophum colchidica* sp.nov., *Gephyroberyx robustus* Bogatshov, *Capros longispinatus* Dan., *Caprovesposus parvus* Dan., *Serranus budensis* (Heckel), *Serranus comparabilis* Dan., *Pristigenys spinosus* (Blainville), *Archaeus glarisianus* (Agassiz), *Vinciguerria obscura* Dan., *Scopeloides glarisianus* (Agassiz), *Aeoliscus heinrichi* (Heckel), *Palimphytes chadumicus* Dan., *Ammodytes antipai* Pauca, *Lepidopus glarisianus* (Blainville), *Thunnus abchasicus* Dan., *Scomber voitestii* Pauca, *Homorhynchus colei* (Agassiz), *Pseudotetrapturus luteus* Dan., *Holosteus marinae* (Menez), *Fistularia contermina* Dan., *Paleogadus laterbrosus* Dan., *Paleogadus intergerinus* Dan.

Ниже приводим характеристику одного из представителей этой ихтиофауны из семейства *Mystophidae*, выделенного нами в новый вид рода *Eomystophum* - *E.colchidica*.

Семейство *Mystophidae*

Род *Eomystophum* Daniltshenko, 1947

Eomystophum colchidica sp.nov.

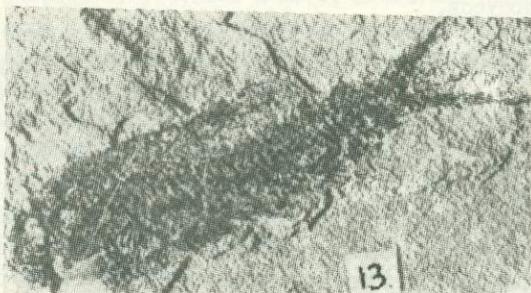


Рис.1. *Eomystophum colchidica* sp.nov.

Название вида - от географического названия Колхида.

Голотип - скелет (№ 13). Местонахождение Гумиста (окр.г.Сухуми). Нижний олигоцен (хадумский горизонт).

Материал. Три скелета, один из них хорошей сохранности. Коллекция Института палеобиологии им.Л.Ш.Давиташвили АН ГССР.

Описание и сравнение. Позвонков 35-36; лучей в Д 14-15, А 14-15, Р 13-14, У 8-9. Максимальная высота тела почти равна длине головы. Глаза большие, диаметр их около одной трети длины головы. Предглазничное отверстие в 4 раза меньше заглазничного. Верхняя челюсть заходит за вертикаль заднего края глаза. Рамеахилларе узкое, плотно прилегает к maxillare на всем его протяжении, вооружено очень мелкими, густо сидящими зубами. Нижняя челюсть немного выступает вперед. Кости жаберной крышки гладкие. Позвонки плотные, квадратные в передней и несколько более удлиненные в средней части позвоночника.

Спинной плавник один, хорошо развитый, начинается против 14-15-го позвонка. Длина основания этого плавника равна девяти противолежащим позвонкам. Грудные и брюшные плавники относительно слабо развиты. Основание грудных

плавников расположено высоко, лишь немногим ниже середины высоты тела, несколько выше уровня верхней челюсти. Хвостовой плавник с выемкой посередине.

Описываемый вид обладает совокупностью особенностей, отличающих его от всех форм рода *Eomystophum*. *Eomystophum colchidica* имеет ряд сходных черт с типичным видом этого рода *Eomystophum koraense*, описанным П.Г.Данильченко, но отличается от него большим числом позвонков, большим числом лучей в спинном и анальном плавниках, сравнительно большим диаметром орбиты. Отличается он и от *Eomystophum menneri* (средний хадум, Северный Кавказ) большим числом позвонков, большим числом лучей в спинном плавнике, большей высотой тела, заметно большим диаметром орбиты, более отодвинутым вперед анальным плавником. От *Eomystophum limicola* (хадум, Северный Кавказ) отличается несколько меньшим числом позвонков, большим числом лучей в спинном плавнике, заметно большей высотой тела. Более существенно отличия как по числу позвонков, так и по числу лучей в плавниках между нашей формой и *Eomystophum gracile Danilt.* из эоценовых отложений Грузии (окрестности г.Тбилиси, ущелье Легвтахеви).

Распространение. Нижний олигоцен, хадумский горизонт.

В исследуемой ихтиофауне Гумисты значительное место занимают светящиеся формы (*Vinciguerrria*, *Eomystophum*), снабженные органами свечения - фотофорами. Современные сородичи этих рыб обитают в морских бассейнах на глубине не менее 1000 м. Надо полагать, что и олигоценное море было довольно глубоким. Об этом же свидетельствует доминирующее положение в этой фауне остатков глубоководных лепидоцусов.

Следовательно, зона сероводородного заражения олигоценного бассейна Кавказа очевидно была расположена довольно глубоко, во всяком случае ниже зон обитания глубоководных рыб, обнаруженных в местонахождении Гумиста. Рецентные представители большинства родов гумистской ихтиофауны являются обитателями полносоленых морей, но встречаются и в опресненных бассейнах.

Общность ихтиофауны нижнеолигоценных отложений Кавказа, Карпат, Швейцарии и некоторых других районов Южной Европы указывает на то, что олигоценное море полосы Паратетиса не должно было быть изолированным бассейном. Это море несомненно имело непосредственную связь с океаном и не отличалось существенно по своему режиму от других открытых морей системы Тетиса. Своей нормальной океанической соленостью и весьма значительными глубинами способствовали развитию богатой морской пелагической и придонной фауны.

Местонахождение Энгехаран. В Кобистано-Шемахинском районе (Азербайджан) у с.Энгехаран обнажаются палеогеновые отложения, представленные в основном чередованием серых шоколадно-бурых слоистых глин и сильно ожелезненных тонкозернистых песчаников. В отложениях встречаются отпечатки и скелеты рыб, которые позволяют отнести рыбоносные слои хадумскому горизонту.

По Ж.Джафаровой (1965), в Энгехаране встречены остатки следующих форм: *Sardinella rata Dan.*, *Pomolobus facilis Dan.*, *Vinciguerrria obscura Dan.*, *Scopeloides glarisianus (Agassiz)*. *Eomystophum koraense Dan.*, *Aeolisiscus heinrichi (Heckel)*, *Leiognathus altapinnus (Weiler)*, *Lepidopus glarisianus (Blainville)*.

По составу ископаемых форм фауна Энгехаран следует датировать нижним олигоценом, точнее хадумским горизонтом. В пользу такой датировки указывает, в первую очередь, наличие в этой фауне *Vinciguerrria obscura Dan.*, характерная форма для морей Паратетиса хадумского времени.

Местонахождение Перекишкаль. В окрестностях с.Перекишкаль (северо-западная часть Ашшеронского полуострова, Азербайджан) широко развиты отложения

майкопской серии, представленные здесь темносерыми, иногда коричневатыми глинами и сланцами. Судя по литологическому составу пород и условиям захоронения фауны, в майкопское время в данной местности простиралась прибрежная часть олигоценового морского бассейна. Эти отложения на обширной площади содержат многочисленные остатки ископаемых позвоночных, преимущественно рыб, черепах, китообразных и птиц. Изредка попадаются в отложениях и остатки окаменелых растений. Рыбы из этого местонахождения изучены Ж. Джафаровой (1965).

Геологический возраст костеносных слоев Перекишкль в основном устанавливается на основании изучения ископаемых позвоночных, в частности, рыб. Однако в некоторых работах (Данильченко, 1980, с.178) костеносные слои Парекишкль определяются как отложения хадумского горизонта. С такой датировкой трудно согласиться.

К настоящему моменту из Перекишкля известны следующие формы рыб (Ж. Джафарова, 1965): *Sardinella rata* Dan., *Sardinella engrauliformes* (Smirnov), *Onobrosinius oligocaenicus* V. Bogatshev, *Merluccius errans* (Smirnov), *Caprosomus parvus* Dan., *Serranus budensis* (Heckel), *Lednevia oligocaenica* Dan., *Hippoglossoides bogatshevi* Djaf., *Protopsetta daniltshenkoi* Djaf.

Нетрудно заметить, что эта фауна существенно отличается от фауны Лягвахеви, в первую очередь, обилием в ней представителей семейства сельдевых. На первый взгляд фауна Перекишкль обнаруживает некоторое сходство с ихтиофауной Гумиста. Однако при детальном сравнении эти фауны безусловно различаются и в первую очередь отсутствием в местонахождении Перекишкль светящихся глубоководных форм, обильно представленных в фауне Гумиста. На основании этого различия в составе рассматриваемых фаун нами ихтиофауна Перекишкль датируется как среднеолигоценовый комплекс.

Местонахождение Агбурун. На Апшеронском полуострове у горы Агбурун палеогеновые отложения представлены майкопской серией, сложенной в нижней части толщей карбонатных глин, чередующихся с редкими прослоями известковистых глин и светлосерыми плотными песчаниками, а в верхней - серыми, шоколадно-бурыми, известковистыми глинами, с налетами ярозита. В этой части разреза попадаются прослои песчаников. Весь разрез содержит остатки рыб, но особенно обильны они в верхней части. Результаты изучения ископаемых рыб из местонахождения Агбурун даны в работе Ж. Джафаровой (1965). Она приводит следующий список ихтиофауны: *Aeoliscus apscheronicus* (Lednev), *Mercuccius errans* Smirnov, *Priacanthus longispinus* Lednev, *Sardinella rata* Dan., *Caranx weileri* V. Bogatshev, *Lotella andrusovi* (V. Bogatshev).

Эта фауна по составу почти не отличима от предшествующей среднеолигоценовой, что усложняет датировку фауны и вмещающих рыбные остатки отложений. Однако этот факт, что в агбурунской ихтиофауне обильны сельдевые, говорит, скорее всего, об относительно молодом возрасте фауны, по сравнению с фауной из Перекишкль.

Конец олигоценового времени и начало миоцена в пределах Паратетиса знаменуются расцветом сельдевых, остатки которых встречены во многих местонахождениях Закавказья.

ЛИТЕРАТУРА

- Богачев В.В. 1915. Записки Кавказ. отд. Русского геогр. об-ва, кн.29, вып.2.
Данильченко П.Г. 1960. Костистые рыбы майкопских отложений Кавказа. Тр. Палеонтологического ин-та, т. XXIII.
Данильченко П.Г. 1962. Палеонтологический журнал, № 1.
Данильченко П.Г. 1980. Ископаемые костистые рыбы СССР. Изд-во "Наука, М.

- Джафарова Ж.Д. 1965. Ихтиофауна майкопской свиты Азербайджана и ее стратиграфическое значение. Автореферат. Баку.
- Китовани Ш.К. 1949. О геологических исследованиях в районе Сухуми-Эшеры в Абхазии. Тбилиси.
- Лалиев А.Г. 1964. Майкопская серия Грузии. Изд-во "Недра". М.
- Пахомов В.Е. 1934. Азерб.нефть.хоз-во, № 3, 143.

ИСКОПАЕМЫЙ СТРАУС ИЗ ПЛЕЙСТОЦЕНА ДМАНИСИ
(ВОСТОЧНАЯ ГРУЗИЯ)

В недавно опубликованной статье (А.К.Векуа, Ц.Д.Габелая, З.А.Векуа, 1985), посвященной дманисской фауне нижнеплейстоценовых позвоночных, наряду с млекопитающими был упомянут гигантский страус, представленный в коллекции правым бедром очень крупных размеров. Это - вторая находка остатков ископаемых страусов на территории Грузии. Первая находка происходит из среднеакчагильских отложений местонахождения Квабеби (Сигнахский р-н, Восточная Грузия).

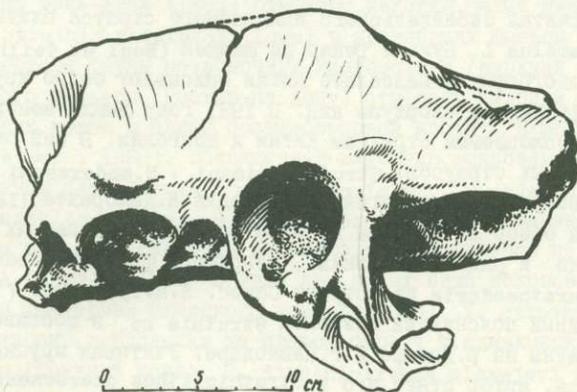


Рис. I. *Struthio transcaucasicus* Bur. et Vekua. Таз. Квабеби

Первые сведения о находке костей ископаемых страусов датируются 1868 годом. Фальконе (Falconer, 1868) упоминает несколько костей страуса из верхнеплиоценовых отложений Сиваликских холмов в Северной Индии. В 1971 году сиваликский страус был описан Милн-Эдвардом (Milne-Edwards) под наименованием *Struthio asiaticus*. В работе были отмечены относительно меньшие размеры этого страуса по сравнению с рецентным *S. camelus* L. Чуть позже в верхнеплиоценовых отложениях на юге Украины, возле сел. Малиновки было найдено яйцо весьма крупного ископаемого страуса, описанное А.Брандтом (Brandt, 1873) под наименованием *Struthiolithus chersonensis*. Достоверных находок костей этого вида страуса до сих пор нет. В.Девис (W.Davies) в 1980г. описал серию костей *Struthio asiaticus* из сиваликских холмов Индии. В 1884г. Лидеккер (Lydekker) описал отдельные кости *S. asiaticus* из Сиваликов. Часть этих костей уже была описана в 1880г. В.Девисом. В 1888г. Ф.Майор (F.Mayor) описал бедренную кость ископаемого страуса из местонахождения Самоса (Греция) в качестве нового вида *Struthio karatheodoris*. В 1898г. Эйтман (Eastman) описал яйцо крупного ископаемого страуса *Struthiolithus chersonensis* из Калгана (Китай). В 1903г. Мартин Рудольф (Martin Rudolf) описал бедро *Struthio karatheodoris* F.Mayor из острова Самос (по двум фотоснимкам), упомянутое в работе Ф.Майора (1888). Р.Меккеном (Mecquenem) в 1908г. описал из Мараги (Северный Иран) фрагмент первой фаланги третьего пальца ноги *Struthio* sp. крупных размеров. В 1912г. К.Пржемыцкий в списке мезотической гиппарионовой фауны из окр. Куяльницкого лимана возле г.Одессы приводит и *Struthio* sp., а в 1914г. подробно описывает эту фауну и в ее составе *Struthio* sp. А.К.Алексеев (1915)

в монографии, посвященной мезотической гиппарионовой фауне сел.Новой Елизаветовки на юге Украины по фрагменту тарзометатарсуса и тибиотарсусу описывает новый вид крупного ископаемого страуса - *Struthio novorossicus* . В 1923 году Андерсон (Andersson , 1923) описал скорлупу яиц ископаемых страусов из Южного Китая (лёссовые отложения), отнеся их к *Struthiolithus chersonensis* . Здесь же упоминается и о тазе ископаемого страуса из Шанси на реке Желтой. В 1925г. Эндрикс (С.W.Andrews) дает описание обломков скорлупы яиц из Алжира и Северной Индии. В 1926г. Тейяр де Шарден (Teilhard de Chardin) отмечает находки скорлупы яиц *Struthiolithus chersonensis* в палеолите Ордоса (Китай). А.Я.Тугаринов (1930) и Г.П.Сосновский (1939) описывают скорлупу яиц *Struthio* sp. из Бурятской АССР, найденную на песчаных дюнах вместе с палеолитическими орудиями. Тугаринов считал забайкальского ископаемого страуса близким к современному *Struthio camelus* L. Буль и Тейяр де Шарден (Boul et Teilhard de Chardin, (1930) в монографии о палеолите Китая описывают бедро крупного ископаемого страуса и фрагменты скорлупы яиц. В 1931 году вышла монография Лоу (Lowe) , посвященная ископаемым страусам Китая и Монголии. В ней описываются три новых вида ископаемых страусов: *Struthio wimani* , *S.anderssoni* и *S.mongolicus* . В капитальной палеорнитологической сводке К.Ламбрехта (Lambrecht, 1933) дан критический обзор литературы по всем находкам ископаемых страусов, известных до 1933 года и ряд новых данных, например, фото и описание грудной кости *Struthio karatheodoris* из острова Самос. А.Я.Тугаринов (1935) описал последний, свободный поясничный позвонок *Struthio* sp. в составе павлодарской гиппарионовой фауны на р.Иртыше в г.Павлодаре. Учитывая крупные размеры позвонка этого страуса, автор отнес его к *Struthiolithus chersonensis* . В.И. Громов (1937,1948) упоминает о находке тибиотарсуса ископаемого *Struthio* sp. в составе "псекупской" фауны на р.Псекупс к югу от г.Краснодара, возле хутора Левченко. Т.Г.Грицай (1938) отмечает присутствие ископаемого страуса в составе среднеплиоценовой фауны карстовых пещер г.Одессы (т.н."Одесские катакомбы"). Н.И.Бурчак-Абрамович в 1939 году дал предварительное описание короткопалого страуса - *Struthio brachydactylus* s.n. и нового рода *Palaeostruthio sternatus* n.gen. из мезотической гиппарионовой фауны с.Гребеники Одесской области УССР. Д.К.Третьяков в работе (1941) отмечает большое количество костей и до 200 фрагментов скорлупы яиц *Struthio* sp. в среднеплиоценовой фауне одесских карстовых пещер. В.И.Громов (1948) в своей монографии по фауне и стратиграфии четвертичного периода СССР вновь указывает на наличие *Struthio* sp. в составе "псекупской фауны". В этой же монографии перечислены и другие находки *Struthio* sp. (на р.Миус возле Матвеева Кургана, в Восточной Украине вместе с палеолитическими орудиями, в верхнеплиоценовой фауне северного побережья Азовского моря в районе г.Таганрога). В 1949 году Н.И. Бурчак-Абрамович опубликовал описание нового вида ископаемого страуса - *Struthio brachydactylus* из мезотической гиппарионовой фауны с.Гребеники на юге Украины. От страуса сохранилась значительная часть скелета (череп, позвонки, таз, кости конечностей, полный набор фаланг ноги и др.). И.Г.Пидо - пличко (1951) в монографии "О ледниковом периоде" кратко останавливается на общем географическом распространении ископаемых страусов.

В 1952 году впервые на Кавказе найдена скорлупа яиц весьма крупного ископаемого страуса (*Struthio* sp.) в верхнеплиоценовых отложениях Западного Азербайджана - хребет Палан-Тюкан на левобережье р.Куры (Бурчак-Абрамович, 1952). В монографии Н.И.Бурчак-Абрамовича (1953), посвященной ископаемым страусам Кавказа и юга Украины, описывается большая серия костей крупного *Struthio* sp. из карстовых пещер г.Одессы (Одесских катакомб) среднеплиоце-

нового возраста. В той же работе дается подробное описание скелета мэотического короткопалого страуса (*Struthio brachydactylus* Bur.) из сел.Гребеники, отличающегося более мелкими размерами и своеобразным строением пальцев ноги от современного *Struthio camelus* L. В статье Н.И.Бурчак-Абрамовича (1954) о результатах палеонтологической экспедиции по Западному Азербайджану кратко описывается скорлупа ископаемого *Struthio* sp. из южного окончания хребта Палан-Тюкан на левобережье р.Куры в окр.Мингечаурского моря. Н.К.Верещагин, Л.Н.Иваньев, М.Ф.Кузнецов (1960) в совместной статье о стратиграфии и фауне позвоночных Западного Забайкалья отмечают находки скорлупы яиц крупной формы ископаемого *Struthio* sp. Крупное яйцо из верхнесарматских отложений сел.Снегуровки (Украина) И.Г.Пидопличко (1956) отнес к *S.chersonensis*. Янь-Чтунь-Цзянь и Сунь Мэнь-Линь (1959) отмечают находки целых яиц плейстоценовых страусов (*Struthio anderssoni* Lowe) в провинциях Шаньси и Хэбе. В.С.Янкова (1959) в составе фауны позвоночных ханровского (верхний плиоцен) комплекса Ливенцовского карьера (Ростов-на Дону) отмечает находки костей ископаемого страуса (двух цевок и одной большеберцовой кости). В монографии М.Шенветтера (Schönwetter, 1960), посвященной изучению ископаемых яиц птиц, дано описание скорлупы яиц *Struthio chersonensis* Br., *S.anderssoni* Lowe, *S.wimani* Lowe, *S.mongolicus* Lowe, *S.indicus* Bidwell. В.С.Бажанов (1961) дал предварительное описание скорлупы яиц ископаемых страусов из разных пунктов Казахстана. А.Д.Рощин (1962) описал два новых вида ископаемых страусов по двум целым яйцам (материал Одесского университета): 1. *Struthiolithus adzalycensis* n.sp. из окр.с.Булдынки на правом берегу М.Адхылыкского Лимана в 25 км от г.Одессы (поздний понт). 2. *Struthiolithus alexejevi* sp.n., найденного в окр.сел.Апостолово, на Криворожье (понт?). В работе Н.И.Бурчак-Абрамовича и Н.И.Коньковой (1967) дано предварительное макроскопическое описание скорлупы яиц ископаемых страусов из отдельных пунктов Молдавии и юга Украины.

В автореферате докторской диссертации А.К.Векуа (1969) впервые в литературе упоминается о находке ископаемого страуса из среднего акчагыла окр.с.Квабеби (Восточная Грузия).

Е.Н.Курочкин и А.Н.Лунгу (1970) по дистальной части правой тибииотарсальной кости описывают новый вид ископаемого страуса - *Struthio orlovi* из среднего сармата окр.с.Варница Бендерского района Молдавии. Это геологически наиболее древний представитель рода *Struthio*.

Н.И.Бурчак-Абрамович и А.К.Векуа (1971) по тазу установили новый вид весьма крупного ископаемого страуса (*Struthio transcaucasicus*), происходящего из среднего акчагыла Восточной Грузии (Квабеби). Вполне вероятно, что скорлупа яиц крупного ископаемого страуса верхнеплиоценового возраста, обильно находимая в Восточной Грузии и Западной Азербайджане, принадлежит этому же виду.

Л.Л.Гайдученко (1976) описал скорлупу яиц ископаемых страусов из раннеплиоценовой или позднемiocеновой гиппарионовой фауны окр.Павлодара (местность "Гусиный перелет").

Е.Н.Курочкин (1985) в монографии, посвященной ископаемым птицам Центральной Азии, отмечает находки скорлупы яиц *Struthio* sp. из семи пунктов Монгольской Народной Республики.

А.К.Векуа, Ц.Д.Габелая и З.А.Векуа (1985) в работе, посвященной дма-ниссской фауне позвоночных нижнеплейстоценового возраста, отмечается находка бедренной кости крупной птицы-страуса.

Остановимся на систематическом разделении рода *Struthio*. Первая свод-

ка о видовом составе представителей рода *Struthio* принадлежит Ламбрехту (1933). В ней помещено 9 видов ископаемых и один вид современного страуса: *Struthio asiaticus* Milne-Edwards, *S. karatheodoris* F. Major, *S. novorossicus* Alexejev, *S. wimani* Lowe, *S. chersonensis* (Brandt), *S. anderssoni* Lowe, *S. mongolicus* Lowe, *S. indicus* Bidwell, *S. camelus* L. 9 находок остались под названием *Struthio* sp.

В работе Ламбрехта (1933, с. 109) на карте распространения ископаемых страусов ареал плиоценовых страусов охватывает всю южную половину Западной Европы, Украину, Кавказ, Малую Азию, Северную Индию, Китай, Забайкалье, Индокитай. Современный ареал ("heutige Verbreitung") же охватывает большую часть Африки, Переднюю Азию, Аравию вплоть до Северной Индии и ошибочно весь Кавказ, Предкавказье, широкую полосу к востоку от Каспийского моря. В последней сводке (каталоге) ископаемых птиц Бродкорба (Brodkorb, 1963) в отряд *Struthioniformes* (Latham) включает два семейства - *Eleutherornithidae* с одним видом *Eleutherornis helveticus* Schaub и *Struthionidae* с семью видами рода *Struthio*. Сюда же включен и *S. chersonensis* (Brandt) из нижнего плиоцена Европы, СССР и Ирана. По поводу *S. chersonensis*, в понимании Бродкорба, у нас возникает ряд замечаний. Так, *S. chersonensis*, описанный по целому яйцу из юга Украины, найден не в нижнем плиоцене, как пишет Бродкорб, а в верхах плиоцена или начале плейстоцена, а кости из этих мест пока неизвестны. В синонимы *S. chersonensis* Бродкорбом отнесены 4 вида ископаемых страусов. Однако для этого нет достаточных оснований. Так, один из них - *S. brachydactylus* найден в мэотисе и отличается меньшими размерами по сравнению с современным африканским страусом. Его фаланги ног свидетельствуют о большей степени эволюционного развития в сторону однопалости, чем у современного страуса. Систематическое положение *Paleostruthio sternatus* остается неясным. Это возможно аномалия или индивидуальное отклонение в строении грудной кости. *S. karatheodoris* и *S. novorossicus* весьма крупные ископаемые страусы нижнеплиоценового или мэотического возраста, т.е. значительно более древние, чем *S. chersonensis*. К *S. chersonensis* по геологическому возрасту, территории и размерам вероятно близко стоит *Struthio* sp. из среднего плиоцена одесских катакомб. Возможно, они и идентичны. Сопоставление микроструктуры его яиц с микроструктурой яйца *S. chersonensis* возможно поможет решению вопроса об их таксономическом положении.

Остальные виды ископаемых страусов в каталоге ископаемых птиц Бродкорба: *Struthio wimani* Lowe (нижний плиоцен Китая), *S. panonicus* Kretzoi (нижний плейстоцен Венгрии), *S. oldowayi* Lowe (нижний плейстоцен Танганьики, Африка), *S. anderssoni* Lowe (верхний плейстоцен Китая), *S. camelus* L. (голоцен, Африка, СССР, Монголия, Китай).

Е.Н. Курочкин и Л.Н. Лунгу (1970) в работе, посвященной описанию нового вида ископаемого страуса - *S. orlovi*, попутно останавливаются и на систематике ископаемых страусов рода *Struthio*. Авторы признают 4 вида страусов рода *Struthio*: *S. orlovi* Kur. et Lungu, *S. brachydactylus* Bur., *S. asiaticus* M.-Edwards, *S. camelus* L. В другой работе Е.Н. Курочкин (1971) признает только два вида ископаемых страусов рода *Struthio*: *S. orlovi* и *S. asiaticus*. Последний, по мнению автора, является непосредственным предком современного африканского страуса.

Таким образом, в вид *S. asiaticus* объединяются ископаемые страусы, обитавшие на весьма обширной территории, от Восточной Европы на западе и до Восточного Китая, Забайкалья и Северной Индии на востоке в течение длительного геологического времени - от мэотиса до нижнего плейстоцена, что пред-

ставляется нам не совсем обоснованным.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Отряд: STRUTHIONIFORMES (LATHAM)

Семейство: STRUTHIONIDAE VIGORS, 1925

Род: *Struthio* L., 1750

Вид: *Struthio dmanisensis* sp.nov.



Рис.2. *Struthio dmanisensis* sp.nov. Femur. Дманиси.

Голотип: Femur dex. ad.

Местонахождение: Дманиси (Вост.Грузия).

Геологический возраст: низы плейстоцена.

Место хранения: Тбилиси, Институт палеобиологии АН ГССР.

Диагноз: Бедро весьма крупных размеров (по длине лишь на 20 мм уступает бедру *Struthio oldowayi* Lowe из Танганьики). Кость весьма массивная. Индекс массивности 20 (у остальных рецентных и ископаемых видов рода *Struthio* - 15-17), т.е. по массивности дманисский страус превосходит всех ископаемых и ныне живущих форм рода *Struthio*. Fovea patellaris книзу постепенно расширяется, тогда как у других видов рода *Struthio* наоборот, книзу суживается. Trochanter major приподнят (на 15 мм) над уровнем вершины головки бедра заметно в большей степени, чем у других видов рода *Struthio*. Склоны fovea patellaris относительно пологие. Trochanter minor полностью лежит на linea aspera (у *S.camelus* L. только его нижняя часть). Trochlea patellaris lateralis проксимально, постепенно снижаясь, переходит в linea anterior (у *Struthio camelus trochlea patellaris lateralis* образует в сторону linea anterior крутой уступ).

Сравнение: Выделение нового вида страуса - *Struthio dmanisensis* нами обосновывается следующими признаками: 1. Индекс массивности бедра (отношение наименьшей ширины кости к ее наибольшей длине) у описываемого дманисского страуса больше, чем у всех ископаемых и рецентных страусов рода *Struthio*. 2. Длина бедра максимально большая, уступая лишь на 20 мм длине бедра у африканского *S.oldowayi*. В связи с такими пропорциями кости общая форма бедра у *S.dmanisensis* и *S.oldowayi* существенно разнятся. У обоих страусов бедро весьма длинное, но у дманисского страуса оно массивное, неуклюжее, громоздкое, у *S.oldowayi* бедро стройное, более изящное. Создается впечатление, что *S.oldowayi* был более быстрогобегающей и поворотливой птицей, а дманисский страус более медлительный, неуклюжий.

От *S.transcaucasicus* дманисский страус отличается несколько большими размерами. Это видно из несоответствия в размерах вертлужной впадины таза

S. transcaucasicus и размеров головки бедра у дманисского страуса. Головка бедра дманисского страуса не входит в вертлужную впадину таза *S. transcaucasicus*. Значит дманисский страус был крупнее *S. transcaucasicus* из акчагыла Восточной Грузии. Между обеими страусами значительна разница и в геологическом возрасте. *S. transcaucasicus* датируется средним акчагылом, а *S. dmanisensis*, скорее всего, началом плейстоцена.

Большинство остальных видов ископаемых страусов рода *Struthio* (*Struthio* sp. из одесских пещер, *S. karatheodoris*, *S. brachydactylus*, *S. orlovi*) отличаются от описываемого *S. dmanisensis* заметно меньшими размерами и более древним геологическим возрастом. Остаются *Struthio chersonensis* из юга Украины и *S. pannonicus* из Венгрии.

Struthio pannonicus, судя по размерам и массивности первой фаланги главного пальца ноги, был весьма крупным страусом (Кретцой, 1954), как и *S. dmanisensis*, тогда как херсонский страус (*S. chersonensis*), исходя из толщины скорлупы яиц (кости скелета достоверно от него неизвестны) был несколько меньших размеров. Здесь уместно отметить, что *Struthio chersonensis* (у Брандта *Struthiolithus chersonensis*), описанный по целому яйцу (голотип) Брандтом, был найден в вымытом состоянии, в связи с чем его коренное залегание осталось неуточненным. Поэтому геологический возраст яйца *S. chersonensis* остается спорным. Некоторые палеонтологи его датируют нижним плиоценом, другие — концом плиоцена или даже началом плейстоцена. *Struthio* sp. из карста Одессы ("Одесские катакомбы"), которого без достаточного основания иногда относят к *S. chersonensis*, был заметно мельче, чем *S. dmanisensis* (длина бедра первого ок. 340 мм, у второго — ок. 380 мм). Не исключено, что в будущем, когда накопится костный материал по ископаемым страусам, *S. dmanisensis* окажется синонимом *S. pannonicus*. Они близки по геологическому возрасту и одинаково крупны и весьма массивны по строению задних конечностей. Толщина скорлупы яиц у паннонского страуса (*S. pannonicus*) также максимальная (2,6–3,4 мм) в сопоставлении с другими рецентными и ископаемыми страусами рода *Struthio* (2,2–3,3 мм) и только у эпиорниса толщина скорлупы яиц доходит до 4 мм.

Описание. Правое бедро (*Femur dex. ad.*) дманисского ископаемого страуса, по-видимому, еще до захоронения было повреждено: снизу на дистальном конце обгрызано каким-то хищником, повреждены все три кондилюса и медиальная сторона *trochlea patellaris medialis*; сверху таким же образом поврежден латерально-проксимальный угол кости, вследствие чего отсутствует гребень у *trochanter major*, также повреждена задне-верхняя часть головки бедра; отчасти была повреждена верхняя часть задней поверхности кости, куда набилась тонкая уплотненная супесчатая порода. Однако во внутреннюю полость кости порода не проникла. Поверхность кости светлого розово-желтоватого цвета. При извлечении кость распалась на крупные фрагменты, затем была реставрирована.

Головка бедра имеет форму полушара, поставленного крутонаклонно к продольной оси кости под углом приблизительно до 50°. Почти половина верхней части поверхности головки занята связочной ямкой (*fovea capitis femoris*) овальной формы с длинной медио-латеральной осью. Задняя стенка ямки более высокая по сравнению с передней стенкой и почти вертикальная. Медиальный склон ямки пологий, латерально ямка без повышения непосредственно переходит на поверхность головки. Промеры ямки 30x23 мм. Дно ямки неровноморщинистое. У современного африканского страуса (кол. ПИН АН СССР № 1741-1) очертание связочной ямки такое же и лишь латеральный склон ее более крутой, почти вертикальный. У африканского нанду ямка лежит в верхней части заднего склона

головки, она овальной формы, мелких размеров (13+10 мм). У птенца нанду на головке бедра вообще *fovea capitis femoris* не выражена. У австралийского эму связочная ямка бедра лежит в передне-верхней части головки, мелкая, небольших размеров.

Шайка бедра (*collum femoris*) относительно узкая (спереди-назад). У процентного *S. camelus* L. (кол. ПИН) шейка относительно более широкая (спереди-назад). Индекс относительной ширины шейки по отношению к передне-задней ширине головки у бедра страуса из Дманиси - 85,3, у современного африканского страуса (кол. ПИН) индекс 86,6. У нанду передне-задняя ширина даже больше ширины головки. Индекс ширины шейки у нанду 103,6.

Головка бедра значительно приподнята над уровнем большого трохантера (*trochanter major*). Приподнятость около 15 мм. У бедра *S. camelus* L. (кол. ПИН) приподнятость около 8 мм. Уже на глаз заметно, что у ископаемого страуса из Дманиси приподнятость относительно больше. Это подтверждает индекс отношения приподнятости головки над уровнем большого трохантера к общей наибольшей длине кости. У дманисского страуса индекс приподнятости равен около 4, у африканского страуса (кол. ПИН) индекс 2,8. У бедра американского нанду обе точки (вершина головки и трохантера) лежат почти на одном уровне (трохантер даже на 1-2 мм выше). У детеныша нанду на 3 мм выше. У австралийского эму головка бедра лежит на более низком уровне по сравнению с вершиной большого трохантера. Следует полагать, что различное соотношение в высотных уровнях головки и вершины большого трохантера у отдельных форм бескилевых имеет определенное функциональное значение. Верхняя площадка области большого трохантера у дманисского страуса относительно широкая (медно-латерально), слабо выпуклая спереди-назад и медно-латерально. Латеральный край *t. major* не приподнят над уровнем площадки *facies trochanterica*, тогда как эта площадка полого падает в сторону шейки бедра, образуя пологое понижение глубиной до 3 мм. В рельефе это понижение выражено слабо. В противоположность этому у *S. camelus* (экспозиция ЕИМ Аз. ССР, Баку) указанное понижение достигает глубины до 10 мм. У современного африканского страуса между площадкой большого трохантера и головкой лежит четкая долинка (спереди-назад). У дманисского страуса такая долинка выражена весьма слабо. Таким образом, в общих чертах поверхность *facies trochanterica* у дманисского и африканского страусов (кол. ПИН) одинаковы, но у второго рельеф ее выражен более резко. У обоих страусов поверхность *f. trochanterica* слабо выпукла спереди-назад, тогда как поперечно (медно-латерально) расположена упомянутая продольная дорсо-плантарная долинка шейки. Она значительно более глубокая у *S. camelus*, с более крутым склоном в сторону головки. Латерально от долилки шейки также продольно через всю поверхность *f. trochanterica* проходит валик, шириной до 17 мм, дугообразно изогнутый латерально. Латерально от этого валика, параллельно ему, проходит вторая долинка, также дугообразно выпуклая латерально, шириной до 10 мм. И наконец, латерально от второй долилки имеется дугообразно изогнутый низенький (высотой до 2 мм) периферийный гребешок большого трохантера, шириной до 5 мм. У дманисского страуса такой же рельеф, но выражен значительно слабее и нечетко, а периферийный гребешок почти отсутствует. Большая часть латерального участка большого трохантера у дманисского страуса была повреждена (обгрызана). Передняя поверхность бедра в области большого трохантера плоская сверху-вниз и вогнута поперечно. У дманисского страуса поперечная вогнутость выражена заметно слабее. Кроме того, у африканского страуса передний край *facies trochanterica* образует выступающий вперед тонкий гребешок, чего у дманисского страуса нет (возможно разрушен?). У эму

и нанду описываемая передняя поверхность бедра такая же, как у дманисского страуса. Книзу от нижнего конца гребня *t. major* простирается *linea anterior lateralis*, разграничивающая переднюю и латеральную поверхности кости. Нижним концом *l. anterior lateralis* переходит на латеральный блок *fovea patellaris*. У *S. camelus l. anterior lateralis* заметно более резкая и четкая по сравнению с *l. anterior lateralis* у дманисского страуса. У бедра нанду *l. anterior lateralis* в верхней половине вообще не выражена, в нижней нечеткая. У бедра детеныша нанду *l. anterior lateralis* вообще отсутствует. Латеральная поверхность бедра выпукла поперечно и полого вогнута сверху-вниз. Продольная вогнутость сверху-вниз у африканского страуса выражена заметно сильнее, чем у дманисского страуса. Латеральная поверхность кости приблизительно до уровня нижнего конца переднего гребня большого трохантера шероховата и покрыта ямками и неровностями. Однако у *S. camelus* рельеф таких неровностей более резок, чем у дманисского страуса. Нижний край площади неровностей отграничен снизу верхней частью *linea aspera*, которая здесь поперечно пересекает заднюю поверхность кости в виде выпуклой кверху дуги, идущей медиально-латерально. Дуга образует уступ, высотой до 2 мм от более высокой шероховатой площади (см. выше) к гладкой, более низкой латеральной поверхности кости, лежащей книзу от шероховатой площади. У дманисского страуса дугообразная часть *linea aspera* выражена слабо, мало заметна и почти не образует уступа. Приблизительно посредине шероховатой площади, немного ближе к заднему краю, лежит ямка (*fossa trochanterica*). Ее размеры у дманисского страуса - 32+32 мм, у африканского страуса (кол. ПИН) - 23+25 мм. У дманисского страуса ямка заметно глубже. Участок латеральной поверхности кости впереди от *fossa trochanterica* у дманисского страуса разрушена. У *S. camelus* (ПИН) на этом месте большая овальная выпуклость размерами 62 (сверху-вниз) +59 мм, лежащая спереди и сверху от *fossa trochanterica*. Сзади *fossa trochanterica* у обоих видов округлая выпуклость, размерами у дманисского страуса 38+38 мм, у *S. camelus* (ПИН) - 36 (сверху-вниз) +29 мм. У дманисского страуса выпуклость с более пологими склонами и менее рельефная, чем у *S. camelus*. В промежутке между двумя описанными выпуклостями простирается от верхнего края *fossa trochanterica* проксимально-плантарно долинка, разделяющая обе выпуклости и достигающая вверху наружного края большого трохантера. Ширина долинок у дманисского страуса около 20 мм, у *S. camelus* - 14 мм. У дманисского страуса долинка отделена от *fossa trochanterica* перемычкой шириной 12 мм, у *S. camelus* перемычки нет. У нанду строение описываемого участка вокруг *fossa trochanterica* в общем сходно. *Fossa patellaris* у дманисского страуса относительно значительно шире, чем у *S. camelus* с более пологими склонами особенно латеральным склоном, чем у *S. camelus* (ПИН). Индекс относительной ширины *f. patellaris* у дманисского страуса больше, чем у *S. camelus*, а у нанду больше, чем у обоих видов страусов. Индекс у дманисского - 44,7, у *S. camelus* - 30,5, у нанду - 53. Верхний край *fossa (fovea) patellaris* у дманисского страуса постепенно переходит в переднюю поверхность диафиза, образуя в месте перехода слегка выпуклую возвышенность, простирающуюся от верхнего конца *trochlea patellaris medialis* наискось кверху проксимально-латерально. Длина возвышенности около 20 мм. У *S. camelus* на месте возвышенности простирается на длину 22 мм приглушенный гребешочек. У бедра *S. camelus* (скелет ЕИМ, Баку) гребешочек достигает вершины *trochlea patellaris lateralis*, тогда как у *S. camelus* (ПИН) указанный гребешочек не достигает верхнего края *trochlea patellaris lateralis* на 35 мм. У бедра нанду аналогичный гребешочек, скорее даже весьма пологий валик, достигает длины около 24 мм. У эму такого гребешочка (или валика)

нет. У дманисского страуса *fovea patellaris* книзу несколько расширяется, тогда как у африканского страуса, нанду и эму книзу слегка суживается. У нанду и эму *trochlea patellaris lateralis* выступает значительно вперед, у *S. camelus* выступание вперед менее значительно. Таким образом, *fovea patellaris* у дманисского страуса относительно мелкая, широкая с пологими склонами (особенно латеральным), книзу постепенно расширяющаяся. Так, ширина *fossa patellaris* у дманисского страуса сверху около 38 мм, внизу около 43 мм. *Trochlea patellaris lateralis* у дманисского страуса постепенно понижаясь, переходит кверху в *linea anterior lateralis*. У африканского страуса (*Struthio camelus*) верхний конец *trochlea patellaris lateralis* образует крутой спуск к *linea anterior lateralis*, высотой до 15 мм. У бедра *S. camelus* в нижней половине длины кости к *linea anterior lateralis* со стороны передней поверхности кости прилегают короткие, длиной 5–20 мм тоненькие ребрышки, поставленные длинной осью под углом около 45° к *linea anterior lateralis* и направленные вверх и медиально. У бедра дманисского страуса таких косых ребрышек нет. Нет их и у бедра нанду. У *S. camelus* длинная ось *trochlea patellaris medialis* почти параллельна с длинной осью всей кости, у дманисского страуса длинная ось *trochlea patellaris medialis* наклонена к длинной оси кости под углом около 15° (вершина угла кверху кости). У нанду наклон оси еще больше (до 40°). У *S. camelus* (ПИН) *trochlea patellaris medialis* кажется более сильной, чем у дманисского страуса. Так, индекс отношения ее длины (по вертикали) к длине *trochlea patellaris lateralis* у дманисского страуса равен ок. 50, у *S. camelus* (ПИН) – 53,6. *Trochlea patellaris lateralis* наоборот, кажется более сильным у дманисского страуса, чем у *S. camelus*. При почти одинаковой высоте (127 мм у дманисского и 125 – у *S. camelus*) наибольшая толщина (ширина) у дманисского страуса равна 34 мм, у *S. camelus* – 22 мм. Таким образом, индекс относительной толщины к высоте *t.p. lateralis* у дманисского страуса равен 26,8, у *S. camelus* (ПИН) – 17,4. Внизу под *trochlea patellaris lateralis* находится ямка (*fossa tendinea*). У дманисского страуса она более узкая (спереди-назад) – 12 мм, более широкая (поперечно кости) – ок. 28 мм, более глубокая, чем у *S. camelus* (ПИН) (24 мм и 12 мм). Малый трохантер (*trochanter minor*) у дманисского страуса в верхней части не сохранился. Его приблизительная длина ок. 55 мм, наибольшая ширина – 17 мм. У *S. camelus* соответственно 46 мм + 12 мм. Длинная ось малого трохантера у дманисского страуса почти параллельна длинной оси кости (чуть медио-проксимально), у *S. camelus* длинная ось малого трохантера направлена медиально-проксимально под углом около 30°. У дманисского страуса малый трохантер полностью лежит на *linea aspera*, тогда как у *S. camelus*, в связи с наклоном его длинной оси проксимально-медиально, отклоняется от *l. aspera* медиально. У дманисского страуса отстояние верхнего края малого трохантера от верхней границы кости около 72 мм, у *S. camelus* (Баку, ЕИМ) – около 65 мм, у *S. camelus* (ПИН) – 55 мм. Книзу от малого трохантера, на границе медиальной и задней поверхностей кости простирается *linea aspera*, которая у дманисского страуса на расстоянии 52 мм. У *S. camelus* (ПИН) *linea aspera* продолжается вниз четко на протяжении 50 мм, затем в виде нечеткой линии прослеживается дистально-латерально и заканчивается на верхнем конце гребня *condylus fibularis*. Другая ветвь *linea aspera* у *S. camelus* (ПИН) с перерывами выходит на верхний конец *condylus medialis*. У нанду *linea aspera* от нижнего конца малого трохантера, спускаясь вниз, также достигает верхнего края *condylus medialis*. У дманисского страуса *l. aspera* выше малого трохантера переходит на латеральную поверхность кости, образуя пологую дугу, выпуклую кверху и в виде нечеткой линии, пересекая всю латеральную поверхность

кости, и заканчивается у нижнего основания гребня большого трохантера. Медиальная передняя линия (*linea anterior medialis*) хорошо выражена у бедра *S. camelus* (ПИН) и совсем неотчетливая у бедра дманисского страуса. Линия вверху проходит горизонтально по переднему краю *facies trochanterica*, затем направляется по шейке дистально-медиально на расстоянии 15 мм от края головки, затем направляется круто вниз вдоль границы передней и медиальной поверхностей кости. У дманисского страуса она исчезает посредине передней поверхности кости в отдалении от вершины головки на 190 мм. У *S. camelus* (ПИН) описываемая передняя линия более четкая, наискось пересекает переднюю поверхность кости дистально-латерально, постепенно теряет четкость и заканчивается на вершине медиального блока *trochlea patellaris medialis*. У бедра нанду эта линия вообще обозначена весьма слабо. *Fossa poplitea* у дманисского страуса неправильно треугольной формы, весьма глубокая, суживающаяся до дна. Нижняя и латеральная стенки вертикальные, медиальная наклонная под углом около 45° . У *S. camelus* (ПИН) медиальный склон более крутой, чем у дманисского страуса. Диаметр *f. poplitea* у дманисского страуса - $48+40$ мм, у *S. camelus* (ПИН) - $36+32$ мм, у *S. camelus* (Баку, ЕИМ) - $25+24$ мм. Медиальный край *f. poplitea* у дманисского страуса утолщенный (12 мм), у *S. camelus* (ПИН) приостренный. Нижняя стенка *f. poplitea* у дманисского страуса шириной (толщиной) 19 мм, у *S. camelus* (ПИН) - 18 мм, т.е. у обеих костей почти одинакова. Участок задней поверхности кости латерально от *f. poplitea* у дманисского страуса поперечно слабо выпуклый с постепенным круто-выпуклым переходом на латеральную поверхность кости. У *S. camelus* (ПИН) эта поверхность приближается к плоской с более крутым переходом на латеральную поверхность по *linea aspera*. Поверхность *sulcus fibularis* у дманисского страуса ровная, плоская, в ее верхней части, у *S. camelus* (ПИН) поперечно вогнутая. Кондилысы (*condylus internus*, *condylus externus*, *condylus fibularis*) у дманисского страуса были до захоронения кости обгрызаны, что лишает нас возможности рассмотреть их в деталях.

Отдельно проводим сравнения бедра дманисского страуса с бедром *Struthio oldowaji*, с которым дманисский вид обнаруживает наибольшее сходство.

Ископаемый *S. oldowaji* был описан Лоу в 1933г. по тазу из Танганьики. В первой монографии *Oldowaji Gorge...* (1967) помещены фотографии костей позвоночных, найденных при раскопках и в их числе фото правого бедра, тибия - тарсальной и тарзометатарсальной костей ископаемого страуса (табл. 96, 97). В тексте монографии в разделе "Aves" отмечено, что все кости птиц, найденные при раскопках, переданы для изучения специалисту. Для сопоставления бедра дманисского страуса с олдавайским *Struthio oldowaji* мы воспользовались упомянутой фотографией правого бедра, на которой изображено бедро с дорсальной стороны в 2/5 нат. размера. Сразу бросается в глаза большая стройность бедра *S. oldowaji* по сравнению с бедром дманисского страуса. Соответствующие измерения это подтверждают. Так, индекс относительной толщины (медио-латеральной) кости в наиболее узком месте у дманисского страуса равен ок. 20, у бедра *S. oldowaji* - ок. 16. Длина бедра дманисского страуса (по латеральному краю через *trochanter major*) равна ок. 380 мм, у *S. oldowaji* по тому же краю - около 400 мм (по фото). Бедро дманисского страуса по сравнению с бедром *S. oldowaji* несколько короче, но значительно массивнее и шире. Таким образом, бедро дманисского страуса (*Struthio dmanisensis*) является наиболее массивным среди всех ископаемых и современных страусов рода *Struthio* и к тому же одним из наиболее длинных (380 мм), уступая в длине лишь *S. oldowaji*, у которого эта длина достигает 400 мм. Длина бедра у *Struthio karatheodoris* = 360 мм, у

ископаемого *Struthio* sp. из Китая - 340 мм, у короткопалого страуса (*S. brachydactylus*) - 287-303 мм, современного страуса (*S. camelus*) - 279-313 мм. По индексу массивности дманисскому страусу уступают все современные и ископаемые страусы рода *Struthio*. Так, у *S. karatheodoris* индекс массивности I5,3, у *S. brachydactylus* - I2,5, у современного *S. camelus* - II,6-I5,4.

Замечания. За последнее время в палеоценовых и эоценовых отложениях Северной Америки и Западной Европы участились находки остатков скелета птиц, имеющих примитивное (десмогнатическое) строение неба и специфическую пористость плотной костной ткани, как у бескилевых птиц, но сохранивших на грудной кости киль, характерный для летающих пернатых. Исключительный интерес представляет в этом отношении палеостраус (*Palaeostruthio sternatus* Bur.) из эоценовой гиппарионовой фауны сел. Гребеники (Украина), у которого обнаружены явные остатки киля (Бурчак-Абрамович, 1939, 1953). Если килеобразное образование на грудной кости палеострауса не аномалия или результат болезненного изменения грудины, а рудимент киля, то тогда логично допустить, что возможно, палеостраус и был лишен способности летать (плечевой пояс не известен), но его предки, у которых киль, надо полагать, был развит нормально, могли летать.

В статье "Когда страусы разучились летать", опубликованной в журнале "Природа" (1988, № 8, с. 113), дается ссылка на работу американского ученого Коуда (P. Koude), приводившего в качестве примера эоценовую "древнюю птицу" *Palaotia* из ФРГ, у которой на грудине сохранился киль, но способность летать уже была утрачена.

Следует отметить, что мы (Н.И. Бурчак-Абрамович) являемся сторонником "летающих предков" бескилевых птиц, в частности представителей рода *Struthio* и наши соображения изложены в предыдущих работах (Бурчак-Абрамович, 1939, 1953).

I	Femur		<i>Struthio dmanisensis</i> sp. nov. Дманиси	<i>S. camelus</i> Баку	<i>S. camelus</i> ПИИ АН СССР	Баку, БИМ	<i>Rhea americana</i> Гойлиси	<i>R. americana</i> Гойлиси	<i>Struthio oldowayi</i>
	Наименование промеров. Измерения в мм	2							
1.	Наибольшая длина кости через trochanter major	380	ок. 380	ок. 310	ок. 304	ок. 223	222	163	ок. 400
2.	Наибольшая длина кости через головку бедра	360	ок. 360	ок. 280	260	198	222,5	146	
3.	Общая длина бедра	400	ок. 400	ок. 330	296	ок. 223	221,5	163	
4.	Наименьшая длина диафиза	76	76	51	42	29	29	20,2	ок. 65
5.	Наименьшая толщина диафиза (спереди-назад)	54	54	35	33	25,5	34	16,1	
6.	Наибольшая ширина бедра через верхний эпифиз с головкой	120	ок. 120	ок. 92	103	ок. 60	ок. 67	42,6	ок. 137,5
7.	Наибольшая ширина нижнего эпифиза через оба кондилуса	125	125	112	95	67	73,2	46,2	ок. 135
8.	Наибольший передне-задний диаметр верхнего эпифиза через большой трохантер	-	-	-	-	-	-	38	

I	2	3	4	5	6	7	8	9
9.	Наибольший передне-задний диаметр эпифиза через латеральный кондиллюс	120	103	80	67	65	ок. 33	
10.	Наибольший передне-задний диаметр через condylus fibularis	98	76	81	60	71	-	
11.	Передне-задний диаметр головки	63	-	45	23,5	28	17,4	
12.	Поперечный (медио-латеральный) диаметр головки бедра	55	-	51	-	30	17,8	
13.	Вертикальный диаметр головки	62	-	43	29,5	28	18	
14.	Длина (медио-латерально) + ширина (дорсо-плантарно) + глубина fovea capitis femoralis	25 23 14		26 15 10	9 10			
15.	Передне-задняя ширина шейки бедра	53	ок. 37	39	23,2	28	15	
16.	Длина (спереди-назад) + ширина (мед.-лат.) верхней площадки большого трохантера	ок. 105 43	82 34	53 33	25 23	62 25	37 17	
17.	Ширина (медио-латерально) шейки бедра	ок. 25	ок. 15	ок. 18	12	10	ок. 9	
18.	Наименьший обхват диафиза бедра рулеткой	220	156		95	95		
19.	Длина сверху вниз переднего края большого трохантера	112	90	75	66	60	ок. 32	
20.	Ширина fovea patellaris	34	18	ок. 22	23	27	21	
21.	Глубина f. patellaris над латеральным блоком	25	30	ок. 23	25	20	ок. 13	
22.	Наибольшая ширина латерального кондиллюса спереди	31	23		22	21		
23.	Наибольшая ширина медиального кондиллюса спереди	23 деф.	24		19	18		
24.	Длина (спереди-назад) sulcus antercōndyloides	49	-		37	31		
25.	Ширина участка кости между латеральным краем fossa poplitea и латеральным краем диафиза задней поверхности кости	50	34	32	15	22	14	
26.	Передне-задний диаметр бедра через condylus lateralis	120	93	105	-	70		
27.	То же, через condylus medialis	110	-	88	-	96		
28.	То же, через condylus fibularis	95	-	90	-	60	27	
	Индексы:							
	1. относительной массивности бедра (4:3)	20	15,4	-	-	-	-	ок. 16
	2. относительной толщины (спереди-назад) бедра на уровне наименьшей ширины диафиза (5:4)	72	68,6					
	3. относительной ширины fovea patellaris	44,7		30,5		53		

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. 1915. Фауна позвоночных д.Ново-Елизаветовки. Зап.Одесского университета.
- Бажанов В.С. 1961. Верхнекайнозойские страусы из пределов Тянь-Шаня. Материалы по наземным позвоночным Казахстана. Труды Института зоологии АН Каз.ССР, т.ХУ, Алма-Ата, с.5-12.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1939. Новые данные о третичных страусах на Украине. Природа, № 5, с.94-97.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1949. Ископаемый страус (*Struthio brachyactylus* sp. nov.) из мезотических отложений с.Гребеников на юге Украины. ДАН СССР, т.67, № 1, с.141-144.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1952. Находка скорлупы яиц ископаемого страуса (*Struthio* sp.) в Азербайджане. Изв.АН Аз.ССР, № 11, с.39-47.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1953. Ископаемые страусы Кавказа и юга Украины. Труды ЕИМ АН Аз.ССР, вып.УП, с.1-206.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1955. Ископаемые страусы Кавказа и юга Украины. Автореферат докт.дисс. Тбилиси, Университет, с.1-30.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1958. Третичные птицы СССР. Уч.Зап.Азерб.Гос.университета биол.серия, № 1, Баку.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1961. Материалы к изучению ископаемых страусов Старого Света. Статья I. *Vertebrata palasiatica*, № 3, p.299-310.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1966. К вопросу о причинах вымирания некоторых представителей бескилевых птиц в прошлом и в настоящем. "Общие вопросы эволюционной палеобиологии", № 2. Тбилиси, Мецниереба, с.30-48.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1967. К изучению прогрессивных путей эволюции в классе птиц. "Общие вопросы эволюционной палеобиологии", III, Тбилиси, Мецниереба, с.100-125.
- Бурчак-Абрамович Н.И. 1978. История развития орнитофауны Грузии и прилегающих местностей (третичный период). Известия АН ГССР. Серия биол., т.4, № 6. Тбилиси, Мецниереба, с.529-535.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К. 1981. Ископаемая дрофа-бегунья в акчагыле Восточной Грузии. Изв.АН ГССР, серия биол., т.7, № 1, Тбилиси, с.53-59.
- Бурчак-Абрамович Н.И., Конькова Н.И. 1967. Находки ископаемых страусов в МССР и других пунктах СССР. "Палеонтология, геология и полезные ископаемые Молдавии", вып.2. "Палеонтология и стратиграфия", Изд. АН МССР, Кишинев, с.146-156.
- Векуа А.К. 1969. Квабобская фауна акчагыльских позвоночных. Автореферат докт.дисс. Тбилиси, Мецниереба, с.1-28.
- Верещагин Н.К., Иванъев Л.Н., Кузнецов М.Ф. 1960. К истории фауны млекопитающих и стратиграфия кайнозойских отложений Западного Забайкалья. Труды Бурятского комплексного НИИ. Вып.2. Серия геолого-географ., Улан-Удэ, с.51-66.
- Воинственский М.А. 1960. Птицы степной полосы Европейской части СССР. Изв. АН УССР, Киев, с.1-232.
- Воинственский М.А. 1967. Ископаемая орнитофауна Украины. "Природная обстановка и фауна прошлого", 3, Киев, "Наукова думка", с.2-76.
- Гаджиев Д.В. 1958. Новая находка скорлупы яиц ископаемого страуса в Азербайджане. ДАН Аз.ССР, № 9, с.697-700.
- Гайдученко Л.Л. 1976. Новые данные о страусе из местонахождения "Гусиний перелет". "Геология и геофизика", № 2, Новосибирск, с.149-150.

- Грицай Т.Г. 1938. Палеонтологические раскопки в карстовых пещерах одесских катакомб. Вестник АН УССР, № 4.
- Громов В.И. 1937. Новые данные о четвертичных и верхнетретичных млекопитающих Северного Кавказа. Тр. секции Международной ассоциации по изучению четвертичного периода, т. I, с. 32-45.
- Громов В.И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР. Труды ин-та геологии АН СССР, М., с. I-52I.
- Карташев Н.Н. 1974. Систематика птиц. "Высшая школа", М., с. I-368.
- Когда страусы разучились летать. 1988. Природа, № 8, с. I13.
- Курочкин Е.Н., Дунгу А.Н. 1970. Новый страус из среднего сармата Молдавии. Палеонтологический журнал, № I, с. I18-I26.
- Курочкин Е.Н. 1971. Основные вопросы изучения ископаемых птиц. Зоология позвоночных. Вопросы орнитологии. Итоги науки. ВИНТИ, с. I16-I51.
- Курочкин Е.Н. 1985. Птицы центральной Азии в плиоцене. Совместная советско-монгольская палеонтологическая экспедиция. Труды, вып. 26, с. I-I20.
- Пидопличко И.Г. 1951. О ледниковом периоде. П. Киев, Изд. АН УССР, с. I-264. О страусах, с. I95-I98.
- Пидопличко И.Г. 1956. Материалы вивчення минулих фаун УРСР. Випуск 2. Киев, Вид. АН УРСР, с. 97.
- Пржемыский К. 1914. Фауна позвоночных мезотических слоев из окрестностей г. Одессы. Зап. Вост. о-ва естествоиспытателей. т. 39, с. I-52.
- Рошин А.Д. 1962. Находки яиц ископаемых страусов на юге Украины, Тр. Одесск. университета. Серия геолого-геогрф. т. I52, вып. 8. Одесса, с. 26-30.
- Сосновский Г.П. 1932. Следы пребывания палеолитического человека в Забайкалье. Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода, т. II.
- Третьяков Д.К. 1941. Третичная фауна Одесских катакомб. "Советская наука", № 4, с. 92-106.
- Тугаринов А.Я. 1930. Ископаемый страус в Забайкалье. ДАН СССР, № 23 (на нем. языке).
- Тугаринов А.Я. 1935. Новые данные для плиоценовой орнитофауны Сибири. Тр. палеозоолог. ин-та АН СССР, т. 4, М., с. 79-89.
- Янькова В.С. 1959. Палеонтологические находки из Ливенцовского песчаного карьера. Изв. Рост. обл. музея краеведения № I (3). Ростов-на Дону, с. 41-49.
- Andersson J.G. 1923. Essai on the Cenozoic of Northern China on the occurrence of fossil Struthionidae in China. Mem. of the geol. Survej of China, ser. A, n. 3, p. 53-77.
- Andrews C.W. 1925. Note of some Fragments of the fossil Egg shell of a large Struthious birds from Southern Algeria with some remains on some pieces of the egg-shell of an Ostrich from Northern India. Verhandl. der V Intern. Ornithol. Kongress in Berlin. Berlin, p. 169-170.
- Branät A. 1873. Über ein grosses Vogelrei aus Umgagend von Cherson. Bull. de l'Acad. Imper. des sc. t. 19, p. 158-161.
- Brodkorb P. 1963. Catalogue of fossil Birds. Part I (Archeopterygiformes through Adeiformes). Bull. of the Florida State Museum Biol. sc., vol. 7, n. 4, p. 179-293.
- Burchak-Abramovich N.I., Vekua A.K. 1971. The fossil Ostrich from the Akchagil Layers of Georgia. Acta Zoologica cracoviensia, t. XVI, n. I, p. 1-28.

- Davies W. 1980. On some fossil Bird remains from the Siwalik Hills in British Museum. *Geol.Mag.*, nov.ser., dec.2, vol.7, n.I, p.18-27.
- Eastman C.R. 1898. On remain of *Struthiolithus chersonensis* from North China. *Bull.Mus.of Comparative Zoology. Haverd College*, vol.XXXII, n.7.
- Falconer H. 1868. *Fauna antiqua sivalensis*. *Paleont. Mem. and Notes*, vol.I, p.544.
- Forsyth Major C.J. 1888. Sur un gisement d'ile de Samos cemporains de l'age de Pikermi. *C.R.Webed de seances de l'Acad. de Paris*, p.1178-1184.
- Kretzoi M. 1954. Ostrich and remains from the Central Danube Ban. *Acta geologica*, t.II, f.3-4, p.231-242.
- Lambrecht K. 1933. *Handbuch der Palaeornitologie*. Berlin.
- Lowe P. 1931. Struthious Remains from Northern Chine and Mongolia with descriptions of *Struthio wimani*, *Struthio anderssoni* and *Struthio mongolicus* sp.nov. *Palaeontologia Sinica*, ser.C,2.
- Lowe P. 1933. On some Struthious Remains. I. Description of some pelvi remains of a large fossil Ostrich *Struthio oldowaji* sp.nov. from the Lower Pleistocene of Oldowaji (Tanganica territory) *Ibis*, London, ser.13, 4, p.652-658.
- Lydekker R. 1884. Siwalic birds. *Palaeontologia indica*, ser.X, vol3, p.139-140.
- Martin Rudolf. 1903. Note on some Remains *Struthio karatheodori* Maj. of the Island of Samos. *Proc.Zool.Soc. London*, VI, p.203-212.
- Mequenem R. 1908. Contribution a l'etude du gigem des vertebres de Naragha et de environs. *Ann.d'Histoire Nat. Paris. Paleontologie*.
- Milne-Edwards. 1867-1871. *Recherches anatomiques et paleontologiques pour servi a l'Histoire de oiseaux de la France*. t.I, Paris.
- Oldowai Gorge. 1951-1961. Vol.I. A preliminary report on the geology and fauna by L.S.B. Leakey. Cambridge. At the University.Press. 1967, p.1-109.
- Schönwetter M. 1960. *Hondbuch der Vologie sieferung I*. *Academie Verlag. Berlin*, p.1-64.
- Teilhard de Chardin. 1926. *Fossil Man in China and Mongolia*. *Nat.Hist. N.V. XXVI*, p.238-245.

СОДЕРЖАНИЕ

Рухадзе Л.П. Семенные флоры из голоценовых отложений Абхазии	3
Чочиева К.И. Семейство <i>Taxodiaceae</i> из геологической истории	17
Аваков Г.С. Некоторые вопросы изучения семейства буковых (<i>Fagaceae</i>) в ископаемых флорах	27
Челидзе Л.Т. Систематический состав и экологические особенности мэотической флоры Абхазии	32
Квавадзе Э.В. О возможности распознавания перестроенной пыльцы в голоценовых отложениях (на примере Кавказа)	39
Мчедlishvili Н.Ш., Шатилова И.И. К истории рода <i>Tsuga Carr.</i>	51
Майсурадзе Л.С. К вопросу о происхождении мэотических фораминифер Черноморско-Каспийской области	70
Тактакишвили И.Г. Существовал ли Закавказский пролив в плиоценовую эпоху?	79
Казахашвили Ж.Р. Краткая история развития и некоторые черты экогенеза моллюсков позднепалеогеновых морей Грузии	93
Векуа М.Л. Систематическое значение полового диморфизма некоторых групп остракод	101
Бадзошвили Ц.И. К систематике мэотических рессоид	108
Ломанадзе Т.А., Шарикадзе М.З., Кванталиани И.В. О механизме перемещения мягкого тела аммонитов в жилой камере	122
Жгенти Е.М. О филогении и систематике караганских представителей семейства <i>Rissoidae</i>	132
Бендукидзе О.Г., Бурчак-Абрамович Н.О. Ископаемые бобры из миоценовых отложений Восточной Грузии	145
Бурчак Д.Н. Особенности строения мозга некоторых ископаемых олений	152
Амиранашвили Н.Г., Гутиева Н.В., Чхиквадзе В.М. Новые данные о герпетофауне палеолита Грузии	159
Габелая Ц.Д. К изучению ихтиофауны позднего палеогена Закав- казья	166
Бурчак-Абрамович Н.И., Векуа А.К. Ископаемый страус из плейстоцена Дманиси (Восточная Грузия)	173

Напечатано по постановлению Научно-издательского
совета Академии наук Грузинской ССР

ИБ 4397

Редактор издательства	Л.К. К о б и д з е
Худож.редактор	И.А. С и х а р у л и д з е
Техредактор	Н.А. Ш о в н а д з е

Сдано в производство 25.12.89 ; Подписано к печати 15.12.89 ;
Формат бумаги 70X108¹/16; Бумага офсетная; Печать офсетная;
усл. печ. л. 16.45; Уч.-изд. л. 14.24;

УЭ 01761 ;

Тираж 500;

Заказ 484 ;

Цена 2 руб. 90 коп.

გამომცემლობა „მეცნიერება“, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ. 19
Издательство «Мецниереба», Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

საქართველოს მეცნ. აკადემიის სტამბა, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ. 19
Типография АН Грузии, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

საქართველოს მთავრობის განკარგულებაში

განთავსებულია

5582