

Н. Р. ДЖИКИЯ

**И**СТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ  
МОЛЛЮСКОВОЙ ФАУНЫ  
АКЧАГЫЛА ВОСТОЧНОЙ ГРУЗИИ

«МЕЦНИЕРЕБА»  
1977

Н. Р. ДЖИКИЯ

564

2222

**ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ  
МОЛЛЮСКОВОЙ ФАУНЫ АКЧАГЫЛА  
ВОСТОЧНОЙ ГРУЗИИ**

«МЕЦНИЕРЕБА»

ТБИЛИСИ

1976



591.5 (с 41)  
591.9 (47.922)  
D 413

Монография посвящена палеобиологическому изучению акчагыльских моллюсков Восточной Грузии. В работе рассматриваются вопросы филогенетического развития и экогенеза некоторых акчагыльских моллюсков. Особое внимание уделяется роли изменчивости и естественного отбора в развитии мактрид и кардий акчагыла.

Опровергается мнение, высказанное некоторыми исследователями о преемственной связи между акчагыльской и сарматской фаунами. Внешнее сходство, существующее между ними, объясняется явлением гомеоморфии.

Происхождение акчагыльской морской моллюсковой фауны объясняется проникновением в бассейн некоторых представителей морских форм в начале акчагыла, при затрудненном соединении Черноморско-Каспийского бассейна с открытым морем.

Приводятся также описания новых и малоизвестных форм акчагыльских моллюсков Восточной Грузии.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В последнее время в акчагыльских отложениях Туркмении и Азербайджана открыты крупные залежи нефти и газа. В связи с этим познание органического мира акчагыла и детальное стратиграфическое расчленение отложений акчагыльского яруса Восточной Грузии имеют большое практическое значение. Кроме того, на акчагыльском материале можно разрабатывать некоторые принципиальные вопросы эволюционной теории и палеобиологического метода в геологии.

Предлагаемая работа представляет попытку палеобиологического изучения акчагыльских моллюсков. Мы поставили перед собой задачу проследить историю развития акчагыльской донной моллюсковой фауны, высказать мнение о ее происхождении и филогенетическом развитии некоторых видов авимактр, а также выяснить биономические особенности акчагыльского бассейна и вопросы внутривидовой изменчивости отдельных групп изученных моллюсков.

В работе дается описание нескольких новых видов и подвидов. Для некоторых видов моллюсков прослежена внутривидовая изменчивость. Значительная внутривидовая изменчивость, которая присуща многим акчагыльским кардидам и авимактрам, во многих случаях носит определенный, направленный характер.

На основании экологического изучения моллюсковой фауны акчагыла мы делаем попытку расшифровки биономических условий акчагыльского бассейна.

Материалом для данной работы послужили преимущественно личные наблюдения и послонные сборы ископаемых моллюсков, проведенные автором во время полевых работ (1962—1972) в Восточной Грузии. Использована также кол-



лекция Л. Ш. Давиташвили. Кроме того, автор имел возможность ознакомиться с коллекциями К. А. Али-Заде, хранящимися в Баку в Институте АзНефти, с коллекциями А. А. Али-Заде, хранящимися в Баку в АзНИПИ нефть и в Музее земледования при Московском Гос. университете.

Коллекция описанных и изображенных моллюсков хранится в Институте палеобиологии АН ГССР.

Фотографии выполнены в фотолаборатории Института палеобиологии АН ГССР М. А. Цквитинидзе. В работе приводимые остракоды определены Ф. М. Аревадзе, М. Л. Векуа, фораминиферы — О. И. Джанелидзе, листовые отпечатки — Ж. Ш. Долидзе и млекопитающие — А. К. Векуа. Автор считает своим приятным долгом выразить сердечную благодарность всем этим лицам.

В процессе работы автор пользовался постоянной помощью и советами Л. Ш. Давиташвили, которому приносит глубокую благодарность.

Работа выполнена в Институте палеобиологии Академии наук Грузинской ССР под руководством доктора геолого-минералогических наук Г. А. Квалиашвили, которому автор выражает сердечную благодарность.

## ГЛАВА I

### КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ АКЧАГЫЛЬСКОГО ЯРУСА

Акчагыльские отложения в 1887 г. были установлены Н. И. Андрусовым (1889) на Красноводском плато в районе возвышенностей Ак-Чагыл. В этих образованиях Н. И. Андрусов обнаружил фауну моллюсков, имевшую в общем сарматский габитус, но не содержащую ни одного типичного сарматского вида. Установить первоначально возраст этих «карабугазских пластов» ему не удалось. Н. И. Андрусов высказал мнение, что обнаруженные им пласты или древнее сармата, или представляют особую фацию сарматского яруса, или же моложе последнего — соответствуют мэотическому ярусу.

Лишь в 1894 году, после вторичного посещения этой области, Н. И. Андрусов впервые высказал определенное мнение о принадлежности этих слоев со своеобразной моллюсковой фауной к мэотическому ярусу, назвав их акчагыльскими пластами.

В последующих работах (1902, 1904, 1906, 1909) Н. И. Андрусов описал новые выходы акчагыльских пластов, отметил широкое распространение этих отложений и еще раз подтвердил их принадлежность к мэотическому ярусу.

Позднее (1912), ознакомившись с фауной, собранной П. Е. Воларовичем в Бинагадинском районе в пресноводной толще и совершив поездку в Шемахинский район, Н. И. Андрусов пришел к выводу, что акчагыльские пласты моложе понтического яруса и соответствуют киммерийским слоям Черноморской области.

В своей монографии «Апшеронский ярус» Н. И. Андру-

сов (1923) вновь указывает, что акчагыл несколько моложе киммерийского яруса. Здесь он предлагает схему сопоставления отложений акчагылского яруса Черноморского и Каспийского бассейнов.

Для объяснения вопроса о происхождении акчагылской моллюсковой фауны Н. И. Андрусов выдвинул две гипотезы.

По первой гипотезе, замкнутый бассейн, располагавшийся в Черноморско-Каспийской области, имел кратковременную связь с океаном, откуда происходила миграция некоторых форм, способных обитать в несколько неблагоприятных гидрологических условиях.

Согласно второй гипотезе, в обширном Черноморско-Каспийском бассейне находились особые участки — убежища, или «азили», в которых те или другие виды могли сохраниться, а затем оттуда снова распространиться при наступлении более благоприятных условий.

Н. И. Андрусов считал более приемлемым гипотезу «азилей» и предками акчагылских морских моллюсков считал сарматские формы. По мнению Н. И. Андрусова, предковая фауна жила где-то вне области распространения сарматского бассейна и в акчагылский век иммигрировала в область Закаспийского края и Каспийского моря. Однако он не смог назвать ту область, в пределах которой обитала исходная сарматская фауна. «Мы, — писал Н. И. Андрусов (1918, стр. 758—760), — ведь еще не проследили акчагыл на всем протяжении его. Мы не знаем ни восточного конца акчагылского бассейна, ни южного его предела, так как мы проследили последний до границ Ирана и не знаем, как далеко туда он простирается».

В 1927 г. слои с *Avimactra subcaspia* (Andrus.) были обнаружены Н. Б. Вассоевичем на азовском побережье Таманского п-ва, в песках мыса Пекла. В стратиграфической схеме, предложенной этим автором, акчагыл Каспийского бассейна сопоставляется с нижнекуяльницкими слоями Черноморского бассейна.

В отложениях среднего сармата Румынии (Унгени) Т. Васкутану (1929) наряду с сарматскими формами: *Mactra fragilis* Lask., *M. podolica* Eichw., *Cryptomactra pes-anseris* Andrus., *Cardium obsoletum* Eichw., *C. fittoni* d'Orb., были определены и



акчагыльские *M. subcaspia* Andrus., *M. cf. karabugasica* Andrus. Большое сходство акчагыльских и сарматских моллюсков ввело его в заблуждение и сарматскую *M. caspia* он описал, как *M. subcaspia*. Т. Васкаутану допускал возможность перерождения сарматской фауны в акчагыльскую в районе Унгени.

На Таманском полуострове, на берегу Кызылташского лимана И. М. Губкиным (1930) были найдены акчагыльские моллюски. В работе 1931 года акчагыль Каспийского бассейна им сопоставляется с верхней частью куюльницкого яруса. При рассмотрении вопроса о происхождении акчагыльской фауны И. М. Губкин придерживается гипотезы «азилей», и убежден, где происходило ее формирование, считает бассейн р. Сулак.

Изучением акчагыльских отложений Восточной Грузии в разные годы занимались Н. А. Кудрявцев (1930, 1932), А. В. Ульянов (1931, 1932), З. Л. Маймин (1932), Л. С. Петров (1932), Е. К. Вахания (1936), С. Г. Букия (1936).

В связи с открытием акчагыльских отложений на Тамани и в Крыму, А. Г. Эберзин (1931) отвергает гипотезу «азилей» и допускает миграцию акчагыльской фауны с запада.

В 1936 году на основании установления в разрезе по р. Сулак отложений мэотиса, трансгрессивно перекрывающихся акчагыльскими слоями, А. Г. Эберзин вновь отвергает гипотезу «азилей».

В своей более поздней работе А. Г. Эберзин (1940) считает возможным проникновение акчагыльских форм в Керченско-Таманский район с востока, из области Каспийского моря.

В статье А. Г. Эберзина и Ю. Г. Чельцова (1966) впервые излагаются результаты изучения замочного аппарата авикардиумов, имеющего большое значение для систематики акчагыльских кардиид. Авторы статьи справедливо отмечают, что замочная формула авикардиумов указывает «на далеко зашедший процесс редукции замка, связанный, по-видимому, с приспособлением авикардиумов к преимущественно глубоководному образу жизни» (там же, стр. 39).

Работа Н. Ю. Успенской (1931) посвящена акчагыль-

ским кардидам. Основой систематического подразделения акчагыльских кардиид Н. Ю. Успенская считает характер и украшения ребер. Изучая морфологические особенности этой группы, она, по нашему мнению, правильно констатирует отсутствие филогенетической связи между сарматскими и акчагыльскими кардидами.

Л. Ш. Давиташвили в одной из своих работ (1932a) *Cardium kumuchicum* Andrus., *C. sulacense* Andrus. и *C. vogdti* Andrus. считает разновидностями *Cardium dombra*.

В 1933 году Л. Ш. Давиташвили, рассматривая вопрос о происхождении акчагыльской моллюсковой фауны, отрицает ее преемственность от сарматской и считает гипотезу о переживании предков акчагыльских морских моллюсков в каких бы то ни было «убежищах» необоснованной.

Некоторые вопросы развития моллюсковой фауны акчагыла разбираются также и в более поздних работах Л. Ш. Давиташвили (1965, 1970).

Л. Ш. Давиташвили и Т. Г. Китовани (1964) предполагают, что верхний куяльник, гурийские слои и, возможно, чауда, соответствуют акчагылу.

Будучи сторонником гипотезы «азилей», В. В. Богачев (1932, стр. 15) считал, что акчагыльская фауна сформировалась от сарматской в реликтовом бассейне, расположенном в районе Туркестана, «в котором, как в «убежище», сохранились последние остатки древней (миоценовой, до-сарматской и сарматской) фауны».

С. А. Гатуев (1932) рассматривает гипотезу Н. И. Андрусова о переживании сарматской фауны в «азилях» и считает ее необоснованной. По его мнению, в период опреснения моря, морская фауна могла выжить в убежищах лишь в случае отсутствия притока пресных вод. Однако, без притока азийский бассейн должен был либо исчезнуть, высохнуть, либо, при условиях, сходных с современным Карабугазом, сильно осолониться. Следовательно, в обоих случаях, фауна в убежищах вымерла бы. С. А. Гатуев склонен объяснить происхождение акчагыльской фауны путем кратковременного соединения этого бассейна с океаном, указанным ранее Н. И. Андрусовым.

Большое внимание уделяет в своих работах акчагыльскому ярусу С. А. Ковалевский (1933, 1951). Он предлагает новую гипотезу о происхождении акчагыльской фауны, считая синхронными бореальную и акчагыльскую трансгрессии. С. А. Ковалевский отстаивает мысль о проникновении акчагыльской фауны в Каспийский бассейн с севера, со стороны Ледовитого океана. Он справедливо отвергает гипотезу «азилей» и указывает, что только вторжением в бассейн Каспия океанических вод можно объяснить превращение сравнительно небольшого опресненного балаханского моря в колоссальный акчагыльский бассейн. Никакие «азили», кроме океана, не могли бы дать Каспию необходимые для «акчагыльской трансгрессии» массы осолоненной воды.

На основании детального изучения *Cardium rusticum* L. и *C. edule* L., С. А. Ковалевский (1967) предполагает проникновение этих двух видов в акчагыльский бассейн только с севера и, при том, одновременно из двух морей: Балтийского и Баренцова. По мнению этого исследователя, именно эвригалинный *Cardium rusticum* является предком акчагыльского *Cardium dombra* Andrus.

Вопрос о происхождении акчагыльской фауны рассмотрен А. Д. Архангельским (1934), который, на основании анализа акчагыльской фауны, высказал мнение о проникновении акчагыльских морских форм из океана и даже наметил возможный путь их миграции с юго-востока, из области Персидского залива.

Флора акчагыльского яруса Восточной Грузии изучена И. В. Палибиным, Т. С. Цыриной (1934) и Ж. Ш. Долидзе (1968).

Е. М. Дапквашвили (1948), на основании анализа акчагыльской остракодовой фауны, дает микрофаунистическую характеристику акчагыльских отложений Южной Кахетии, расчлняя их на несколько горизонтов.

Б. П. Жижченко (1948) касается вопроса о происхождении акчагыльской фауны и придерживается гипотезы «азилей». Однако, в работе 1964 года он высказывает некоторое сомнение в том, что «период времени от среднего или даже вернее нижнего сармата до акчагыла очень велик, и трудно



представить себе, чтобы за этот период в относительно как будто бы небольшом туркменском водоеме сарматского типа фауна прожила столь длительное время, сравнительно мало изменив свой общий облик» (стр. 37).

Рассматривая стратиграфическое положение акчагыльского яруса, Б. П. Жижченко (1968) в своей унифицированной схеме предлагает проводить границу между плиоценом и плейстоценом в Каспийской области по подошве акчагыльских слоев, включая в состав акчагыла и верхнюю, большую часть продуктивной толщи Азербайджана.

Монография В. П. Колесникова (1950) посвящена акчагыльским и апшеронским моллюскам. В этой работе им выделены: из рода *Potamides* — новый подрод *Inderia*, из рода *Clessiniola* — подрод *Sumbaria*, из рода *Micromelania* — новый подрод *Eldaria*. Явное отличие акчагыльских мактр от типичных представителей этого рода, побудило В. П. Колесникова отнести их к новому роду *Avimactra*.

Среди акчагыльских кардинд В. П. Колесников выделяет две группы. К первой группе он относит виды, близко стоящие к *Cardium dombra* Andrus., а к другой — тонкостенные формы; последние настолько своеобразны, что автор считает нужным сгруппировать их в подрод — *Avicardium*.

В этой монографии В. П. Колесников придерживается первой гипотезы Н. И. Андрусова, согласно которой Черноморско-Каспийский бассейн в начале акчагыльского времени имел кратковременную связь с океаном.

В. П. Колесников (1940 в, стр. 452) полностью разделяет мнение Н. И. Андрусова о том, что в начале акчагыльского века произошла большая трансгрессия, связанная с обширным меридиональным опусканием. В Каспийской области эти опускания имели место во второй половине понтического века и, особенно, в балаханское время. Эта обширная пред-акчагыльская депрессия соединилась с соленым или солоноватым морем, заселенным фауной, чуждой южно-русскому неогену.

Единственным возможным путем проникновения морской фауны в акчагыльский бассейн В. П. Колесников считает юго-восток, область Персидского залива и отрицает филоге-

нетическую связь между фаунами сармата и акчагыла. На основании сравнительного изучения отдельных форм, В. П. Колесников справедливо указывает на чисто внешний характер сходства, наблюдающегося между сарматскими и акчагыльскими моллюсками.

В 1954 году выходит в свет монография К. А. Али-Заде, посвященная акчагыльскому ярусу. В книге разбираются вопросы, касающиеся акчагыльской трансгрессии, происхождения акчагыльской фауны и ее развития, взаимоотношения акчагыльской толщи с подстилающими и перекрывающими толщами и др. Автором детально рассмотрены отложения акчагыльского яруса южной полосы СССР и Северного Ирана. К. А. Али-Заде описывает много новых видов и к известным родам акчагыльской моллюсковой фауны добавляет *Apodonta* и *Melania*. Относительно происхождения акчагыльской морской моллюсковой фауны К. А. Али-Заде придерживается гипотезы, согласно которой она проникла в акчагыльский бассейн из океана. Он считает, что возможный путь миграции фауны в акчагыльский бассейн северный — со стороны Ледовитого океана. В стратиграфической шкале неогеновых отложений, основываясь на геотектонической характеристике области Каспия, границу между плиоценом и четвертичным периодом К. А. Али-Заде проводит «либо в подошве мэотиса, либо в подошве акчагыла или несколько ниже» (1954, стр. 20).

В последнее время в своих ценных монографиях об акчагыле Туркменистана А. А. Али-Заде (1961, 1967) упорно высказывается в пользу гипотезы «азилей» и предками акчагыльских моллюсков считает сарматские формы, предполагая, что убежищем для них (сарматских моллюсков) мог быть Арало-Каракумский реликтовый бассейн. Филогенетическую связь между акчагыльскими и сарматскими моллюсками А. А. Али-Заде (1967) доказывает тем, что некоторых авмактр акчагыла он относит к роду *Cryptomactra*, который, как известно, считается характерным для среднего сармата, а некоторых акчагыльских кардиид причисляет к подроду *Replidaspa*, который до этого времени был найден только в сарматских отложениях Дакийской области.

В результате многолетнего изучения микрофауны акчагыльского яруса Азербайджана З. К. Кадырова (1956, 1959, 1960, 1964, 1967) расчленяет его на три подъяруса. Нижний акчагыл выделяется в пределах Азербайджана повсеместно и охарактеризован фораминиферами и остракодами, при этом в раннеакчагыльской толще фораминиферы встречаются в большем количестве, чем остракоды. Отложения среднего акчагыла обнаружены только в Кировобадском районе и содержат очень скудную микрофауну. Образования верхнего акчагыла установлены также повсеместно и содержат богатую фауну остракод, но фораминиферы в них встречаются спорадически.

Появление фораминифер из родов *Bolivina*, *Cassidulina*, *Discorbis*, *Elphidium* и др. в акчагыльском бассейне, Г. И. Кармишина (1962), связывает с миграцией их извне, вероятнее всего со стороны Средиземноморской области. По мнению автора, эти фораминиферы, появившиеся после сарматского века вновь только в акчагыле, не могли существовать в условиях реликтового внутриконтинентального водоема в течение столь длительного времени (верхний сармат — средний плиоцен).

Ю. Г. Чельцов (1964), указывая на необычайно большое внешнее сходство акчагыльских мактрид и кардиид с такими сармата, объясняет это явление конвергенцией. Кроме того, большое сходство некоторых морфологических признаков он обнаруживает между акчагыльским видом *Avicardium alexinum* Tschel. и среднесарматским *Cardium barboti* R. Hoeg. В связи с этим Ю. Г. Чельцов вполне справедливо считает, что сходство признаков у представителей одного и того же семейства в бассейнах различных времен вызвано явлением гомеоморфии.

В статье Ю. Г. Чельцова (1968) дается детальное исследование межвидовых отношений у представителей кардиид и мактрид, происходящих в основном из акчагыльских отложений Туркмении. По мнению автора, развитие акчагыльских кардиид и мактрид — яркий пример возникновения своеобразной солоноватоводной фауны двустворчатых моллюсков



из морских предков в условиях бассейна с пониженной соленостью.

Как показывает этот краткий обзор литературы, исследованию акчагыльского яруса и его фауны посвящены работы как стратиграфического, так и палеонтологического характера. Во многих из них освещаются также вопросы о происхождении и развитии моллюсковой фауны акчагыла. О происхождении акчагыльской моллюсковой фауны, как мы уже отмечали, существуют различные и часто противоречивые мнения. Нет также единого мнения о возрасте акчагыльских отложений. Их относят то к плиоцену, то к плейстоцену.

## ГЛАВА II

### ОБЗОР ОТЛОЖЕНИЙ АКЧАГЫЛЬСКОГО ЯРУСА ВОСТОЧНОЙ ГРУЗИИ

Отложения акчагыльского яруса в Южной Кахетии имеют широкое распространение. Они трансгрессивно залегают на породах ширакской свиты, которая датируется мэотисомпонтон. Акчагыльские пласты местами перекрываются фаунистически обоснованными отложениями апшерона. Слои акчагыльского яруса распространены в южной и юго-восточной частях района.

Морские акчагыльские отложения в исследуемом районе распространены до станции Вазиани. В. Е. Паховым (1934) они отмечаются также недалеко от станции Навтлуги.

В восточной части Кахетии, между реками Алазани и Курой, нижняя часть акчагыла представлена конгломератами, мощностью 170 м (Каладараси). Над ними лежат песчаники, пески и глины, которые содержат богатый комплекс акчагыльской моллюсковой фауны: *Avimactra subcaspi* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *A. aviculoides* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *C. novakovskii* Andrus., *Potamides* sp. и др. (Н. А. Кудрявцев, 1930).

Морские отложения акчагыла хорошо развиты также в районе Удабно и в бассейне р. Арали-дара, слагая крупную синклиналь Удабно и крылья разорванных антиклинальных складок

Тауратапа и Сатибе (Булейшвили Д. А., 1960). Здесь всюду в основании акчагыла расположены конголмераты, мощностью в несколько десятков метров, залегающие с угловым несогласием на размытой поверхности ширакской свиты. Над конгломератами залегают слонстые голубоватые и синевато-серые глины, пески, песчаники и конгломераты. В нижней части разреза встречаются прослойки вулканического пепла. В данной местности мощность акчагыльских отложений 500-600 м. Эти осадки хорошо охарактеризованы морской моллюсковой фауной: *Cardium dombra* Andrus., *Avimactra subcaspi* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *Potamides* sp. и др.

Фаунистически охарактеризованные породы акчагыла наблюдаются в степи Тарибани—по ущелью Назарлеби. Здесь они несогласно залегают на ширакской толще и представлены песчаниками и глинами. Глинистые образования содержат моллюсковую фауну: *Avimactra subcaspi* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *A. parvula* (Alz.), *A. inostranzevi* (Andrus.), *A. nazarlebi* (Alz.), *Potamides sumbarensis* Koles., *P. caspius* Andrus., *P. eldaricus* Koles., *Melania rodensis costata* Alz., *Melania* sp., по видимому, среднеакчагыльского возраста.

По оврагу Эшмакис-хеви акчагыл представлен конгломератами мощностью 160 м. Над конгломератами залегают пачка серых мергелистых и песчанистых глин с фауной: *Cardium dombra* Andrus., *Cardium (Avicardium) nikitini* Andrus., *Avimactra subcaspi*, *Potamides* sp. и др. В ее верхней части встречаются три прослоя вулканического пепла. Мощность этой пачки 360 м. Выше залегают песчаники с прослоями глин и с несколькими пропластками конголмератов. Мощность 225 м (К.А.Али-Заде, 1954).

Аналогичная картина наблюдается несколько западнее разреза Эшмакис-хеви, по балке Милебис-хеви. Здесь акчагыл начинается толщей конгломератов, мощностью 140 м. Выше следуют желтовато-серые глины, в которых присутствуют редкие прослойки песчаников, галечников и глинистых песчаников. Над ними залегают голубовато-серые глины, содержащие моллюсковую фауну: *Avimactra subcaspi* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *C. pse-*

udoedule Andrus., *C. korschini* Andrus., *C. davidaschvillii* Koles., *C. ebersini* Koles., *C. naphtalanicum* Alz., *C. simkeviči* (Andrus.), *C. azerbajdjanicum* Alz., *Cardium* (*Avicardium*) *radiiferum* Andrus. Выше следует пачка, представленная глинами, глинистыми песчаниками, с пропластками вулканического пепла, и конгломератами. Общая мощность акчагыла 370 м.

В южной части района, по левобережью р. Иори, акчагыльские образования хорошо развиты на горе Квабеби. Здесь обнажаются базальные конгломераты, песчаники, песчаные глины, глины и глинистые песчаники, в которых помимо богатого комплекса среднеакчагыльских моллюсков, встречаются также фораминиферы, остракоды и богатейшая фауна млекопитающих. Общая мощность акчагыла здесь 500—600 м.

2222  
Восточнее низменности Чатма акчагыльские отложения несогласно залегают на ширакской толще. Они представлены темно-серыми, голубовато-серыми неслоистыми глинами, содержащими богатую фауну моллюсков: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. gedroitzi* Koles., *A. nazarlebi* (Alz.), *Cardium dombra* Andrus., *C. ebersini* Koles., *C. konjuschewskii* Alz., *C. pseudoedule* Andrus., *Cardium* (*Avicardium*) *kamischense* Usp., *C. (A.) radiiferum* Andrus., *C. (A.) nikitini* Andrus., *Potamides caspius* Andrus. Выше следуют серые глины с частыми тонкими пропластками гипса, рыхлые, мелкогалечные конгломераты и глины с прослоями песчаников, с включениями мелкой гальки, лишенные органических остатков.

#### РАЗРЕЗ КВАБЕБИ

По левому берегу р. Иори, у подножья горы Квабеби, совместно с А. К. Векуа, Ж. Ш. Долидзе и М. Л. Векуа нами составлен разрез. В этом разрезе на опрокинутых на юг слоях ширакской свиты снизу вверх залегают:

1. Конгломераты с редкими включениями мелких валунов. Валуну приурочены, в основном, к нижней — крупногалечной части. Наблюдаются редкие линзы глин и глинистых песчаников диаметром 0,1—0,15 м. .15,3м





2. Глины алевритовые, серые, местами желтоватого оттенка, с примесью песка и гравия, с линзовидными прослоями конгломерата и известковистой, алевритовой глины с гипсом. Из моллюсков встречаются: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *Clessiniola utvensis* (Andrus.), *Cl. intermedia* (Andrus.), *Clessiniola* sp. Остракоды представлены видами: *Cyprideis littoralis* (Brady), *C. punctillata* (Brady), *Loxococoncha eichwaldi* Livent. Из фораминифер встречаются только *Streblus beccarii* (Linné) . . . . . 2,9 м  
 Перерыв в обнажении . . . . . 1,5 м
3. Ракушечник с остатками *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *Clessiniola utvensis* (Andrus.), *Cl. intermedia* (Andrus.). Из остракод встречаются: *Cyprideis littoralis* (Brady), *C. punctillata* (Brady), *Loxococoncha eichwaldi* Livent., *Loxococoncha* sp., а из фораминифер — *Streblus beccarii* (Linné). . . 1,0 м
4. Чередование рыхлых комковатых алевритовых глин и песчанистых алевролитов. Здесь обнаружены: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *Clessiniola utvensis* (Andrus.), *Cl. intermedia* (Andrus.), *Cyprideis littoralis* (Brady), *C. punctillata* (Brady), *Loxococoncha eichwaldi* Livent., *Streblus beccarii* (Linné) . . . . . 1,5 м
5. Рыхлые алевритовые глины и песчанистые алевролиты, с многочисленными прожилками гипса и ожелезненными пропластками, придающими породе тонкослоистое строение. Здесь найдены: *Cyprideis littoralis* (Brady), *Loxococoncha eichwaldi* Livent., *Loxococoncha* sp., *Streblus beccarii* (Linné) и отпечатки листьев . . . . . 2,9 м  
 Перерыв в обнажении . . . . . 2,1 м
6. Плотный песчаник . . . . . 0,8 м
7. Песчанистые глины с прослоями желтовато-серых песчаников и жирных темновато-серых и светло-серых глин с остатками *Illicocypris gibba* Ramd., *Caspiolla* sp., *Cyprideis littoralis* (Brady), *Streblus beccarii* (Linné)...8,0 м

8. Песчаник рыхлый, с примесью гравия и с прослоем мелкого галечника . . . . . 3,0 м
9. Глины плотные, голубовато-серые, с обуглившимися растительными остатками. Из моллюсков встречаются *Avimactra* sp., *Helix* sp., а из остракод *Candona* sp., *Cyprideis* sp. . . . . 1,6 м
10. Глины голубовато-серые с прослоями рыхлых песчаников, с тонкими пропластками и прожилками сидерита . . . . . 1,6 м
11. Пласт рыхлого песчаника с одним прослоем голубовато-серой глины . . . . . 1,9 м
12. Глина алевритовая, голубовато-серая, с пропластками гипса и сидерита с фауной: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *C. dombra vogdti* Andrus., *Clessiniola* sp., *Candoniella* sp., *Cyprideis littoralis* (Brady), *Streblus beccarii* (Linné). . . . . 0,2 м
13. Глины алевритовые с налетами и пропластками сидерита . . . . . 8,8 м
14. Глины голубовато-серые, местами желтовато-бурые, с пропластками гипса и сидерита с фауной *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. schirvanica* (Andrus.), *A. miserabilis* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *Clessiniola intermedia* (Andrus.), *Candoniella* sp., *Cyprideis littoralis* (Brady), *Streblus beccarii* (Linné) . . . . . 3,2 м
15. Голубовато-серые известковистые песчаники, в которых обнаружены: *Cardium* sp., *Unio naphtalanicus* Alz., *Clessiniola utvensis* (Andrus.), *Eucypris* sp., *Cyprideis littoralis* (Brady), *Bolivina* sp., *Milliolina* sp., *Streblus beccarii* (Linné) . . . . . 2,0 м
16. Песчаники рыхлые, глинистые, с прожилками карбонатной глины с *Avimactra venjukovi* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *C. dombra vogdti* Andrus., *C. azerbaidjanicum* Alz., *Cardium* (*Avicardium*) *cucurtense* Andrus., *Potamides sumbarensis* Koles., *P. eldaricus* Koles., *Clessiniola* sp., *Cyprideis littoralis* (Brady), *Streblus beccarii* (Linné) . . . . . 3,0 м

17. Глины голубовато-серые с прослоями рыхлого глинистого алевролита и многочисленными тонкими пропластками сидерита . . . . . 20,7 м
18. Глины желтовато-бурые с многочисленными тонкими пропластками сидерита и прослоем рыхлого глинистого алевролита . . . . . 14,3 м
19. Гравелит крупнозернистый, коричневатобурый, с включениями мелких галек, переходящий выше в полимиктовый песчаник . . . . . 2,0 м
20. Глины голубовато-серые, местами содержащие песчано-алевритовый материал с налетами и пластинками сидерита. Встречаются *Avimacra* sp., *Cardium ebersini* Koles., *C. naphtalanicum* Alz., *Cyprideis littoralis* (Brady), *Streblus beccarii* (Linné) . . . . . 5,8 м
21. Песчаник мелкозернистый, буровато-серый, рыхлый, с многочисленными обломками раковин моллюсков . . . . . 0,6 м
22. Глины голубовато-серые с прослоями более темных и желтоватых глин с гипсом . . . . . 6,6 м
23. Глины голубовато-серые, с тонкими (2—3 см) пропластками рыхлого песчаника с гипсом. Встречаются; *Avimacra subcaspia* (Andrus.), *Cardium azerbaijanicum* Alz., *Cardium* sp., *Clessiniola* sp., *Cyprideis littoralis* (Brady), *Leptocythere gubkini* Livent., *Loxoconcha laevatula* Livent., *L. petasa* Livent., *Bolivina* sp., *Streblus beccarii* (Linné) . . . . . 2,5 м
24. Глины голубовато-серые с гипсом и пропластками сидерита . . . . . 9,6 м
25. Глины полосчатые, голубовато-серые, с примесью туфогенного материала (пепла), с одним прослоем (до 15 см) вулканического полосчатого пепла с фауной: *Avimacra* sp., *Cardium dombra* Andrus., *C. azerbaijanicum* Alz., *Cardium* sp., *Clessiniola* sp., *Unio naphtalanicus* Alz., *Cyprideis littoralis* (Brady), *Loxoconcha laevatula* Livent., *L. aktschagilica* Mandelst, *Leptocythere gubkini* Livent. . . . . 6,6 м



26. Глины голубовато-серые, с желтовато-бурыми прослоями глин (в кровле прослой белесоватого вулканического пепла) . . . . . 15,0 м

27. Сероватые глины с прослоями грубозернистых плотных песчаников, содержащие богатую фауну моллюсков: *Avicula subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. inostranzevi* (Andrus.), *Cardium dombra vogdti* Andrus., *C. pseudoedule* Andrus., *C. ebersini* Koles., *Cardium* (*Avicardium*) *nikitini* Andrus., *C. (A.) cucurtense* Andrus., *C. (A.) radiiferum* Andrus.; остракод: *Cyprideis punctilata* (Brady), *Candona ex gr. combibo* Livent., *Leptocythere gubkini* Livent., *Plyocyparis bradyi* Sars., *Loxococoncha laevatulula* Livent. и фораминифер: *Bolivina* aff. *textularoides* Reuss., *B. aksaica* Chutz., *Bolivina* sp., *Buliminella elegantissima* (d'Orb.), *Cassidulina prima* Suzin, *Streblus beccarii*, *Discorbis* sp.

В этих же отложениях найдена богатейшая фауна млекопитающих, открытая Г. С. Аваковым и впоследствии детально изученная А. К. Векуа (1972).

Из птиц встречаются; *Struthio transcaucasicus* Burtsh. et Vek., а из млекопитающих *Canis* sp., *Nyctereutes megamastoides* (Pomel), *Ursus arvernensis* (Gr. et Job.), *Therailurus* sp., *Felis* (*Lynx*) *issidorensis* (Gr. et Job.), *Machairodus davidaschvilii* Vek. sp. nov., *Hystrix* cf. *primigenia* (Wagner), *Anancus arvernensis* (Gr. et Job.), *Quabebihyrax kacheticus* (Gab. et Vek.), *Hipparion crusafonti* Vill., *Dicerorhinus megarhinus* (Christol.), *Propotamochoerus provincialis* (Gerv.), *Euchadoceros* sp., *Pseudalces* sp., *Procapreolus* sp., *Parastrepsiceros sokolovi* Vekua, *Ioribos acerolus* Vek. gen. et sp. nov., *Protoryx heinrichi* Vek. sp. nov., *Oryx* sp., *Gazella postmitillinii* Vek. sp. nov., *Eosyncerus ivericus* Vek. gen. et sp. nov. . . . . 7,0м

28. Глины буровато-серые, слоистые . . . . . 2,5 м

29. Чередование желтовато-бурых глинистых песчаников и буровато-серых глин с обломками раковин . . . . . 2,8 м

30. Глины алевроитовые, желтовато-серые, с одним прос-

- лоем (0,6 м) желтоватого крупнозернистого песчаника, содержащие: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. pisum* (Andrus.), *A. schirvanica* (Andrus.), *Avimactra* sp., *Cardium ebersini* Koles., *C. naphtalanicum* Alz., *Cardium* (*Avicardium*) *dahestanicum* Andrus., *C. (Avicardium) radiiferum* Andrus., *C. (Avicardium) cucurtense* Andrus., *Potamides eldaricus* Koles., *P. sumbarensis* Koles., *Candona* aff. *datatensis* Roz., *Cyprideis littoralis* (Brady), *C. punctillata* (Brady), *Loxiconcha kopetdagica* Roz., *L. laevatulula* Livent... . . . . .6, 2 м
31. Глины голубовато-серые, местами с примесью песчанистого материала, с одним прослоем (0,6 м) темно-серого песчаника в верхней части. Встречаются: *Helix gizeni* Alz., *Helix* sp., *Cyprideis littoralis* (Brady), *C. punctillata* (Brady), *Streblus beccarii* (Linné) . . . . .9,2 м
32. Глины голубовато-серые, слоистые, в которых обнаружены отпечатки листьев растений: *Salix alba* L., *Populus tremula* L., *Alnus hoernesii* Stur., *Corylus avellana* L., *Ulmus suberosa* L., *Zelkova carpinifolia* Pall., *Sorbus caucasigena* Kom., *Pyrus caucasica* L., *Ilex horrida* Sap., *Ligustrum vulgare* L., *Viburnum orientale* Pall. .1,0 м
33. Песчаник желтовато-серый, мелкозернистый, рыхлый . . . . .2,2 м
34. Глины алевритовые, голубовато-серые, с многочисленными корочками и пластинками сидерита, с остатками *Helix* sp., *Candona* aff. *datatensis* Roz., *C. sulacensis* Mandelst., *Cypria candonaeformis* (Schw.), *Zonocypris membranae* Livent., *Hyocypris gibba* Ramd. . . . .1,0 м
35. Гравелит плотный, коричневатобурый, с корочками сидерита и с включениями мелких галек (преобладают гальки кварца) . . . . .2,5 м
36. Глины алевритовые, голубовато-серые, местами с примесью песчанистого материала . . . . .2,0 м
37. Гравелит плотный, коричневатобурого цвета, с линзой мелкогалечного конгломерата . . . . .0,8 м
38. Глины голубовато-серые, с примесью песчано-алевритового материала с остракодами: *Candona comptis* Mark., *Candoniella suzini* Schn., *Darvinula* sp. . .4,6 м

- |   |         |
|---|---------|
| 39. Песчаник гравелитовый, желтовато-серый . . . . .  | . 1,0 м |
| 40. Чередование желтовато-серых глин с пластинками сидерита и желтовато-бурых рыхлых полимиктовых песчаников . . . . .                            | 9,7 м   |
| 41. Глины желтовато-серые, с линзами желтоватого рыхлого песчаника . . . . .  | .3,1 м  |
| 42. Песчаник рыхлый, местами глинистый . . . . .  | .4,8 м  |
| 43. Глины алевритовые, буровато-серые . . . . .   | .4,8 м  |
| 44. Песчаник глинистый, рыхлый, с косой слоистостью . . . . .   | .2,4 м  |
| Перекрыто . . . . .   | .5,0 м  |
| 45. Песчаники полимиктовые, желтовато-серые, плотные, местами рыхлые, с массовым скоплением хрупких раковин, не поддающихся определению . . . . . | .1,5 м  |
| 46. Конгломерат мелкогалечный . . . . .   | .1,3 м  |
| 47. Глины голубовато-серые . . . . .  | .0,5 м  |
| 48. Глины желтовато-серые, с налетами сидерита . . . . .  | .1,5 м  |
| 49. Песчаники рыхлые, с налетами сидерита . . . . .   | .1,2 м  |
| 50. Песчаник глинистый, рыхлый . . . . .  | .2,0 м  |

Слой I описанного разреза представлен конгломератом и фауну не содержит.

В отложениях пачек 2—4 обнаружена моллюсковая фауна: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *Clessiniola utvensis* (Andrus.), *C. intermedia*. Такой обедненный комплекс моллюсков характерен для нижнеакчагыльских отложений. Здесь встречаются также немногочисленные пресноводные и эвригалинные остракоды, а из фораминифер-*Streblus beccarii* (Linné).

В слое 5 также встречаются остатки пресноводных и эвригалинных остракодов, единичные фораминиферы и отпечатки листьев.

Слой 6 представлен песчаником. В этом слое фауна не встречается.

В песчаных глинах слоя 7 обнаружены остракоды: *Pliocypris gibba* Ramd., *Caspiolla* sp., *Cyprideis littoralis* (Brady).

Слой 8 без фауны. В слое 9 встречаются единичные авимактры, *Helix* sp. и остракоды: *Candona* sp., *Cyprideis* sp.



Отложения пачек 10—11 фаунистических остатков не содержат.

В слое 12 встречаются *Avimactra subcaspia*, единичные клессиниолы и *Cardium dombra* Andrus. Как известно, кардииды впервые обычно появляются в конце раннего акчагыла, поэтому слой 12 мы условно относим к верхней части нижнего акчагыла.

В слое 13 фауна не найдена. В глинах слоя 14 встречается такой же комплекс моллюсков и остракод, как в слое 12. Но здесь впервые появляются *Avimactra schirvanica* (Andrus.), *A. miserabilis* (Andrus.), которые в нижеакчагыльских отложениях не встречаются, но отмечены как в среднем, так и в верхнем подъярусах акчагыла. Это дает нам основание слой 14 условно отнести к среднему акчагылу.

В печаниках слоя 15 обнаружены единичные кардииды, клессиниолы и *Unio parhtalanicus* Alz.

Слой 16 характеризуется обильной фауной моллюсков. Здесь частично представлены те же нижеакчагыльские виды, что и в слое 12. Кроме них встречаются потамидесы, впервые появившиеся уже в верхах нижнего акчагыла и характерные среднеакчагыльские виды: *Cardium* (*Avicardium*) *sicurtense* и *Cardium azerbajdjanicum* Alz. Появление этих кардиид позволяет нам содержащий их слой более уверенно датировать средним акчагылом.

Отложения пачек 17—19 лишены фаунистических остатков.

Слой 20 содержит среднеакчагыльскую фауну моллюсков, а также единичные формы эвригалинных остракод и фораминифер.

В отложениях пачек 21—22 фауна не обнаружена.

Присутствие в слое 23 *Cardium azerbajdjanicum* Alz. и остракод: *Leptocythere gubkini* Livent., *Loxocoacha laevatula*, *L. petasa* Livent., которых М. Л. Векуа (1969) считает характерными видами для среднего акчагыла, подтверждают его среднеакчагыльский возраст.

Слой 24 фауну не содержит. В слое 25 обнаружена среднеакчагыльская фауна моллюсков и остракод, аналогичная слою 23.

Слой 26 лишен фаунистических остатков. В глинах слоя 27 собрано большое число моллюсков, среди которых встречаются характерные среднеакчагыльские виды: *Avimactra inostranzevi* (Andrus.), *Cardium (Avicardium) nikitini* Andrus., *C. (Avicardium) sicurtense* Andrus., *C. (Avicardium) radiiferum* Andrus. Из остракод здесь присутствуют как пресноводные формы, так и солоноватоводные, фораминиферы же представлены, главным образом, морскими средиземноморскими видами. В этих глинах найдена также богатейшая фауна млекопитающих руссильонского типа.

В отложениях пачек 28—29 фауна не встречается. В слое 30 обнаружена типичная среднеакчагыльская моллюсковая фауна.

Слой 31 содержит наземную фауну моллюсков (*Helix* sp.) и пресноводных остракод. В этих отложениях уже не встречаются характерные среднеакчагыльские виды. По подошве слоя 31, по-видимому, можно провести границу между средним и верхним акчагылом.

В слое 32 обнаружены отпечатки листьев, а в слое 33 фауна не найдена. В глинах слоя 34 встречаются *Helix* sp. и пресноводные остракоды.

Отложения пачек 35—37 фаунистических остатков не содержат. В слое 38 встречаются пресноводные остракоды.

В отложениях пачек 39—44 фауна не обнаружена. В слое 45 встречаются раковины пресноводного *Unio*. Пачки 46—50 лишены органических остатков.

Таким образом, отложения пачек 1—13 в целом охарактеризованы моллюсками: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *Clessiniola utvensis* (Andrus.), *Cl. intermedia* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *C. dombra vogdti* Andrus.

Среди этих видов нет характерных среднеакчагыльских форм. Поэтому, мы этот комплекс моллюсков относим к нижнему акчагылу. При этом в слое 12 встречается *Cardium dombra* Andrus., который, аналогично разрезам нижеакчагыльских отложений Копет-Дага, Красноводского полуострова, Прикарабогазья, Чильмамедкумов (Ю. Г. Чельцов, 1968), впервые появляется в верхней части нижнего акчагыла.

В отложениях пачек 14—30 обнаружена богатая среднеакчагыльская фауна моллюсков: *Cardium azerbaijanicum* Alz., *C. naphthalanicum* Alz., *Cardium (Avicardium) cucurtense*, *Avimactra schirvanica* (Andrus.), *A. miserabilis* (Andrus.), *A. inostranzevi* (Andrus.), *C. (Avicardium) nikitini* Andrus., *C. (Avicardium) gadiiferum*. Все эти виды позволяют датировать вмещающие отложения средним акчагылом. Комплекс фораминифер (определения О. И. Джанелидзе) и остракод (определения М. Л. Векуа и Ф. М. Аревадзе) не противоречат этому выводу. К этому же подъярису (слой 27) относится также богатейшая фауна млекопитающих руссильонского тила, в составе которой преобладают формы, характерные для саванн современной Африки.

Слои 31—50 мы относим к верхнему отделу акчагыльского яруса. Они характеризуются обедненным комплексом моллюсков, в котором преобладают наземные и пресноводные формы, а также виды остракод, относящиеся, главным образом, к семейству пресноводного происхождения.

Таким образом, в разрезе Квабеби представлены отложения всех трех подъярусов акчагыла: нижнего, среднего и верхнего.

#### РАЗРЕЗ ЧАТМА

Восточнее низменности Чатма, в 2 км от безымянного озера, в овраге нами составлен следующий восходящий разрез. Здесь над отложениями ширакской свиты несогласно залегают;

1. Темно-серые, массивные, неслоистые глины, с обломками раковин моллюсков: *Cardium* sp., *Avimactra* sp.  
 . . . . . 4,5 м
2. Серые песчанистые глины с мелкими: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. gedroitzi* Koles. .0,5 м  
 Перерыв в обнажении . . . . . 10 м
3. Голубовато-серые, бесструктурные глины с богатой фауной моллюсков: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. gedroitzi* Koles., *A. aktschagylica* Djikia sp. nov., *Cardium dombra* Andrus., *C. dombra magna*



- Alz., *Cardium siphonophorum* Andrus., *C. konjuschewskii* Alz., *C. pseudoedule* Andrus., *Cardium (Avicardium) kamischense* Usp., *C. (Avicardium) radiiferum* Andrus., *C. (Avicardium) nikitini* Andrus., *Potamides caspius* Andrus., *P. sumbarensis* Koles. . . . . 1,5 м
4. Плотные, слонстые, светло-серые, местами коричневатые, глины с частыми тонкими пропластками гипса без фауны . . . . . 2,6 м
5. Темно-серые, местами коричневатые глины, охарактеризованные небогатой моллюсковой фауной: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus. . . . . 3 м
6. Белые массивные глины . . . . . 5,2 м
7. Светло-серые гипсоносные глины . . . . . 7 м
8. Мелкогалечный, рыхлый, плохо сцементированный конгломерат . . . . . 1,5 м
9. Серые глины с тонкими прослоями песчаников с включениями мелкой гальки . . . . . 1 м
10. Светло-серые глины . . . . . 2,5 м
11. Крупнозернистый, рыхлый песчаник с фауной: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *A. eldarica* Koles., *A. nazərlebi* (Alz.), *Cardium dombra* Andrus., *C. dombra vogdti* Andrus., *C. ebersini* Koles., *C. pseudoedule* Andrus., *C. eldaricum* Koles., *C. davidaschvili* Koles. . . . . 2 м
12. Серые бесструктурные глины . . . . . 4,1 м
13. Аллювий

Слой I содержит обломки раковин *Cardium* sp. и *Avimactra* sp.

В слое 2 найдена обедненная моллюсковая фауна: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. gedroitzi* Koles.; среди них нет характерных среднеакчагыльских видов. Поэтому мы этот комплекс моллюсков относим к нижнему акчагылу.

В глинах слоя 3 обнаружена богатая фауна моллюсков с характерными среднеакчагыльскими видами: *Cardium konjuschewskii* Alz., *C. (Avicardium) kamischense* Usp., *C. (Avicardium)*

*radiiferum* Andrus., *C. (Avicardium) nikitini* Andrus. Комплекс моллюсковой фауны позволяет нам датировать этот слой средним акчагылом.

Слой 4 фауну не содержит. Судить о возрасте отложений слоя 5 по видовому составу моллюсков трудно, так как они встречаются во всех подъярусах акчагыла.

Отложения пачек 6—10 фаунистических остатков не содержат.

В слое 11 обнаружена моллюсковая фауна, среди которой присутствие среднеакчагыльского вида *Avimactra pazarlebi* Alz. указывает на то, что отложения этого слоя следует относить к среднему акчагылу.

Таким образом, слои 1—2 описанного разреза по составу моллюсков мы относим к нижнему акчагылу, а отложения пачек 3—11, в которых встречается богатый среднеакчагыльский комплекс моллюсков, — к среднему акчагылу.

Следовательно, в разрезе Чатма акчагыльский ярус представлен его нижним и средним отделами.

#### РАЗРЕЗ НАЗАРЛЕБИС-ХЕВИ

Восточнее степи Тарибана, по балке Назарлебис-хеви снизу вверх обнажаются:

1. Глина светло-серая, песчанистая, с линзами более песчанистой глины . . . . . 1 м
2. Глина плотная, буроватого цвета . . . . . 0,5 м
3. Песчаник глинистый, ожелезненный, с малочисленной фауной очень плохой сохранности: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *Avimactra* sp., *Cardium dombra* Andrus. . . . . 2 м
4. Песчаник плотный, буровато-серый с фауной: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *A. pazarlebi* (Alz.), *Cardium dombra* Andrus., *Potamides sumbarensis*, *P. caspius* Andrus. . . . . 1,7 м
5. Песчаник светло-серый, грубозернистый . . . . . 1,5 м
6. Глина темно-бурая, содержит довольно богатую фауну: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.)

rus.), *A. parvula* Alz., *A. acutecarinata* (Andrus.), *A. inostranzevi* (Andrus.), *A. gedroitzi* Koles., *A. nazarlebi* (Alz.), *Potamides sumbarensis* Koles., *P. caspius* Andrus., *P. eldaricus* Koles., *Melania rodensis costata* Alz. . . . . 25 м

7. Тонкозернистый песчаник с прослоями плотных песчаников . . . . . 2 м
8. Глина светло-серая, слабопесчанистая, с мелкой галькой, содержит фауну моллюсков: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *Avimactra* sp., *Cardium dombra* Andrus., *C. dombra vogdti* Andrus., *Cardium* sp. 0,5 м

Отложения пачек 1—2 фауну не содержат. В слое 3 описанного разреза встречается моллюсковая фауна, представленная всего несколькими видами: *A. subcaspia* (Andrus.), *Avimactra* sp., *Cardium dombra* Andrus. По наличию *C. dombra* этот слой, аналогично слою 12 разреза Квабеби, нами датируется как верхняя часть нижнего акчагыла.

Слой 4 содержит сравнительно богатую моллюсковую фауну, в которой преобладают потамидесы, обычно появляющиеся в верхней части нижнего акчагыла. Однако обилие представителей среднеакчагыльского вида *A. nazarlebi* (Alz.), дает нам возможность слой 4 датировать средним акчагылом.

Слой 5 фауну не содержит.

В слое 6 найдена довольно богатая фауна моллюсков с характерными среднеакчагыльскими видами: *A. inostranzevi* (Andrus.), *A. nazarlebi* (Alz.), *A. acutecarinata* (Andrus.). Поэтому этот слой мы датируем также средним акчагылом.

Слой 7 лишен фауны. Слой 8 (содержит обедненный комплекс моллюсков) по стратиграфическому положению следует отнести к среднему акчагылу.

Таким образом, в разрезе Назарлебис-хеви акчагыльский ярус представлен нижним и средним отделами.

#### РАЗРЕЗ ПАНТИШАРИС-ХЕВИ

К востоку от Назарлебис-хеви, по балке Пантишарис-хеви над отложениями Ширакской свиты, представленной чередованием песчаников и глин видимой мощностью 22 м, залегают:



1. Конгломерат, плотноцементированный, состоящий из разнообразных по величине и составу галек (преимущественно осадочных пород). Цемент песчано-известковистый, в конгломерате редко встречаются линзообразные прослойки песчаников и песчанистых глин . . . . . 175 м
2. Песчаник грубозернистый, в некоторых местах переходящий в конгломерат . . . . . 4,5 м
3. Глины серые с редкими остатками *Avimactra* sp. . . . . 4,4 м
4. Песчаник серый, средне- и грубозернистый . . . . . 2,5 м
5. Серые глины с редкими прослойками глинистых песчаников . . . . . 20 м
6. Чередование песчаников и глин с преобладанием глин. Мощность отдельных слоев песчаника достигает до 3-х, а глин до 6—7 м. В глинах часто наблюдаются тонкие (до 0,3 м) прослойки песчаников и песчанистых глин . . . . . 90 м
7. Глинистые песчаники . . . . . 5 м
8. Глины серые с фауной: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *Cardium konjuschewskii* Alz., *C. nap talanicum* Alz., *C. simkeviči* Andrus., *C. (Avicardium) radiiferum* Andrus., *C. (Avicardium) mainacriticum* Andrus . . . . . 153 м
9. Песчаники средне- и грубозернистые . . . . . 2 м
10. Серые глины с тонкими прослойками песчаников. Мощность последних иногда достигает 1,5 м . . . . . 52 м
11. Глины серые, местами слоистые, с редкими прослойками песчанистой глины . . . . . 26 м
12. Песчаник глинистый, аналогичный пачке 6 . . . . . 8 м
13. Песчаники грубозернистые с мелкими хорошо окатанными гальками и редкими линзообразными прослойками конгломератов содержат: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. parvula* Alz., *Cardium dombra* Andrus., *C. novakovskii* Andrus., *C. siphonophorum* Andrus., *C. ebersini* Koles., *C. palibini* Alz. . . . . 7 м
14. Глины с прослойками песчаников и песчанистых глин . . . . . 43 м

15. Чередование песчаников и глин. В песчаниках найдена фауна: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. parvula* Alz., *Cardium dombra* Andrus., *C. novakovskii*, *C. pseudoedule* Andrus. . . . . 24 м
16. Глины желтые с прослойками песчаников . . . . . 44 м
17. Однообразный мощный пласт сильно песчанистой глины. На поверхности выветривания, по простиранию имеются характерные лепешковидные включения песчанистых образований, содержащих фауну моллюсков: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. imago* (Andrus), *Cardium dombra* Andrus., *C. ebersini* Koles., *C. davidaschvilii* Koles., *Clessiniola utvensis* (Andrus.), *C. intermedia* (Andrus.) . . . . . 29 м
18. Песчаники довольно плотные, желтовато-серые, с фауной: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *C. ebersini* Koles., *C. pseudoedule* Andrus., *C. eldaricum* Koles., *C. konschini* Andrus., *Potamides caspius* Andrus. . . . . 3 м
19. Глины светло-желтые и светло-серые . . . . . 1,5 м
20. Глины слоистые с редкими тонкими прослойками песчаников и линзообразных прослоев мелкогалечных конгломератов . . . . . 5,5 м
21. Белесоватый пласт пепла, обогащенный песчанистым материалом . . . . . 20 м
22. Глины слоистые, местами тонкослоистые . . . . . 20 м

Слой 1 представлен базальным конгломератом, залегающим на ширакской толще.

Отложения пачек 2—7 лишены каких-либо органических остатков, если не считать слоя 3 с редкими остатками *Avimactra* sp.

Наличие базального конгломерата, остатков авимакар, а также присутствие в вышележащем слое 8 характерных среднеакчагыльских моллюсков дает нам право датировать отложения пачек 2—7 нижним акчагылом.

Слой 8, охарактеризованный среднеакчагыльскими моллюсками, мы относим к среднему отделу акчагыльского яруса.

Отложения пачек 9—18 содержат относительно обедненный комплекс акчагыльской фауны, в котором уже отсутствуют типичные среднеакчагыльские моллюски. Эти слои, по-видимому, соответствуют верхнему подъярису акчагыла. Вышележащие слои фаунистических остатков не содержат. Поэтому мы воздерживаемся от точного определения их возраста: возможно они соответствуют верхам акчагыла или нижней части апшеронского яруса.

#### РАЗРЕЗ МИЛЕБИС-ХЕВИ

Восточнее Пантишарис-хеви, по балке Милебис-хеви, совместно с А. Т. Дзиграшвили и В. Л. Гогиберидзе нами составлен следующий восходящий разрез:

- |   |       |
|---|-------|
| 1. Конгломераты . . . . .   | 140 м |
| 2. Чередование желтых, желтовато-серых, местами темно-серых, голубовато-серых глин и глинистых песчаников без фауны . . . . .   | 126 м |
| 3. Конгломераты, состоящие из галек осадочного происхождения . . . . .  | 2,5 м |
| 4. Глины с редкими прослойками конгломератов  | 12 м  |
| 5. Глины желтого и желтовато-серого цвета, с редкими прослоями песчаников, галечников и конгломератов, достигающих мощности до 3-х метров . . . . .   | 47 м  |
| 6. Конгломераты среднегалечниковые . . . . .  | 14 м  |
| 7. Голубовато-серые глины, с чередующимися в них слоями среднезернистых серых песчаников небольшой мощности, которые содержат фауну: <i>A. subcaspia</i> (Andrus.), <i>A. karabugasica</i> (Andrus.), <i>A. venjukovi</i> (Andrus.), <i>Cardium dombra</i> Andrus, <i>C. pseudoedule</i> Andrus., <i>C. konschinni</i> Andrus., <i>C. davidaschvillii</i> Koles., <i>C. ebersini</i> Koles., <i>C. simkeviči</i> Andrus., <i>C. naphtalanicum</i> Alz., <i>C. azerbajdjanicum</i> Alz., <i>C. (Avicardium) radiiferum</i> Andrus. . . . . | 25 м  |
| 8. Глинистые песчаники с лепешковидными конкрециями . . . . .   | 2,5 м |
| 9. Конгломерат . . . . .  | 12 м  |



10. Чередование голубовато-серых глин, глинистых песчаников и песчаников с преобладанием глин . . . 18 м
11. Переслаивание желтых и голубовато-серых глин. Здесь обнаружена фауна: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. acutecarinata* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *C. eldaricum* Koles., *C. abreki* Usp., *C. naphtalanicum* Alz., *C. palibini* Alz. . . . . 30 м
12. Конгломераты, мелко- и среднегалечниковые, сцементированные песчанистым цементом . . . 2 м
13. Мощный пласт серого, глинистого песчаника. У подошвы пласта прослеживаются два пропластка вулканического пепла. В глинистых прослоях найдена фауна: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. imago* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *C. eldaricum* Koles., *C. abreki* Usp., *C. naphtalanicum* Alz., *C. ebersini* Koles. . . . . 6 м
14. Глины светловато-желтые и светло-серые с фауной: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *C. dombra vogdti* Andrus., *C. konjuschewskii* Alz. . . . . 20 м
15. Глины желтого цвета, грубослоистые, переслаивающиеся с желтовато-серыми глинами, с редкими тонкими прослойками песчанистых глин, а также конгломератов и галечников, содержащих раковины *Helix* sp. и некоторых других наземных моллюсков . . . . . 18 м
16. Желтые, однородные глины с редкими прослойками конгломератов и галечников с песчано-глинистым цементом . . . . . 8 м
17. Глины желтые, переслаивающиеся с глинистым песчаником, с редкими линзообразными включениями (до 0,3 м) мелко- и среднегалечниковых конгломератов . . . . . 21 м
18. Чередование конгломератов, глин, песчанистых глин и песчаников. Конгломераты в разрезе доминируют. Они сложены, главным образом из галек разной величины (от 0,3 до 8,0 см) вулканического и осадоч-

ного происхождения с преобладанием последних. Цементированы известковистым песчано-глинистым материалом . . . . . 88 м

Слои 1—6 описанного разреза фауну не содержат. В глинах слоя 7 встречается богатая моллюсковая фауна с характерными среднеакчагыльскими видами: *C. naphtalanicum* Alz., *C. azerbaijanicum* Alz., *C. (Avicardium) radiiferum* Andrus.

Слои 8—10 фаунистических остатков не содержат. В слое 11 встречаются моллюсковая фауна с некоторыми среднеакчагыльскими видами.

Слой 12 фауну не содержит. В слое 13 найден такой же комплекс моллюсков с некоторыми среднеакчагыльскими видами, как и в слое 11: *C. naphtalanicum* Alz., *C. abreki* Usp. Поэтому мы его относим к среднему акчагылу.

В глинах слоя 14 встречается моллюсковая фауна, в которой отсутствуют элементы среднеакчагыльской фауны. Этот слой можно отнести к верхнему акчагылу.

Слой 15 содержит раковины *Helix* sp. В слоях 16—18 фауна не встречается.

Отложения пачек 1—6 мы условно относим к нижнему отделу акчагыла, так как они начинаются конгломератом и залегают под фаунистически датированными слоями среднего акчагыла.

Слои 7—13 мы датировем средним акчагылом. Отложения пачек 14—15 относим к верхнему акчагылу.

Слои 16—18, представленные чередованием конгломератов, суглинкообразных глин, песчаных глин и песчаников с прослоями конгломератов и галечников, по-видимому, следует отнести к апшеронскому ярусу.

Таким образом, в разрезе Милебис-хеви выделены нижний акчагыл без фауны, средний и верхний акчагыл, охарактеризованные моллюсками.

На территории Восточной Грузии (Южная Кахетия) во многих изученных нами разрезах акчагыльский ярус начинается базальными конгломератами, которые залегают на ширакской толще и прослеживаются на большой территории.

На основании изучения фауны, условий залегания и литологических особенностей акчагыльский ярус Восточной

Грузии, как и другие исследователи, мы расчленим на три горизонта.

Нижний горизонт акчагыла нами встречен во всех изученных разрезах, который представлен конгломератами, глинами, песчанистыми глинами, песчаниками. Фаунистически нижний акчагыл беден: встречаются однообразные мактриды—*Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.) и клессиниолы. В верхней части нижнего акчагыла появляются *Cardium dombra* Andrus. и потамидесы.

Среднеакчагыльские отложения хорошо прослеживаются во всех изученных нами разрезах и представлены песчаниками, глинами, конгломератами. Фаунистически этот отдел значительно богаче и разнообразнее, чем нижний подъярус. Он характеризуется присутствием почти всех групп акчагыльских моллюсков. Здесь встречаются типичные среднеакчагыльские виды: *A. pazarlebi* (Alz.), *A. acutecarinata* (Andrus.), *Cardium siphonophorum* Andrus., *C. abreki* Usp., *C. (Avicardium) cucurtense* Andrus., *C. (Avicardium) kamischense* Usp., *C. (Avicardium) radiiferum* Andrus.

Стратиграфически выше среднеакчагыльские конгломераты, глины и песчаники сменяются верхнеакчагыльскими отложениями. Здесь в глинистых прослоях обнаружена обедненная моллюсковая фауна: *A. subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., а также некоторые пресноводные формы моллюсков и остракод.

В морских акчагыльских отложениях Восточной Грузии нами были найдены и определены следующие моллюски:

*Avimactra subcaspia* (Andrus.)

*Avimactra subcaspia kachetica* Djikia

*Avimactra karabugasica* (Andrus.)

*Avimactra venjukovi* (Andrus.)

*Avimactra ossoskovi* (Andrus.)

*Avimactra imago* (Andrus.)

*Avimactra eldarica* Koles.

*Avimactra gedroitzi* Koles.

*Avimactra nazarlebi* (Alz.)



*Avimactra nazarlebi chatmica* Djikia  
*Avimactra parvula* Alz.  
*Avimactra schirvanica* (Andrus.)  
*Avimactra miserabilis* (Andrus.)  
*Avimactra inostranzevi* (Andrus.)  
*Avimactra pisum* (Andrus.)  
*Avimactra aktschagilica* Djikia  
*Avimactra acutecarinata* (Andrus.)  
*Avimactra* sp.  
*Cardium dombra* Andrus.  
*Cardium dombra magna* Alz.  
*Cardium dombra vogdti* Andrus.  
*Cardium konschini* Andrus.  
*Cardium novakovskii* Andrus.  
*Cardium ebersini* Koles.  
*Cardium pseudoedule* Andrus.  
*Cardium eldaricum* Koles.  
*Cardium davidaschvilii* Koles.  
*Cardium siphonophorum* Andrus.  
*Cardium konjushevskii* Alz.  
*Cardium naphtalanicum* Alz.  
*Cardium simkeviçi* Andrus.  
*Cardium palibini* Alz.  
*Cardium azerbajdjanicum* Alz.  
*Cardium abreki* Usp.  
*Cardium* (*Avicardium*) *cucurtense* Andrus.  
*Cardium* (*Avicardium*) *radiiferum* Andrus.  
*Cardium* (*Avicardium*) *kamischense* Usp.  
*Cardium* (*Avicardium*) *nikitini* Andrus.  
*Cardium* (*Avicardium*) *dahestanicum* Usp.  
*Cardium* (*Avicardium*) *mainacarium* Andrus.  
*Cardium* sp.  
*Potamides sumbarensis* Koles.  
*Potamides eldaricus* Koles.  
*Potamides caspius* Andrus.  
*Potamides* sp.  
*Clessiniola* sp.  
*Clessiniola utvensis* (Andrus.)

*Clessiniola intermedia* (Andrus.)  
*Melania rodensis costata* Alz.  
*Unio naphtalanicus* Alz.  
*Unio* sp.  
*Helix rozeni* Alz.  
*Helix* sp.

### ГЛАВА III

## ОПИСАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МОЛЛЮСКОВ

В этой главе дается описание лишь некоторых новых видов и подвидов моллюсков из акчагыльских отложений Восточной Грузии. Многие виды акчагыльских моллюсков неоднократно описывались различными исследователями, поэтому мы не приводим их описания и ограничиваемся лишь изображениями, которые даются на прилагаемых таблицах.

Тип—MOLLUSCA

Класс—LAMELLIBRANCHIATA

Отряд—Heterodonta

Семейство—Mactridae

Род—*Avimactra* Andrussow, 1905

Типовой вид—*Avimactra aviculoides* (Andrus.)

**Д и а г н о з.** Раковина треугольная, овальная или круглая. Макушка загнута вперед. Замок левой створки состоит из треугольного, иногда на нижнем конце раздвоенного кардинального зуба и двух боковых зубов. Передний боковой зуб короткий, в верхнем конце утолщенный, несколько вогнут. Задний боковой зуб длинный, верхним концом достигающий до макушки. Позади кардинального зуба расположена треугольная лигаментная ямка. На правой створке один раздвоенный кардинальный зуб и боковые зубы, чаще парные, но нередко верхние из них едва заметны или вообще отсутствуют. Синус небольшой, иногда отсутствует.

*Avimactra subcaspia kachetica* Djikia subsp. nov.

Табл. V, фиг. 7—8

Голотип № НЗ/40, хранится в Институте палеобиоло-

гии АН Грузинской ССР. Восточная Грузия, Южная Кахетия, Чатма, среднеакчагыльские отложения.

Материал. 5 раковин хорошей сохранности.

Описание. Раковина средних размеров, плоская, сильно неравносторонняя, тонкостенная, от удлиненно-треугольной до удлиненно-овальной формы. Макушка небольшая, слегка заостренная, выступающая над замочным краем. Замочный край изогнутый, передний округлый, плавно соединяется почти с выпрямленным нижним, а последний переходит в оттянутый задний край. От макушки к задне-нижнему углу раковины прослеживается киль, который не достигает угла.

Наружная поверхность створок покрыта тонкими следами нарастания.

Замок сравнительно тонкий. В левой створке имеется один передний кардинальный зуб, который внизу слегка раздвоенный и похож на треугольную пластинку. Здесь же виден редуцированный задний кардинальный зуб в виде отростка. Боковые зубы сравнительно массивные. Передний боковой зуб короткий и толстый, а задний — немного тоньше, но в два раза длиннее переднего. Лигаментная ямка глубокая.

В правой створке наблюдается едва заметный низкий, тонкий кардинальный зуб, верхние боковые зубы тонкие, слабо развитые. Нижние боковые зубы массивнее, задний два раза длиннее переднего. Передний нижний боковой зуб короткий и верхний его конец утолщен.

Мышечные отпечатки хорошо заметны. Синус небольшой.

Размеры в мм:  
(в начале даны измерения голотипа)

Длина а	Длина перед. части б	Высота в	Выпукл. с	Коеф. удлин. в : а	Коеф. неравн. б:а	Коеф. вып. с : в
12.4	4.0	9.0	2.8	0.72	0.32	0.31
11.4	3.9	9.3	2.7	0.81	0.43	0.28
10.8	4.0	8.5	2.8	0.78	0.37	0.32
11.2	3.8	8.7	2.5	0.77	0.33	0.28
10.2	3.0	8.5	2.3	0.83	0.28	0.27



Сравнение и общие замечания. Основное различие между описанным подвидом и *A. subcaspia* заключается в том, что первый имеет очень неравностороннюю, удлиненную, очень плоскую раковину, заостренную макушку и более массивный замок.

Своей неравносторонней, плоской раковиной и ее удлиненностью *A. subcaspia kachetica* напоминает *Avimactra karabugasica* (Andrus.), однако существенно отличается от последнего заостренной макушкой, более слабым килем и строением замка. У *A. karabugasica* в левой створке наблюдается один небольшой кардинальный зуб, а у описанного подвида кардинальный зуб той же створки слегка раздвоен книзу. В правой створке кардинальный зуб *A. karabugasica* состоит из двух расходящихся пластинок, в то время как у нашего подвида в правой створке имеется один тонкий, низкий кардинальный зуб.

По-видимому, описанный подвид является переходным между *A. subcaspia* и *A. karabugasica*.

Место нахождения. Восточная Грузия, Южная Кахетия, Чатма.

Геологический возраст и распространение. Среднеакчагыльские отложения Восточной Грузии.

*Avimactra aktschagylica* Djikia sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1—2

Голотип № НЗ/38, хранится в Институте палеобиологии АН Грузинской ССР. Восточная Грузия, Южная Кахетия, Чатма, среднеакчагыльские отложения.

Материал. 4 раковины хорошей сохранности.

Описание. Округло-треугольная раковина средней величины, выпуклая, довольно толстостенная. Замочный край раковины изогнутый, передний округлый край плавно соединяется с закругленным нижним. Задний край округлый, слабо скошенный.

Макушка неширокая, высокая, сильно выступающая над замочным краем. От макушки к задне-нижнему углу прослеживается отчетливый, округлый киль. Закилевое поле слегка оттянуто книзу.

Наружная поверхность раковины покрыта слегка морщинистыми следами нарастания.

Замок массивный. В левой створке наблюдается один высокий кардинальный зуб, который имеет вид тонкой пластинки. Боковые зубы массивные. Передний боковой зуб почти в два раза короче заднего. Верхний конец этого зуба заканчивается утолщением. Задний боковой зуб длинный, массивный. К верхнему концу он слегка утолщается.

В правой створке один тонкий, очень низкий кардинальный зуб, располагающийся между кардинальной и глубокой лигаментной ямкой. Боковые зубы парные. Передний нижний боковой зуб короткий, но сравнительно толстый, а задний нижний длинный боковой зуб слегка утолщается к верхнему концу. Слабые верхние боковые зубы едва заметны.

Мышечные отпечатки глубокие, почти овальные. Синус небольшой.

Размеры в мм:  
(в начале даются измерения голотипа)

Длина а	Высота в	Выпукл. с	Коэф. удлинен. в:а	Коэф. выпукл. с:в
12.9	10.5	4.1	0.81	0.39
12.4	11.0	3.9	0.88	0.35
12.9	10.8	4.3	0.83	0.39
9.6	8.0	3.9	0.83	0.48

Сравнение и общие замечания. Общими очертаниями раковины, размерами и выпуклостью *Avimactra aktschagylica* напоминает *Avimactra gedroitzi* Koles. (табл. VIII, фиг. 6), но отличается от последнего отсутствием срединного кия и наличием парных боковых зубов в правой створке; у *A. gedroitzi* верхний передний боковой зуб правой створки отсутствует. В левой створке у *A. gedroitzi*, в отличие от *A. aktschagylica*, имеется своеобразный передний боковой зуб, к верхнему концу которого присоединяется хорошо развитая, толстая пластинка.

Следует отметить также сходство в очертаниях и в строении зубного аппарата между *A. aktschagylica* и (округло-треу-

гольные экземпляры) *A. pazarlebi*. Однако, описанная форма имеет менее массивную и толстостенную раковину, чем *A. pazarlebi*, которая характеризуется очень выпуклой раковиной и высокими макушками. *A. aktschagylica* отличается от *A. pazarlebi* также наличием одного низкого кардинального зуба в правой створке, вместо двух, как это наблюдается у *A. pazarlebi*.

По-видимому, описанный вид входит в группу толстостенных авимактр (*A. eldarica*, *A. gedroitzii*, *A. pazarlebi*).

Место нахождения. Восточная Грузия, Южная Кахетия, Чатма.

Геологический возраст и распространение. Среднеакчагыльские отложения Восточной Грузии.

*Avimactra pazarlebi chatmica Djikia subsp. nov.*

Табл. IX, фиг. 6—7

Голотип № НЗ/44, хранится в Институте палеобиологии АН Грузинской ССР. Восточная Грузия, Южная Кахетия, Чатма, среднеакчагыльские отложения.

Материал. 5 раковин хорошей сохранности.

Описание. Сильно выпуклая, очень толстостенная, неравносторонняя раковина имеет треугольную форму, вытянутую в высоту.

Замочный край значительно изогнутый. Передний край округлый. Он плавно соединяется с округлым нижним краем. Задний край косоусеченный и с нижним составляет закругленный угол.

Макушка очень высокая, заостренная, сильно выступающая над замочным краем. Она перемещена к передней части раковины.

От макушки к задне-нижнему углу прослеживается округлый, отчетливый киль. Наружная поверхность створок покрыта грубыми морщинистыми линиями нарастания.

Замок массивный. В левой створке наблюдается один кардинальный зуб, который имеет вид тонкой пластинки и очень слабо развит. Боковые зубы массивные, задний немного длиннее переднего.

В правой створке один низкий и очень тонкий кардинальный зуб, весьма слабо развитый. Верхние боковые зубы от-



сутствуют, а нижние массивные. Из них передний имеет вид короткотреугольного высокого выроста, а задний длинный и доходит почти до середины раковины.

Мускульные отпечатки четко овальные. Синус сравнительно глубокий.

Размеры в мм:  
(в начале даны измерения голотипа)

Длина а	Высота в	Выпукл. с	Коэф. удли. в : а	Коэф. выпукл. с : в
13.0	14.2	5.6	1.09	0.39
14.1	13.9	5.8	0.98	0.41
10.3	11.5	5.0	1.1	0.43
10.0	10.6	5.0	1.0	0.47
10.1	10.6	4.5	1.0	0.42

Сравнение и общие замечания. Описанный подвид отличается от типичного вида вытянутой в высоту раковинной, неравносторонностью и отсутствием верхних боковых зубов в правой створке, а также характером закилевого поля, которое у вида состоит из двух частей, а у подвида — оно узкое, вогнутое.

*Avimacra nazarlebi chatmica* общими очертаниями очень напоминает *Macra kuraense* A. A.—Z., однако отличается от последнего заостренной, смещенной вперед макушкой, отсутствием верхних боковых зубов в правой створке и менее массивными нижними боковыми зубами.

Местонахождение. Восточная Грузия, Южная Кахетия, Чатма.

Геологический возраст и распространение. Среднеакчагыльские отложения Восточной Грузии.

#### ГЛАВА IV

### РОЛЬ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В РАЗВИТИИ МАКТРИД И КАРДИИД АКЧАГЫЛА

Моллюски акчагыльского бассейна обнаруживают высокую внутривидовую изменчивость. Это явление особенно резко выражено у представителей мактринд и кардинид рассматри-

ваемого отрезка геологического времени. Изменчивость тех или иных внутривидовых признаков часто имеет определенный направленный характер. Унаследовав те или иные новые признаки один вид с течением времени незаметно, постепенно переходит в другой, и чем сильнее проявление внутривидовой изменчивости, тем быстрее процесс видообразования.

Наиболее яркие примеры индивидуальной изменчивости показывают представители рода *Avimactra*. Строением замочного аппарата, «вогнутостью, наблюдающейся на боковых зубах левой створки, и характером верхних концов тех же зубов, а именно: утолщенным верхним концом переднего зуба и длинным, доходящим до макушки концом заднего зуба» (В. П. Колесников, 1950, стр. 28) акчагыльские мактриды явно отличаются от типичных представителей рода *Mactra*. Это обстоятельство побудило В. П. Колесникова выделить самостоятельный род *Avimactra*.

Тщательное изучение мактровой фауны акчагыла Восточной Грузии показало, что развитие авимактр в течение акчагыльского времени шло по нескольким направлениям. С этой точки зрения, среди акчагыльских авимактр особого внимания заслуживает *Avimactra subcaspia* (Andrus.), который обитал как на мелководных, так и на более глубоководных участках акчагыльского моря. Мы присоединяемся к мнению Л. Ш. Давиташвили, В. П. Колесникова и др., которые считают, что этот вид является исходным, впервые проникшим в акчагыльский бассейн вследствие его кратковременного соединения с полносоленным морем и впоследствии давшим начало многим акчагыльским авимактрам.

В процессе приспособления к разнообразным биотопам замкнутого, солоноватоводного акчагыльского бассейна, *A. subcaspia* постепенно занимает более обширный ареал и соответственно видоизменяется.

Изменчивости подвержены в первую очередь очертания раковины *A. subcaspia*. Удлиненно-овальные, удлиненные, заметно неравносторонние раковины встречаются наряду с округло-треугольными, почти равносторонними раковинами. Также подвержены изменчивости выпуклость раковины (име-

ются плоские, слабо выпуклые, более выпуклые) и их размеры; попадаются как мелкие, так и более крупные экземпляры. Меняется толщина стенок раковины. Наряду с толсто-стенными формами встречаются тонкостенные и очень тонкостенные раковины.

Одни особи *A. subcaspia* проявляют некоторую тенденцию к удлинению и уплощению раковины, при этом замок становится сравнительно массивным. Формы, для которых указанные признаки очень постоянны, нами выделены в подвид *Avimactra subcaspia kachetica* Djikia subspecies nova.

Для *A. subcaspia* и ее подвида общими являются следующие признаки: одинаковое строение замка, характер кия и мантийной линии. Основное различие между ними заключается в том, что подвид имеет очень неравностороннюю, удлиненную, весьма плоскую раковину, заостренную макушку и сравнительно массивный замок.

Но в развитии этой группы обособившихся форм наступает момент, когда такие признаки, как, например, уплощение и удлинение раковины становятся более стабильными. Наряду с этим наблюдаются незначительные изменения замочного аппарата. Так появляется новый вид *Avimactra karabugasica* (Andrus.), выделенный Н. И. Андрусовым (1902). Наиболее характерные представители этого вида отличаются от *A. subcaspia* более неравносторонней, удлиненной раковиной, овальной формой, слабым килем и лучше развитыми верхними боковыми зубами правой створки. Несмотря на отличия, между *A. karabugasica* (Andrus.) и *A. subcaspia* (Andrus.) много общего, и связаны они переходными формами.

На табл. XV можно проследить плавные, незаметные переходы от *A. subcaspia* к *A. karabugasica*. На этой таблице фиг. 1—12 представляют более или менее типичные, довольно короткие и слабо неравносторонние раковины *A. subcaspia*. 13—16 промежуточные формы между *A. subcaspia* и *A. karabugasica*, которые показывают незаметные переходы к более плоским, удлиненным и неравносторонним раковинам *A. karabugasica*. На табл. XVI, фиг. 1—5, изображены уже наиболее характерные представители *A. karabugasica* (плоские,



удлиненные, неравносторонние). Отмечая большую внутри-видовую изменчивость *A. subcaspia*, В. П. Колесников (1950, стр. 31—32) писал, что «Н. И. Андрусов, устанавливая этот вид и изображая его, дал большее количество фотографий переходных форм к *A. karabugasica*, чем типичных раковин, относящихся собственно к описанному им виду. Этим Андрусов затемнил понятие о самом виде *A. subcaspia*».

Разделяя мнение В. П. Колесникова, мы находим, что большое сходство между *A. subcaspia* и *A. karabugasica*, и что более важно, незаметные, плавные переходы между ними, убедительно говорят об их тесной филогенетической связи. Характерные морфологические признаки — овальная форма, удлиненность и неравносторонность раковины *A. karabugasica* выработались в соответствующих экологических условиях. Представители *A. subcaspia* в раннеакчагыльское время жили, по-видимому, в прибрежных, мелководных частях акчагыльского моря. Но в процессе исторического развития они из прибрежных, мелководных участков постепенно распространялись в более глубоководные части бассейна. В среднем акчагыле дальнейшее развитие одной ветви *A. karabugasica*, в связи с относительным углублением местообитания этих моллюсков и с переходом части популяций *A. karabugasica* к сравнительно более глубокому зарыванию, обусловило образование нового вида *Avimactra stavropolitana* Koles.; для него характерны: сильная уплощенность довольно тонкостенных створок, уменьшение макушки, сглаживание кия, а также сильная удлиненность и неравносторонность. Замок сравнительно толстый. На створках раковины боковые зубы на толстостенной передней части — массивные, а на более тонкостенной задней — тонкие. В левой створке наблюдается слабый зачаток раздвоения кардинального зуба.

Этим изменением образа жизни и объясняется сильная уплощенность их довольно тонкостенных створок, сглаживание кия и резкое уменьшение макушек, почти не выдающихся над замочным краем.

*Avimactra ossoskovi* (Andrus.) тоже проявляет сильную

внутривидовую изменчивость и связан с *A. subcaspia* переходными формами. Изменчивости подвержены общие очертания, (встречаются округлые, округло-треугольные, удлинненно-округлые формы) выпуклость и удлиненность раковины. На таблице XIX изображены правые створки *A. ossoskovi* (Andrus.), раковины которого отличаются между собой очертанием и степенью выпуклости створок. На фиг. 1—6 той же таблицы изображены относительно короткие раковины, а на фиг. 7—10 — удлинненные раковины этого вида с более резко выраженным килем. На фиг. 11—12 таблицы XIX и на фиг. 1—4 таблицы XX, изображены удлинненные, сильно неравносторонние раковины с обособленным округлым килем и оттянутым задним концом. Эти новые признаки *A. ossoskovi* уже со среднеакчагыльского времени носят определенно направленный характер, и их дальнейшее развитие приводит к образованию *Avimactra acutecarinata* (Andrus.). Наличие множества переходных форм между *A. ossoskovi* и *A. acutecarinata* говорит о преемственной связи между этими видами, как это указывал В. П. Колесников (1950). У *A. acutecarinata*, в отличие от *A. ossoskovi*, раковина неравносторонняя, сравнительно тонкостенная, удлинненная. Киль высокий, гребневидный.

Несколько позже из этой группы возникает *Avimactra aviculoides* (Andrus.), который несколько напоминает наиболее короткие экземпляры *A. acutecarinata*. Они сходны по наличию кля, который у *A. aviculoides* отчетливый, редко гребневидный. Но раковина у этого вида более тонкостенная, плоская, треугольного очертания.

Резкий гребневидный киль, не характерный для представителей раннеакчагыльской фауны, появляется у среднеакчагыльских моллюсков. Этот киль, по-видимому, служил для укрепления раковины, что вероятно, было связано с изменением образа жизни, с переходом этих моллюсков на более твердый грунт, в который они зарывались. Несомненно, моллюски с вытянутой, продолговатой формой легче погружались в грунт своим передним концом. О значении резкого



гребневидного кила аналогичное мнение высказывает Ю. Г. Чельцов (1964).

Завладев новым ареалом, эти формы быстро распространились. Грунт, по-видимому, оказался подходящим для зарывания рассматриваемых раковин, а обилие пищи и отсутствие конкурентов, вероятно, способствовали росту численности популяций. Таким образом, в среднем акчагыле, путем естественного отбора возникли, а затем распространились авимактры с характерной продолговатой, вытянутой формой и обособленным резким килем.

*Avimacra nazarlebi* Alz. также характеризуется резко выраженной изменчивостью: встречаются мелкие, средние и крупные экземпляры. Форма раковины изменяется от округло-треугольной до округло-овальной, встречаются также круглые или почти овальные формы. Значительно изменяется удлиненность и выпуклость раковины.

Наблюдения над ископаемым материалом показали, что в среднеакчагыльское время эволюционное развитие *A. nazarlebi* шло по двум направлениям. Среди представителей этого вида встречаются особи заметно неравносторонние, вытянутые в высоту. Они от *A. nazarlebi* отличаются строением замочного аппарата и закилевого поля. На основании этих признаков нами выделен подвид *Avimacra nazarlebi chatmica* Djikia.

Во второй половине среднеакчагыльского времени естественный отбор действует в другом направлении, происходит уменьшение размеров особей *A. nazarlebi* (Alz.), хотя они сохраняют некоторое общее сходство с исходным видом *A. nazarlebi*. При описании этого вида К. А. Али-Заде (1954, стр. 231) пишет: «В нашей коллекции из Эльдарского района один вид мактр представляет большой интерес. Нам вначале показалось, что мы встретили юные особи *Avimacra nazarlebi*, но дальнейшее изучение замка и габитуса показало, что эти формы, характеризуя целый прослой, могут быть выделены в самостоятельный вид» (*Avimacra parvula* Alz. — Н. Д.).

Этот вид отличается от *A. nazarlebi* своими очень маленькими размерами, более слабо выраженным килем, вогну-



тостью нижнего края раковины и присутствием на левой створке длинного заднего нижнебокового зуба, а на правой створке высокого, короткого переднего нижнего бокового зуба.

Внутривидовая изменчивость не менее четко выражена и у акчагыльских кардиид. Среди них следует особенно выделить *Cardium dombra* Andrus., который, как об этом неоднократно отмечал В. П. Колесников (1950), является исходным видом, давшим начало большому количеству своеобразных видов акчагыльских кардиид. Встречается он на всей площади распространения акчагыльских отложений.

*C. dombra* характеризуется резко выраженной изменчивостью формы раковины: встречаются округлые, удлинённые, овально-треугольные, слабо удлинённые особи этого вида. Варьирует также и степень выпуклости раковин, толщина створок, величина и форма кардинальных зубов и строение ребер. Ребра бывают как мало выпуклыми, широкими, уплощенными, разделенными узкими межреберными промежутками, так и более выпуклыми, узкими, разделенными плоскими, более широкими промежутками.

Среди особей этого очень изменчивого вида Н. И. Андрусовым (1902) были выделены три разновидности: *Cardium dombra* var. *elongata* Andrus. — удлинённые формы, *C. dombra* var. *angusta* Andrus. — очень удлинённые формы, *C. dombra* var. *attenuata* Andrus. — формы с заостренной задней частью створок и более сглаженными ребрами. Кроме того из группы *C. dombra* Н. И. Андрусовым были выделены самостоятельные виды: *Cardium kutuchicum* Andrus., *C. sulacense* Andrus., *C. novakovskii* Andrus., *C. konschini* Andrus.

Л. Ш. Давиташвили (1932), В. П. Колесников (1950) и К. А. Али-Заде (1954) считают *C. kutuchicum* и *C. sulacense* подвидами *C. dombra*.

Сходство между *C. dombra* и *C. kutuchicum* очень большое. В отличие от *C. dombra* у *C. kutuchicum* узкие ребра и широкие промежутки. Однако характером ребристости и межреберных промежутков *C. kutuchicum* стоит ближе к *C. novakovskii*, как об этом указывал В. П. Колесников (1950). Нам кажется, что отличие между *C. dombra* и *C. kutuchicum* не ве-

лико, поэтому нет смысла подобные формы выделять в качестве самостоятельного вида. Присоединяясь к мнению Л. Ш. Давиташвили, В. П. Колесникова и К. А. Али-Заде, мы считаем *C. kutchicum* подвидом *C. dombra* и рассматриваем, вслед за В. П. Колесниковым, его как переходную форму между *C. dombra* и *C. novakovskii*.

Нечто подобное прослеживается и в филогенетической ветви *C. dombra*—*C. korschini*, для которой переходными следует считать формы, выделенные ранее, как *C. sulacense*. У *C. sulacense*, в отличие от *C. dombra*, широкие ребра и узкие промежутки. Этот признак значительно лучше выражен у особей *C. korschini*, которые по сравнению с *C. sulacense* крупнее, более толстостенны, с значительно более широкими ребрами.

Разделяя мнение В. П. Колесникова мы склонны думать, что в акчагыльском бассейне под воздействием определенных внешних условий от исходной *C. dombra* образовались *C. korschini* и *C. novakovskii*. Этот процесс преобразования нам представляется следующим образом. В одном случае расширение межреберных промежутков и сужение ребер, приводит к образованию *C. novakovskii*. А в другом — постепенное расширение ребер и сужение межреберных промежутков дают начало *C. korschini*. В обоих случаях происходит постепенное уплощение и сглаживание средних ребер и утолщение раковин.

*C. dombra*, *C. novakovskii* и *C. korschini* встречаются в отложениях, которые несомненно являются прибрежно-мелководными. Они, имея мантийную линию без синуса и соответственно короткие сифоны, наверно, зарывались в грунт неглубоко.

Обычно *C. dombra* и входящие в ее группу *C. korschini* и *C. novakovskii* встречаются с раковинами, имеющими более или менее толстостенные створки и сложно построенные, выпуклые ребра. Общеизвестно, что на мелководных участках бассейна механическое воздействие на бентонных моллюсков сильнее, чем в более глубоководных участках. Поэтому, для защиты раковины от повреждения у моллюсков, по всей вероятности, вырабатывались устойчивые раковины (утолще-

ние стенок и усложнение их структуры). По-видимому, эти признаки передавались из поколения в поколение и закрепились у крайних форм этих двух коротких филогенетических ветвей.

У представителей группы *C. dombga* намечается постепенное увеличение вогнутости края заднего поля, или сифональной выемки. Эта вогнутость впервые была замечена Н. М. Кукавадзе (1964) на экземплярах *C. dombga* из Восточной Грузии.

Этот признак явственнее выражен у форм, изображенных нами на таблице II (фиг. 2). По наличию сифональной выемки К. А. Али-Заде (1954) установил *Cardium dombga magna* Alz., у которого, по сравнению с типичной *C. dombga*, раковина более плоская, количество ребер у нее меньше, а общие очертания плавные. К этой группе *C. dombga* относится также *Cardium siphonophorum* Andrus (см. табл. II, фиг. 3—4), раковина которого сравнительно крупная, значительно выпуклая, равностворчатая, с оттянутым задне-нижним углом и округлым очертанием. Характерным признаком этой формы является наличие на заднем крае раковины большой двойной сифональной выемки и хорошо выраженного зияния, указывающих на мощное развитие сифонов.

Развитие сифональной выемки у представителей группы *C. dombga*, очевидно, было связано с изменением их образа жизни. Акчагыльские кардииды, имевшие мантийную линию без синуса и соответственно короткие сифоны, вероятно, зарывались в грунт неглубоко. Постепенно, в связи с изменением образа жизни сифоны стали длиннее и мощнее, о чем свидетельствует наличие более резко выраженной сифональной складки на раковинах *C. dombga magna* Alz. У среднеакчагыльских представителей *C. siphonophorum* Andrus этот признак выражен еще ярче, раковина зияет, сифоны длиннее и, следовательно, моллюск зарывался в грунт глубже.

В процессе естественного отбора захватить новый ареал, т. е. относительно глубоководные участки с илистым грунтом,



были способны, по всей вероятности, те формы, которые располагали более мощными и длинными сифонами.

Основной причиной повышенной внутривидовой изменчивости и связанного с ней интенсивного видообразования нам представляется существование этих организмов в новых, довольно изменчивых условиях среды. Эти новые условия в некоторой степени были чуждыми для тех немногих предков, от которых они берут свое начало.

В раннем акчагыле происходит приспособление к новым условиям существования тех моллюсков, которые выжили во время их проникновения в акчагыльский бассейн из другого моря. Здесь морские формы распространились не очень широко и были представлены малочисленными видами и родами.

Пышного расцвета и большого разнообразия акчагыльская моллюсковая фауна достигает в среднем акчагыле. Формы, выжившие и приспособившиеся к условиям раннеакчагыльского бассейна, в среднем акчагыле испытали ускоренную адаптивную радиацию. Усиленная внутривидовая изменчивость моллюсков приводит к возникновению новых видов и даже нового подрода *Avicardium*.

Таким образом, историческое развитие акчагыльских мактрид и кардиид может рассматриваться в качестве наглядного примера зависимости массовой направленной изменчивости и высокого темпа видообразования от многообразия экологических условий. Изменчивость подхватывается естественным отбором путем закрепления и унаследования различных приспособительных признаков.

## ГЛАВА V

### ЭКОГЕНЕЗ НЕКОТОРЫХ АКЧАГЫЛЬСКИХ МАКТРИД И КАРДИИД

Общеизвестно, что акчагыльская моллюсковая фауна представлена родами морского происхождения, такими, как *Cardium*, *Mastra*, *Potamides*.

Изучение собранного нами палеонтологического мате-

риала показывает, что явления экогенеза более отчетливо проявляются у представителей рода *Cardium* и *Avimactra*, которые и составляют основную массу акчагыльской конхлиофауны.

Солоноватоводная акчагыльская фауна, по-видимому, сформировалась так же, как и все солоноватоводные фауны других времен. Согласно сведениям, сообщенным Г. А. Квалишвили (1962, стр. 188), специфическая солоноватоводная фауна формируется при исключительно благоприятных биотических и абиотических условиях. Основными факторами являются обширность водоема и длительность его существования, а также зависящая от этих свойств относительная медленность изменения условий.

По мнению Н. И. Андрусова (1961, стр. 131), солоноватые бассейны «представляют благородное поле для развития новых разновидностей и видов. Причинами этого явления, кроме изолирования бассейна, вызывающего образование новых видов и в нормальных бассейнах, представляют еще, должно быть, и видоизменившиеся условия борьбы за существование».

Представители родов *Cardium* и *Avimactra* проникли в акчагыльский бассейн в начале раннеакчагыльского времени. Из них *Cardium dombra* Andrus. и *Avimactra subcaspia* (Andrus.) встречаются почти по всему разрезу акчагыльского яруса и являются исходными для многих акчагыльских эндемичных моллюсков.

В солоноватоводном акчагыльском бассейне *A. subcaspia* и *C. dombra* приобрели особую адаптацию к пониженной солености и в дальнейшем развивались довольно успешно в новой для них среде обитания.

Разделяя мнение Н. И. Андрусова (1961, стр. 132), мы склонны думать, что заселение акчагыльского бассейна происходило не сразу, а в некоторой последовательности. Дольше оставались незаселенными относительно глубоководные участки, куда новые формы проникали сравнительно медленно, по мере приобретения адаптивных изменений.

Так, проникшие в акчагыльское море *C. dombra* и *A. subcaspia* первоначально были приспособлены только к жизни в

береговой полосе, и они обитали преимущественно на мелко-водных участках. Это подтверждается тем, что виды группы *C. dombra* обычно встречаются в отложениях, которые, по всей вероятности, являются прибрежно-мелководными. Они имели мантийную линию без синуса, соответственно короткие сифоны и, наверно, зарывались в грунт неглубоко.

Изучение форм из группы *C. dombra* так же показало, что у *C. dombra magna* Alz. происходит постепенное увеличение вогнутости края заднего поля, или сифональной выемки (К. А. Али-Заде, 1954). По мнению Н. М. Кукавадзе (1964), в дальнейшем развитие и усиление этого признака приводит к образованию своеобразной формы *Cardium siphophorum* Andrus., относящейся к группе *C. dombra*. У этого вида, как мы уже отмечали, резко выражена сифональная выемка, указывающая на увеличение зияния раковины и следовательно на мощное развитие сифонов.

Такое развитие сифональной выемки очевидно связано с изменением образа жизни у одних представителей группы *C. dombra* в сторону более глубокого зарывания в осадок.

У других представителей группы *C. dombra*, как, например, *Cardium ebersini* Koles. и *C. eldaricum* Koles. наблюдается увеличение размеров и массивности раковины. Эти изменения, наверно, связаны с перемещением этих моллюсков в более мелко-водные участки акчагыльского бассейна.

Особо можно выделить кардиид, имеющих тонкостенные раковины. Среди тонкостенных кардиид Н. Ю. Успенская (1931) различает три группы: *Cardium (Avicardium) nikitini* Andrus., *C. (Avicardium) radiiferum* Andrus., *C. (Avicardium) dahestanicum* Usp.

Для тонкостенных кардиид основными отличительными признаками являются удлиненность, слабо развитый замок, крыловидная расширенность, а так же слабо выраженная ребристость.

Развитие каждой из этих групп шло по разным направлениям в зависимости от экологических условий.

Представители группы *C. (A.) nikitini* изменяются в сторону исчезновения кия и вдавленного закилевого поля, а у исходной



формы тонкостенных кардинид этой группы — *Cardium abreki* Usp. (Н. Ю. Успенская, 1931) вдавленное закилевое поле и киль ясно выражены. В дальнейшем от вдавленного закилевого поля у *C. (Avicardium) kamischense* Usp., *C. (Avicardium) nikitini*, *C. (Avicardium) hosmensilicum* Usp. остается едва заметная складка. Вместе с этим в группе *C. (A.) nikitini* наблюдается крыловидное расширение заднего поля раковины и сглаживание ребер в закилевой части. У *C. abreki* и *Cardium (Avicardium) solutum* Usp. закилевые ребра хорошо развиты. У *C. (A.) kamischense* развиты они слабее, а у *C. (A.) nikitini* от этих ребер остались только следы. В дальнейшем этот процесс захватывает средние ребра *C. (A.) hosmensilicum*, а затем всю поверхность раковины *Cardium (Avicardium) sicurtense* Andrus.

Относительно этой группы можно сделать предположение, что развитие этих форм происходило в сравнительно спокойной обстановке в тихих заливах с илистым дном. Об этом свидетельствуют постепенное сглаживание ребер, тонкостенность раковины, слабо развитый замок.

Приспособление к жизни в новых условиях происходило с помощью своеобразной формы раковины: крыловидное оттягивание заднего поля, заострение макушки, сглаживание ребер, уменьшение выпуклости. Такие формы, по-видимому, сравнительно быстро погружались в субстрат.

Группа *C. (Avicardium) radiiferum* Andrus. характеризуется крыловидной формой раковины и ясным килем. В этой группе можно выделить кардинид с вытянутым передним краем и уплощенными ребрами *C. (Avicardium) uspenskaiaae* Koles., *C. (Avicardium) tschandyricum* Andrus. и формы с более резко выраженным килем *C. (Avicardium) trinacria* Andrus.

Ю. Г. Чельцов (1964, стр. 73) отмечает, что выработка резкого гребневидного килевого перегиба, ранее не характерного для представителей акчагыльской фауны, началась у *C. (A.) trinacria* Andrus., *C. (A.) uspenskaiaae* Koles. со второй половины среднего акчагыла, и как видно, продолжалась и в позднеакчагыльское время. Выработка этого гребневидного кия связана скорее всего с укреплением раковины, причем, в первую очередь, гребневидный киль появляется у некото-

рых тонкостенных авикардиумов, а затем в позднем акчагыле, уже и у более толстостенных форм. Интересно, что появлению гребневидного кия почти всегда сопутствует сглаживание или почти полное исчезновение ребер. По мнению Ю. Г. Чельцова, киль достаточно укрепляет створки раковины и возможно, это было связано с переходом к зарыванию в ином, более плотном субстрате или к закапыванию на меньшую глубину.

Отдельные участки акчагыльского бассейна, по-видимому, характеризовались разными факторами среды. Поэтому развитие группы *C. (A.) dahestanicum* шло в другом направлении. Представители этой группы имеют треугольное очертание, ясный киль, резкие, выпуклые ребра и грубые, крышеобразные ребра закилевого поля. Эти признаки придают раковинам данного вида сравнительную массивность в отличие от группы *C. (A.) radiiferum*. Очертания раковины, ясный киль, резкие выпуклые ребра и сравнительная массивность свидетельствуют, возможно, о том, что они зарывались в более твердый субстрат.

В процессе своего исторического развития представители родов *Avimactra* и *Cardium* претерпели экогенетическую экспансию; от прибрежных, мелководных участков они постепенно распространялись в более глубоководные части бассейна и наоборот от более глубоководных частей некоторые виды перемещались в относительно мелководные участки акчагыльского бассейна.

У раннеакчагыльских мактрин, приспособившихся к различным экологическим условиям, наблюдается несколько разных направлений видообразования, что обусловлено их экогенезом.

Потомки одной предковой формы (*A. subcaspia*), среднеакчагыльских авимактр обладали различными адаптациями. Одни из них: *Avimactra imago* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), близко стоящие к *A. subcaspia*, являются переходными от *A. subcaspia* к остальным акчагыльским авимактрам. Эти моллюски, как и *A. subcaspia*, жили, по-видимому, в прибрежных, мелководных частях акчагыльского моря.

Часть популяции *A. imago* приобрела толстостенную, вздутую раковину, со слабо намеченным синусом, и эти формы жили, по-видимому, на поверхности грунта. К ним относится группа толстостенных авимактр *A. nazarlebi* Alz., *A. gedroitzi* Koles., *A. eldarica* Koles. У этих форм наблюдается увеличение размеров и массивности раковины. Очевидно, эти изменения были связаны с перемещением представителей этих моллюсков в более благоприятную мелководную зону моря.

В среднем акчагыле дальнейшее развитие ветви *A. karabugasica*, в связи с относительным углублением местообитания этих моллюсков, дает новые формы — *Avimactra stavoropolitana* Koles., характеризующиеся уменьшением выпуклости, сглаживанием кия, увеличением удлиненности и тонкостенности раковины.

Мы допускаем, что возникновение *A. stavoropolitana* связано с переходом части популяций *A. karabugasica* к более глубокому зарыванию, чем, по-видимому, и объясняется сильная уплощенность их довольно тонкостенных створок, сглаживание кия и резкое понижение макушек.

Что касается двух видов акчагыльских авимактр — *Avimactra acutecarinata* и *A. aviculoides* (Andrus.), то у них, в отличие от других авимактр, появляется гребневидный киль. Появление этого кия у авимактр, как и у авикардиумов, очевидно, связано с укреплением раковины. Раковины этих моллюсков довольно крупные, тонкостенные, у *A. acutecarinata* раковина более удлиненная, а у *A. aviculoides* более плоская. Жили эти моллюски, по-видимому, в менее глубоких частях моря и погружались в субстрат своим передним концом.

Таким образом, проникшие в акчагыльский бассейн в начале века представители родов *Cardium* и *Avimactra* начали приспосабливаться к новым условиям существования, что привело к усилению их внутривидовой изменчивости, имевшей различные направления в зависимости от своеобразия экологических условий.

В процессе дальнейшего приспособления этих моллюс-



ков к разнообразным биотопам акчагыльского моря происходит усиленное видообразование и широкая экогенетическая экспансия образовавшихся среднеакчагыльских видов. Расселение организмов происходило как в сторону освоения прибрежных, так и в направлении глубоководных местообитаний.

## ГЛАВА VI

### ФИЛОГЕНИЯ АВИМАКТР АКЧАГЫЛА ВОСТОЧНОЙ ГРУЗИИ

В акчагыльских отложениях Восточной Грузии и других пунктов южной полосы СССР широким распространением пользуются представители семейства *Mastridae*, которые, в отличие от кардид, имеют гладкую раковину без скульптурных элементов. Поэтому, при изучении этих ископаемых, особое внимание обращается на внутреннее строение раковины, в частности, на замочный аппарат.

Как мы уже отмечали, своеобразное строение замочного аппарата акчагыльских мактрин побудило В. П. Колесникова (1950, стр. 28) выделить самостоятельный род *Avimactra*. Тщательное изучение авимактр акчагыла Восточной Грузии показало, что их развитие в течение акчагыльского времени шло по нескольким направлениям.

Среди акчагыльских авимактр особо можно выделить *Avimactra subcaspia* (Andrus.), который, как неоднократно отмечал В. П. Колесников (1950), дает начало многим акчагыльским авимактрам. Таких филогенетических ветвей, для которых исходной формой можно предположить *A. subcaspia*, по-видимому, четыре (схема I, стр. 60).

Как известно, авимактрам вообще присуща значительная внутривидовая изменчивость. Изменчивость тех или иных внутривидовых признаков часто имеет определенный направленный характер.

Рассмотрим развитие одной филогенетической ветви. *A. subcaspia* обладает настолько изменчивыми раковинами, что Н. И. Андрусов (1902), определяя ее, дал большое количество переходных форм от *A. subcaspia* к *A. karabugasica*.

Часть особей *A. subcaspia* проявляет некоторую тенденцию к удлинению и уплощению раковины, при этом замок становится более массивным. В левой створке наблюдается раздвоенность кардинального зуба и отросток редуцированного заднего кардинального зуба, который хорошо заметен у *A. subcaspia*. Переходные формы от *A. subcaspia* к *A. karabugasica*, которые часто встречаются в нашем материале и, по-видимому, имеют определенное таксономическое значение, мы выделили в подвид *Avimactra subcaspia kachetica* Djikia subsp. nov.

Дальнейшее развитие этой ветви приводит к образованию *A. karabugasica*, раковина которой, сильно удлиненная, плоская, овальная. Замок более толстый. В левой створке у кардинального зуба наблюдается слабый зачаток раздвоения. Отросток редуцированного заднего кардинального зуба совершенно исчезает. В правой створке нижние боковые зубы становятся более массивными.

В среднем акчагыле дальнейшее развитие ветви *A. karabugasica* приводит к образованию *A. stavropolitana* Koles.; для особей этого вида характерны: сильная уплощенность их довольно тонкостенных створок, понижение макушки, сглаживание киля, сильная удлиненность и неравносторонность. Замок сравнительно толстый, но своеобразный. Боковые зубы на толстостенной передней части раковины массивные, а на более тонкостенной задней — тонкие. Этим видом, по-видимому, завершается одна короткая филогенетическая ветвь авимактр.

Другая филогенетическая ветвь *A. subcaspia* начинается с *A. imago*, которая также принадлежит к числу изменчивых видов. Значительную изменчивость испытывает форма раковины—от треугольной до удлиненно-треугольной. Удлиненные раковины этого вида очень напоминают *A. subcaspia*, от которого они отличаются более толстостенной раковиной и более массивным замком. Раздвоенность кардинального зуба левой створки на некоторых экземплярах едва заметна. Верхние боковые зубы становятся тоньше, чем у *A. subcaspia*, а нижние боковые зубы обеих створок массивные.

*A. imago* переходная форма от *A. subcaspia* к своеобразной

группе толстостенных среднеакчагыльских авимактр, в которую входят: *A. eldarica* Koles., *A. gedroitzi* Koles., *A. aktschagylica* Djikia sp. nov., *A. nazarlebi* Alz. Постепенное изменение особей *A. imago* приводит к образованию *A. eldarica*, который отличается от *A. imago* своей неравносторонностью, несимметричным положением макушки, более толстостенной раковиной. В левой створке на кардинальном зубе раздвоенность уже не наблюдается. В правой створке боковые зубы парные, из них верхние тонкие, а нижние массивные.

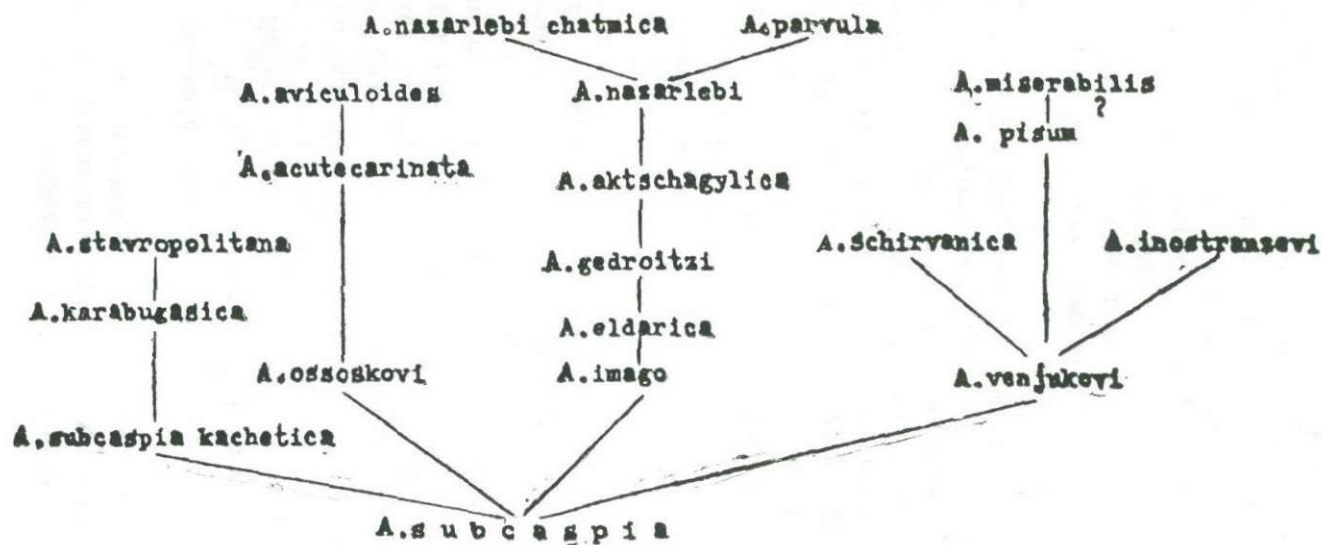
Следующий вид этой филогенетической ветви *A. gedroitzi* Koles. характеризуется более выпуклыми, неравносторонними, толстостенными раковинами. В отличие от *A. eldarica* у него наблюдается два кия, из которых один резкий, прослеживается от макушки к задне-нижнему углу, другой слабо заметный, идущий от макушки к нижнему краю створки.

У этого вида замок претерпевает дальнейшее изменение. Ослабляются кардинальные зубы и верхний задний боковой зуб на правой створке, а верхний передний боковой зуб исчезает. Нижние боковые зубы становятся более массивными. Замочная площадка в целом становится более или менее массивной.

В процессе дальнейшей эволюции у особей *A. gedroitzi* раковина становится еще более массивной. Изменение происходит и в замочном аппарате. В левой створке один высокий, очень тонкий кардинальный зуб. Боковые зубы массивные. В правой — очень низкий кардинальный зуб и парные боковые зубы, но верхние почти редуцированы, едва заметны. Нижние боковые зубы массивные. У этих особей вместо двух килей — один киль; по-видимому, у моллюска не было надобности второго кия, так как раковина была уже достаточно прочной. На основании всех этих признаков мы выделили новый вид *Avimacta aktschagylica* Djikia sp. nov. Его дальнейшее развитие дало начало представителям *A. nazarlebi* Alz.

Раковина *A. nazarlebi* еще более толстостенная, сильно выпуклая, с высокой макушкой. Замок становится более массивным, при сравнительно слабом развитии кардинальных





I. Филогенетическая схема акчалыльских авианктр

зубов. Верхние боковые зубы редуцированы, а нижние более массивные, чем у предыдущего вида.

Таким образом, в филогенетической линии при переходе от *A. subcaspia* к *A. itago* намечается тенденция к утолщению раковин, а замочный аппарат становится более массивным. Экологические данные о современных, близких к этой группе формах, свидетельствуют, что раковины со слабо выраженным синусом, т. е. имевшие очень короткие сифоны, не способны зарываться в грунт глубоко.

Следовательно, постепенное утолщение раковин, увеличение размеров, массивность замочного аппарата, а также развитие резко выраженного кия, были связаны с перемещением представителей этих моллюсков в более мелководную зону акчагыльского бассейна. Такое перемещение, по-видимому, находится в тесной связи с обмелением акчагыльского моря.

От *A. pazarlebi*, по нашему мнению, обособились две короткие, но самостоятельные ветви — *Avimactra pazarlebi chatmica Djikia* subsp. nov. и *A. parvula* Alz., которые, несмотря на то, что произошли от одного вида, имеют много отличительных черт. У *A. pazarlebi chatmica* раковина более неравносторонняя, вытянутая в высоту. В замке правой створки отсутствуют верхние боковые зубы. Закилевое поле, в отличие от *A. pazarlebi*, узкое, вогнутое.

Последующее развитие одной ветви *A. pazarlebi* приводит к образованию *A. parvula*, который отличается от *A. pazarlebi* очень маленькими размерами, более слабо выраженным килем и строением замка: в левой створке имеются два сросшихся кардинальных зуба, а на правой — один. Количество боковых зубов одинаковое с *A. pazarlebi*.

Короткие, округло-треугольной формы экземпляры *A. subcaspia* дали начало третьей филогенетической ветви и от них образовалась *A. venjukovi* (Andrus). У этого вида почти равносторонняя и более выпуклая раковина, чем у коротких *A. subcaspia*. Замок сравнительно тонкий. Количество зубов одинаковое, только кардинальный зуб у *A. venjukovi* почти не раздвоенный, узкий. В правой створке два кардинальных

зуба, которые сходятся друг с другом под острым углом и вверху почти срastaются.

Дальнейшее развитие одной линии этой ветви дает *Avimactra schirvanica* (Andrus.), которая отличается от *A. venjukovi* неравносторонней раковиной, выпуклостью створок, большими размерами и в левой створке нераздвоенным кардинальным зубом.

Процесс развития *A. venjukovi* в другом направлении, приводит к образованию *Avimactra inostranzevi* (Andrus.), округлые раковины которого очень напоминают *A. venjukovi*. Обычно их раковины более вытянуты в высоту, чем в длину. Замок левой створки отличается от *A. venjukovi* лишь длинными боковыми зубами и треугольным кардинальным зубом. В правой створке один раздвоенный кардинальный зуб и парные боковые. Нижние боковые зубы в виде тонких коротких пластинок.

По нашему мнению *A. venjukovi*, образовавшийся от *A. subcaspia*, кроме *A. schirvanica*, *A. inostranzevi*, дает начало и *Avimactra pisum* (Andrus.). Этот вид близок к мелким экземплярам *A. venjukovi*, но отличается от него толстостенной, сильно неравносторонней, выпуклой раковиной.

В виду того, что в нашем материале обнаружен лишь один экземпляр *Avimactra miserabilis* (Andrus.), да и описания этого вида у разных авторов приводятся на очень скудном материале, трудно быть уверенным, что *A. miserabilis* образовался от *A. pisum*. Но учитывая данные других исследователей (Г. И. Андрусов, 1902; В. П. Колесников, 1950) мы не отрицаем возможности существования филогенетической связи между этими видами.

В четвертую филогенетическую ветвь входят — *Avimactra ossoskovi* (Andrus.), *A. acutecarinata* (Andrus.) и *A. aviculoides* (Andrus.). Наиболее удлинённые экземпляры *A. subcaspia* трудно отличить от *A. ossoskovi*. Легкая вогнутость прикилевой части переднего поля, более выдающиеся макушки, более выпуклая раковина и вдавленность на заднем боковом зубе левой створки, в отличие от *A. subcaspia*, характерны для *A. ossoskovi*. У многих экземпляров *A. ossoskovi*, из Восточной Грузии,



более обособленный округлый киль и более оттянутый задний край. Особи с оттянутым задним краем и обособленным килем несколько напоминают следующий вид этой ветви — *A. acutecarinata* (Andrus.).

У *A. acutecarinata*, в отличие от *A. ossoskovi*, раковина неравносторонняя, сравнительно тонкостенная, удлиненная. Киль высокий, гребневидный. Закилевое поле почти плоское. Строение замка сходно с *A. ossoskovi*. В левой створке два боковых зуба и один небольшой треугольный кардинальный. Наблюдается вдавленность на заднем боксовом зубе левой створки, как и у *A. ossoskovi*. В правой створке боковые зубы парные, а кардинальный — один, раздвоенный.

Дальнейшее развитие этой ветви приводит к образованию *A. aviculoides* (Andrus.), который несколько напоминает наиболее короткие экземпляры *A. acutecarinata*. Они сходны и наличием кия, который у *A. aviculoides* отчетливый, редко гребневидный. Но раковина у этого вида более тонкостенная, плоская, треугольного очертания, неравносторонняя. Строением замка приближается к *A. acutecarinata*, но в отличие от него, у *A. aviculoides* верхние боковые зубы на правой створке отсутствуют.

Дальнейшее пополнение палеонтологического материала очевидно даст нам возможность уточнить эту схему. Филогения акчагыльских авимактр показывает, что моллюски, проникшие и приспособившиеся к новым условиям бассейна в течение раннего акчагыла, в среднем и, отчасти, позднем акчагыле подвергаются усиленной внутривидовой изменчивости, которая приводит к процессу видообразования.

## ГЛАВА VII

### О НЕКОТОРЫХ БИОНОМИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ АКЧАГЫЛЬСКОГО БАСЕЙНА ВОСТОЧНОЙ ГРУЗИИ

Неогеновые моря Понто-Каспийской области неоднократно сообщались и разобщались с океаническими водами, что влекло за собой изменения их гидрологического режима,

формирование же фауны происходило в различных экологических условиях.

Среди неогеновых бассейнов Понто-Каспийской области по степени солёности Л. Ш. Давиташвили (1937) различает шесть типов: 1) каспийский, 2) эвксинский, 3) каспийско-эвксинский, 4) обедненно-эвксинский, 5) эвксинско-морской и 6) псевдоэвксинский.

«Акчагыльский бассейн весьма своеобразен в биологическом отношении. В нем существовало лишь очень незначительное количество родовых групп морского происхождения, из моллюсков *Cardium* и *Macra*. Поэтому этот бассейн можно считать промежуточным между эвксинским и обедненно-эвксинским, или даже — и это было бы правильнее — отнести к последнему типу тем более, что солёность акчагыльского бассейна была, по видимому, низкой». Так характеризует Л. Ш. Давиташвили (1937, стр. 569) акчагыльский бассейн, относя его к обедненно-эвксинскому типу. По мнению К. А. Али-Заде (1954, стр. 190), солёность акчагыльского бассейна была выше солёности современного Каспийского моря и ниже Черного моря и варьировала в пределах 12.36—18.5‰ (?).

Систематический состав моллюсковой фауны раннеакчагыльского моря был однообразен, беден в родовом и видовом отношении. Наличие авимактр, кардинид и потамидесов, составляющих основную массу акчагыльских моллюсков, по мнению Н. И. Андрусова (1963, стр. 127), свидетельствует о том, что мы имеем дело с полуморской фауной.

Акчагыльскому времени в Каспийской области предшествовало балаханское время, в течение которого отложилась так называемая продуктивная (балаханская) свита, лишенная моллюсковой фауны; поэтому присутствие в акчагыльской моллюсковой фауне морских элементов можно объяснить вторжением в рассматриваемый бассейн океанических вод в раннем акчагыле.

Вместе с океаническими водами в акчагыльский бассейн проникла фауна морского типа, которая в дальнейшем дала начало разнообразной моллюсковой фауне акчагыла.

Детальное изучение моллюсковых, а также остракодовых комплексов, особенностей их вертикального и простран-

ственного распределения в геологических разрезах, позволило нам проследить в пределах Восточной Грузии три этапа в развитии акчагыльской фауны. На основании этого мы попытаемся охарактеризовать биономические условия акчагыльского бассейна Восточной Грузии.

В начале акчагыльского века, после кратковременного соединения бассейна с океаном, произошло проникновение и расселение нескольких форм морского происхождения.

Отложения нижнего акчагыла Восточной Грузии литологически представлены чередованием плотных, грубозернистых песчаников, мелкозернистых глинистых песчаников, глин и конгломератов. Фаунистически нижний акчагыл беден, охарактеризован небольшим количеством родов и видов, с преобладанием мактрид. Чаше встречаются: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus., *Potamides caspius* Andrus.

*Avimactra subcaspia* (Andrus.) встречается по всему разрезу акчагыла и свойственна, как мелководным, так и более глубоководным образованиям акчагыльского яруса. Современные представители рода *Mactra* приурочены к прибрежной части сублиторальной зоны и обитают на самых разнообразных грунтах. Они являются эвригалинными моллюсками, живущими при солености от 17 до 37‰ (Справочник по экологии морских двустворок, 1966, стр. 241).

Известно, что мактры встречаются обычно в субтропических и умеренных морях. Однако, судя по распространению их в северных водах (Чукотское, Охотское, Баренцево моря), они хорошо переносят и низкие температуры до 10—12° (Справочник по экологии морских двустворок, 1966, стр. 241).

*Cardium dombra* Andrus. встречается по всему разрезу акчагыльских отложений и отличается, по-видимому, значительной эвригалинностью, также как и близко стоящий к нему *Cardium edule* L., который является типичной эвригалинной формой с обширным ареалом распространения.

*C. edule* встречается как в сильно опресненных, так и в осолоненных заливах и лиманах, в водах соленостью от 5 до 45‰ (Справочник по экологии морских двустворок, 1966, стр. 165).



Современные представители рода *Cardium* имеют сравнительно небольшой батиметрический диапазон, который ограничивается литоральной и sublиторальной зонами. Но некоторые виды, например, *C. edule* встречается от прибрежной зоны до глубины 1500 м. Кардииды живут в воде, обогащенной кислородом и плохо переносят условия застойных вод. Некоторые представители рода *Cardium* способны переносить кратковременный дефицит кислорода. Но большинство видов предпочитает воды, хорошо аэрируемые. Об этом свидетельствует приуроченность наиболее плотных поселений кардиумов к мелководью, песчаным прунтам, обычно хорошо вентилируемым и богатым кислородом (Справочник по экологии морских двустворок, 1966, стр. 166).

Мы предполагаем, что представители группы *C. dombra* были обитателями относительно мелководной полосы моря, так как они встречаются в отложениях, не оставляющих сомнения в их прибрежно-мелководном характере. Следует отметить, что наряду с формами, имеющими мантийную линию без синуса, встречаются формы с несколько увеличенной, а также с сильно развитой сифональной выемкой. Так, например, *C. dombra* был снабжен очень короткими сифонами, *C. dombra magna* — несколько удлинненными, а *C. siphonophorum* — длинными сифонами.

Наличие сифонов, развитых в той или иной степени, указывает на различный образ жизни этих организмов. Вероятно, все эти формы обитали в различных экологических нишах одного и того же участка мелководного акчагыльского моря. *C. dombra* зарывался в грунт неглубоко, *C. dombra magna* сравнительно глубже, а *C. siphonophorum* располагается более глубоко, чем *C. dombra magna*.

*Potamides caspius* Andrus. также, как и *Avimactra subcaspi*a и *Cardium dombra*, встречается по всему разрезу акчагыла. Современные представители рода *Potamides* живут на илисто-песчаных и тонкопесчаных грунтах. Глубинный диапазон колеблется в пределах от 5 до 100 м. Они отличаются значительной эвригалинностью, от 5 до 30%. (Справочник по экологии морских брюхоногих, 1968, стр. 56).

Следовательно представители всех трех родов, по-видимому, были наиболее эврибионтными формами.

Отложения нижнего акчагыла Восточной Грузии (М. Л. Векуа, 1969) содержат следующую фауну остракод — *Darwinula stevensoni* (Br. et Rob.), *Candona convexa* Liv., *Candona combibo* Liv., *Candona neglecta* Sars., *Cyprideis littoralis* (Brady), *C. torosa* (Jones), *Loxosconcha eichwaldi* Liv.

Остракоды, как известно, легко переносят изменения солевой концентрации вод, живут как в морских, так и в лагунных, лагунно-озерных бассейнах, в реках и, таким образом, являются эвригалинными (З. С. Бронштейн, 1947; В. Г. Камышева-Елплатьевская, В. В. Спирина, 1955).

По данным М. Л. Векуа (1969, стр. 103—104), большинство остракод нижнего акчагыла является формами, общими для отложений понта и продуктивной толщи, за исключением *Candona combibo* Liv. и *C. convexa*, которые обнаружены пока только в акчагыле. Присутствие в акчагыле форм, характерных для понтического и балаханского времени свидетельствует о том, что соленость акчагыльского моря была не особенно высокой по сравнению с предшествующими балаханским и понтическим бассейнами.

По мнению М. Л. Векуа (1969, стр. 104), часть пресноводных видов (*Darwinula stevensoni*) проникли в акчагыльский бассейн из рек в его наиболее опресненные участки. Возможно, что эти остракоды в начале акчагыла заселяли более прибрежные и опресненные участки бассейна.

Таким образом, экологический анализ моллюсков, характер отложений и комплексы остракод позволяют заключить, что раннеакчагыльский бассейн был мелководным, солоноватоводным (с заметно пониженной соленостью).

Второй этап развития фауны соответствует среднеакчагыльскому времени. Среднеакчагыльские отложения литологически представлены: чередованием глин, песчанистых глин, мелкозернистых песчаников и глинистых песчаников. Фаунистически средний акчагыл, по сравнению с нижним, богат. Характеризуется он расцветом как моллюсковой, так и остракодовой фауны.

В среднем акчагыле наблюдается усиленная внутривидовая изменчивость и высокий темп видообразования. Так, например, от раннеакчагыльских мактрид происходит эндемичная, своеобразная группа авимактр, представленная формами: *Avimactra aviculoidea* (Andrus.), *A. acutecarinata* (Andrus.) и др.

Раковины этих моллюсков довольно крупные, тонкостенные, снабжены гребневидным килем, который, очевидно, был нужен для укрепления раковины, как это наблюдается у некоторых авикардиумов среднего акчагыла. Жили эти моллюски, по-видимому, в неглубоких частях моря и погружались в субстрат.

В среднем акчагыле появляется также новый эндемичный подрод *Avicardium* (В. П. Колесников, 1950). В этот подрод входят три группы тонкостенных кардиид: *Cardium* (*Avicardium*) *nikitini* Andrus., *C. (A.) radiiferum* Andrus., *C. (A.) dahestanicum* Andrus. Развитие каждой группы шло по разным направлениям в зависимости от условий местообитаний.

У тонкостенных авикардиумов, со слабо развитым замком: *C. (A.) nikitini* Andrus., *C. (A.) kamischense* Usp., *C. (A.) cucur-tense* Andrus., происходит постепенное сглаживание ребер. В связи с этим можно предположить, что их развитие происходило в сравнительно спокойной обстановке в области тихих заливов с илистым дном.

В глинах и глинистых песчаниках среднего акчагыла очень часто встречаются *Cardium* (*Avicardium*) *radiiferum* Andrus., *C. (A.) uspenskaia* Koles., *C. (A.) trinacria* Andrus. Расширение и крыловидное оттягивание заднего поля раковины, уплощенность и тонкостенность створок, свидетельствуют о том, что эти моллюски были приспособлены к жизни в относительно спокойной обстановке с илистым дном.

Своеобразная форма раковин этих моллюсков, по-видимому, способствовала быстрому погружению животного в субстрат.

Таким образом, проникшие в солонатоводный раннеакчагыльский бассейн эвригалинные морские иммигранты и некоторые пресноводные формы продолжали в среднеакчагыльском бассейне развиваться и приспосабливаться к новым условиям су-



ществования. В процессе дальнейшего приспособления этих моллюсков к разнообразным биотопам акчагыльского моря формируется автохтонная фауна. Таковы характерные среднеакчагыльские моллюски: *Avimactra nazarlebi* Alz., *A. gedroitzii* Koles., *A. acutecarinata* (Andrus.), *Cardium siphonophorum* Andrus., *C. (Avicardium) radiiferum* Andrus., *C. (A.) kamischense* Usp., *C. (A.) nikitini* Andrus., *C. (A.) cucurtense* Andrus. и др.

Помимо этих форм в среднеакчагыльских отложениях встречаются все раннеакчагыльские эвригалинные моллюски, что, быть может, свидетельствует о том, что соленость среднеакчагыльского бассейна заметно не отличалась от раннеакчагыльского.

В то же время среднеакчагыльские отложения Восточной Грузии охарактеризованы более богатой и разнообразной микрофауной, чем отложения нижнего акчагыла. Остракоды представлены следующими видами: *Iliocypris gibba* (Ramdohr), *I. bradyi* Sars., *Candoniella suzini* Schn., *Darwinula stevensoni* (Br. et Rob.), *Zonocypris membranae* (Livent.), *Limnocythere luculenta* Livent., *L. alveolata* Suzini, *Cyprideis littoralis* (Brady), *C. torosa* (Jones), *Leptocythere gubkini* Livent., *L. salianica* Livent., *L. andrussovi* (Livent.), *L. olivina* (Livent.), *Loxococoncha eichwaldi* Livent., *L. laevatulata* Livent., *L. varia* Suzini, *L. longiusculusa* Rosyjeva, *L. kopetdagica* Rosyjeva.

Согласно данным М. Л. Векуа (1969, стр. 105), фауна остракод, аналогично моллюскам, в среднем акчагыле достигает своего расцвета и представлена в основном комплексом эвригалинных (*Loxococoncha*, *Leptocythere*, *Limnocythere*, *Candona*) и пресноводных (*Iliocypris*, *Darwinula*, *Candoniella* и др.) родов.

Расцвет и разнообразие остракодовой фауны в среднем акчагыле можно объяснить приспособлением к условиям солоноватоводного режима всех ее представителей, обитавших в раннем акчагыле.

Позднеакчагыльское время (третий этап) характеризуется движениями земной коры, вызвавшими регрессию моря и изменение гидрологического режима бассейна в сторону опреснения (К. А. Али-Заде, 1954).

В верхнем акчагыле, в общем, наблюдается увеличение

песчанистого материала, указывающего, по всей вероятности, на обмеление бассейна. В начале позднего акчагыла еще встречаются эндемичные виды мактрид и кардиид, возникшие на концах филогенетических ветвей и те виды кардиид, которые, по-видимому, являются предками апшеронских кардиид.

В отложениях верхнего акчагыла обнаружена также обедненная остракодовая фауна, в которой преобладают пресноводные и эвригалинные остракоды из родов: *Pisocypris*, *Candona*, *Candoniella* и единичные *Pontocypris*. Совершенно исчезают представители родов морского происхождения, такие как *Leptocythere*, *Loxosoncha*, *Limnocythere*.

Со второй половины верхнего акчагыла, вымирают почти все автохтонные авикардиумы и авимактры, за исключением некоторых мелких авимактр. Вымирание этих моллюсков и остракод, очевидно, было связано с некоторым понижением солености позднеакчагыльского моря. В это время выжили лишь те моллюски, которые выдержали опреснение и приспособились к относительно низкому уровню солености. Выжившие формы характеризуются маленькими, но не карликовыми, размерами. К концу позднеакчагыльского времени и авимактры вымирают, а кардииды (представители церастодерм), приспособляясь к условиям еще более опресненного бассейна, постепенно видоизменяются и дают начало апшеронским кардидам.

В Восточной Грузии (в разрезе Квабеби) в фауне млекопитающих (Векуа А. К., 1972) одинаково широко представлены обитатели как влажных биотопов, так и относительно засушливой лесостепи типа саванн (винторогие и саблерогие антилопы, эосинцерос и квабебигиракс). Единичные находки остатков представителей открытых степных пространств (страус, газель, гиппарион), показывают, что степной ландшафт не имел в акчагыле особенно широкого развития.

Такое распределение группировок дает основание думать, что светлые леса, лесостепи и пониженные заболоченные участки занимали в это время на территории Восточной

Грузии, и, в частности, Южной Кахетии, большие пространства (Векуа А. К., 1972, стр. 335).

Таким образом, судя по экологическому составу фауны млекопитающих, в акчагыле Восточной Грузии климат должен был быть теплым, умеренно влажным, способствовавшим развитию лесостепного ландшафта саванного типа, с довольно обширными заболоченными участками. Это предположение подтверждается также находками в толще костеносных слоев остатков лиственной флоры.

По данным М. Д. Узнадзе (1965, стр. 124), акчагыльская флора отличается от более древних флор Грузии отсутствием субтропического элемента. Растительность представлена в основном видами горных лесов теплоумеренного и умеренного климата и формами прибрежной формации.

Таким образом, характер отложений и фаунистические комплексы показывают, что раннеакчагыльский бассейн был мелководным с заметно пониженной соленостью, по сравнению с открытыми морями.

В среднеакчагыльском бассейне наряду с нижеакчагыльскими моллюсками и остракодами обитали эндемичные, собственно среднеакчагыльские формы, образовавшиеся от раннеакчагыльских в процессе приспособления их к разнообразным условиям существования.

Пышный расцвет и разнообразие этих организмов мы склонны объяснить их приспособлением к разнообразным условиям солоноватоводного акчагыльского бассейна.

В начале позднеакчагыльского времени встречаются малочисленные эндемичные виды моллюсков и обедненная остракодовая фауна, состоящая из пресноводных и эвригаллиных форм.

Во второй половине позднего акчагыла происходит вымирание основной массы моллюсков и остракод. Выживают лишь очень мелкие авимактры и немногие кардииды, а число пресноводных элементов заметно возрастает. Почти полное вымирание эвригаллиных элементов, уменьшение размеров всех выживших мактрид и кардиид и преобладание пресноводных родов показывает, что на протяжении позднеакчагыльского времени бассейн постепенно опреснялся.



Экологический состав фауны млекопитающих и данные палеоботаники наводят на мысль, что в акчагыле Восточной Грузии климат был теплым, умеренно влажным, способствовавшим развитию лесостепного ландшафта саванного типа, с довольно обширными заболоченными участками.

## ГЛАВА VIII

### К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ АКЧАГЫЛЬСКОЙ МОРСКОЙ МОЛЛЮСКОВОЙ ФАУНЫ

Вопрос о происхождении акчагыльской морской моллюсковой фауны издавна вызывает большой интерес многих исследователей, но тем не менее, он до сих пор остается дискуссионным.

О происхождении акчагыльской морской моллюсковой фауны, как мы уже отмечали, существуют две гипотезы, выдвинутые Н. И. Андрусовым (1923, стр. 286).

По первой гипотезе, замкнутый бассейн Черноморско-Каспийской области соединился кратковременно с открытым морем, откуда происходила миграция нескольких эвригалинных форм, способных обитать в неблагоприятных гидрологических условиях.

Согласно второй гипотезе, в пределах Черноморско-Каспийского бассейна находились особые участки — убежища, или «азили», — в которых те или другие виды могли пережить, а затем оттуда снова распространиться при более благоприятных условиях.

Сам Н. И. Андрусов (1923), а позже А. А. Али-Заде (1961) и некоторые другие исследователи (И. М. Губкин, 1931; В. В. Богачев, 1932) высказывались за гипотезу «азилей» и предками акчагыльских морских моллюсков считали сарматские формы.

Иного взгляда придерживаются Л. Ш. Давиташвили (1933), В. П. Колесников (1950), К. А. Али-Заде (1954) и некоторые другие авторы.

По мнению Л. Ш. Давиташвили (1933, стр. 164), «... акчагыльские морские моллюски, по-видимому, не являются

потомками сарматских; поэтому гипотеза о переживании предков акчагыльских морских моллюсков в каких бы то ни было «убежищах», азиях — своеобразных, замкнутых бассейнах — встречает немалые затруднения. Возможно, что путь разрешения проблемы происхождения акчагыльской фауны лежит через признание нового, хотя и кратковременного и затрудненного соединения с океаном».

В монографии, посвященной акчагылу Туркменистана, А. А. Али-Заде (1967) считает доказанным происхождение моллюсковой фауны акчагыла от сарматской. В этой работе автор описал 231 вид двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Среди них для акчагыла фигурируют новые роды *Cryptomactra*, *Lutraria* и подрод *Replidactna*. В описательной части А. А. Али-Заде сравнивает некоторые акчагыльские моллюски с сарматскими и считает их филогенетически взаимосвязанными.

На основании собранного нами материала из акчагыльских отложений Восточной Грузии (юго-восточная часть Кахети), существующей литературы по акчагыльской фауне Юга СССР, а также анализа некоторых сарматских моллюсков, мы попытаемся высказать некоторые соображения о происхождении акчагыльской морской моллюсковой фауны.

Фауна акчагыльских отложений Восточной Грузии состоит главным образом из многочисленных видов родов *Cardium*, *Avimactra*, *Potamides*. Среди представителей рода *Cardium* можно различить две группы. К первой группе относятся те сравнительно небольшие формы, с раковинами округлых очертаний, относительно толстостенными створками и хорошо выраженными ребрами, среди которых выделяется *Cardium dombra* Andrus., одна из основных исходных форм.

*C. dombra* Andrus. очень близок к *Cardium edule* Linné (подрод *Cerastoderma*). Сходство *C. edule* с *C. dombra* настолько велико, что формы, несомненно принадлежащие к *C. dombra*, обнаруженные в «болгарской» фации акчагыльских пластов, Н. И. Андрусов (1963, стр. 110) определяет как *C. edule*.

Продольные бороздки, наблюдаемые на ребрах у *C. dombra*, ясно выражены и у *C. edule* L. (табл. XI, фиг. 1). Для акчагыльских кардинид характерна также продольная штриховка, ко-

торая хорошо заметна и у большинства особей *C. edule* L. Помимо этого, сходство выражается в очертании раковин. В общем *C. dombra* (рис. 1, фиг. А, стр. 74), по своим признакам мало отличается от *C. edule*; основное отличие между ними выражено в сечении ребер, которые у *C. edule* всегда ясно чешуйчатые, выпуклее и округлее, чем у акчагыльского вида. Раковина у *C. edule* более выпуклая, с макушками, завернутыми вперед (рис. 1, фиг. Б).

Учитывая большое сходство *C. dombra* с *C. (Cerastoderma) edule* мы полностью разделяем мнение А. Г. Эберзина (1955, 1965), Н. М. Кукавадзе (1964), С. В. Попова (1974) об отнесении группы *C. dombra* к подроду *Cerastoderma*. Следует отметить, что И. А. Коробков (1954, стр. 118) и Н. П. Парамонова (1971) допускали возможность отнесения большинства сарматских кардиид к подроду *Cerastoderma* в виду их сходства с *C. edule*.

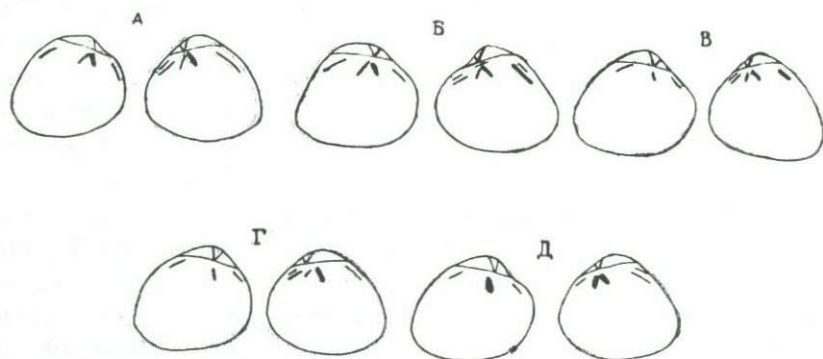


Рис. 1. Схема строения зубного аппарата: А — *Cardium dombra* Andrus.; Б — *Cardium edule* Linné; В — *Cardium ingratum perfida* Koles.; Г — *Cardium ingratum* Koles.; Д — *Cardium obsoletum* Eichw. (по В. П. Колесникову, 1935)

Однако примечательно, что В. П. Колесников (1935), большой знаток сарматской фауны, не отмечал церастодерм в сармате. Исходным видом, для сарматских кардиид В. П. Колесников считал *C. obsoletum* Eichw., который характеризуется наличием хорошо развитого толстого замочного аппарата: в правой створке имеются два толстых кардинальных



зуба, в левой — один толстый кардинальный зуб. Боковые зубы расположены близко к кардинальным. На ребрах у этого вида наблюдается хорошо заметная чешуйчатость. В отличие от сарматского вида, для *C. edule*, который является типовым видом подрода *Cerastoderma*, характерны: слабый замочный аппарат, боковые зубы удаленные от кардинальных, а на ребрах кроме чешуйчатости наблюдаются продольные бороздки и штриховки. Следовательно, имея такие явственные отличия они не могут принадлежать к одному и тому же подроду.

Сравнивая *C. dombra* с некоторыми сарматскими кардинадами, например, с *Cardium ingratum perfida* Koles. (табл. XI, фиг. 2), мы находим, что между ними существует большое сходство, которое выражается в очертании раковин и в строении зубного аппарата. Следует отметить, что в правой створке у них имеются по два кардинальных зуба и одинаковое количество боковых зубов на обоих створках. Однако у *C. ingratum perfida* (рис. 1, фиг. В) в левой створке наблюдается один кардинальный зуб, в то время, как у *C. dombra* в левой створке наблюдаются два кардинальных зуба. Незначительное отличие между сарматским и акчагыльским видами выражено и в количестве ребер, которые у сарматских форм 24—28, а у акчагыльских — 19—25.

Также сходны *C. dombra* и *Cardium ingratum* Koles. (табл. XI, фиг. 3), которого А. А. Али-Заде (1967, стр. 105) считает предком для акчагыльского вида. Сходны у этих двух видов очертания раковин, характер ребристости, а также строение замка: в первой створке как у акчагыльского, так и у сарматского вида имеются по два кардинальных зуба, передние боковые зубы парные, а задние непарные. В левой створке у *C. ingratum* (рис. 1, фиг. Г) наблюдается лишь один кардинальный зуб, а у акчагыльского вида — два кардинальных зуба. Боковые зубы у обоих видов непарные.

Такое же сходство обнаруживает *C. dombra* с сарматским видом *Cardium obsoletum* Eichw. (табл. XI, фиг. 4; рис. 1, фиг. Д). Сарматский вид имеет примерно такие же очертания, размеры и характер ребристости, как *C. dombra*. Они сходны и строением зубного аппарата. Замок левой

створки *C. dombra* состоит из двух небольших кардинальных зубов, по бокам которых расположены передний и задний боковые зубы. У сарматского вида в левой створке боковые зубы также непарные, как и у акчагыльского вида, но в отличие от *C. dombra* имеется лишь один кардинальный зуб.

В правой створке у акчагыльского вида два кардинальных зуба, два передних и один задний боковой зуб. У *C. obsoletum* в правой створке также два кардинальных зуба, как у *C. dombra*. Отличаются они лишь тем, что у сарматского вида на этой створке имеется один передний боковой и два задних боковых зуба. При этом верхний из этих последних очень мал и не всегда хорошо заметен.

Развивая идею о связи акчагыльской фауны со среднесарматской, предком для *C. korschini* Andrus. A. A. Али-Заде (1967, стр. 159) считает среднесарматский *Cardium desperatum* Koles. (табл. XI, фиг. 5). Мы находим, что сходство между ними выражается в очертаниях раковины и в строении замочного аппарата. Замок *C. korschini* (рис. 2, фиг. А) состоит в каждой створке из двух хорошо развитых кардинальных зубов. В левой створке имеется два боковых (передний и задний) зуба, а в правой створке кроме утолщенных боковых зубов имеется еще слабо развитый передний боковой зуб.

В замке правой створки у *C. desperatum* (рис. 2, фиг. Б) наблюдаются два кардинальных и два коротких пластинчатых боковых зуба, как у *C. korschini* (табл. III, фиг. 1—3). Отличие между сарматским и акчагыльским видами выражается лишь в том, что в замке левой створки *C. desperatum* наблюдается один толстый кардинальный зуб. Количество боковых зубов левой створки одинаковое у обоих видов.

Во вторую группу акчагыльских кардий входят крыловидно расширенные, тонкостенные формы, со слабо развитым замком и относительно слабо выраженной ребристостью. На основании этих признаков В. П. Колесников среди акчагыльских кардий выделил подрод *Avicardium* (1950, стр. 50).

Не разделяя мнение В. П. Колесникова и К. А. Али-Заде, А. А. Али-Заде отрицает существование подрода *Avicardium*, исключая его из филогенетической схемы акчагыльских кардий.

Типовым видом подрода *Avicardium* является *Cardium* (*Avicardium*) *nikitini* (табл. XII, фиг. 1), но помимо этого одним из типичных считается также и *C.* (*Avicardium*) *radiiferum* Andrus. (табл. XII, фиг. 3). Для А. А. Али-Заде обе формы — потомки сарматского *C.* (*Kubanocardium*) *laevigatoloweni* Koles. (табл. XII, фиг. 2). Между *C.* (*Avicardium*) *nikitini* и *C.* (*K.*) *laevigatoloweni* имеется большое сходство во внешней форме раковины и в строении замочного аппарата: в замочном аппарате левой створки у ачкагыльского вида наблюдается большой

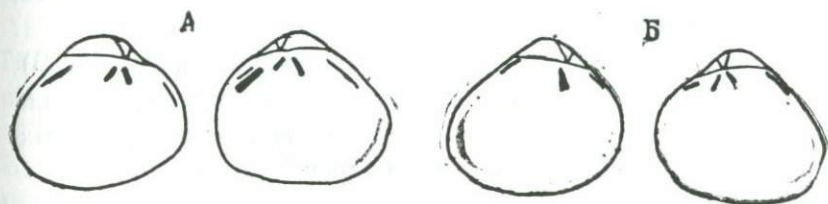


Рис. 2. Схема строения зубного аппарата: А — *Cardium korschini* Andrus.; Б — *Cardium desperatum* Koles. (по В. П. Колесникову, 1935)

бугоркообразный кардинальный зуб. В правой створке кардинальный зуб отсутствует или имеется рудимент этого зуба. У *C.* (*Avicardium*) *nikitini* (рис. 3, фиг. А.) боковые зубы представлены слабыми рудиментами, но все же наблюдаемы.

Замок левой створки сарматского *C.* (*Kubanocardium*)

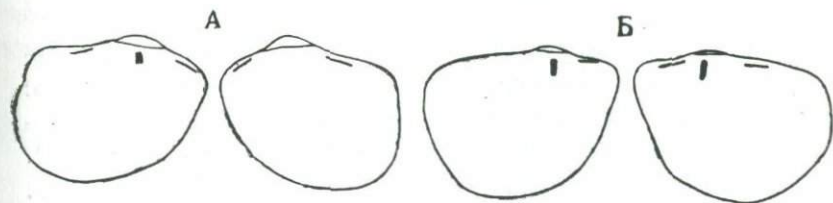


Рис. 3. Схема строения зубного аппарата: А — *Cardium* (*Avicardium*) *nikitini* Andrus.; Б — *Cardium* (*Kubanocardium*) *laevigatoloweni* Koles. (по В. П. Колесникову, 1935)

*laevigatoloweni* состоит из одного кардинального зуба и переднего, едва заметного, бокового зуба. Задний боковой зуб отсутствует. А в правой створке также имеются один кардинальный зуб и два боковых (передний и задний) зуба.



Такое же сходство наблюдается между *C. (Avicardium) radiiferum* Andrus. (рис. 4, фиг. А) и сарматским *C. (Kubanocardium) loweni* Sinz. (табл. XII, фиг. 4). Их сближает резко выраженная чешуйчатость ребер, крыловидно оттянутые задние края, а также строение замка. Замок левой створки акчагыльского вида состоит только из боковых зубов: передний, короткий, слабый, а задний — длинный. В правой створке наблюдаются рудиментарный передний боковой зуб, крохотный бугорок, соответствующий заднему кардинальному зубу, и задние боковые зубы.

В замке *C. (Kubanocardium) loweni* Sinz. (рис. 4, фиг. Б) в каждой створке имеется толстый, шипообразный кардинальный зуб. Боковые зубы, имеющие вид тонких и длинных пластинок, наблюдаются лишь на правой створке.

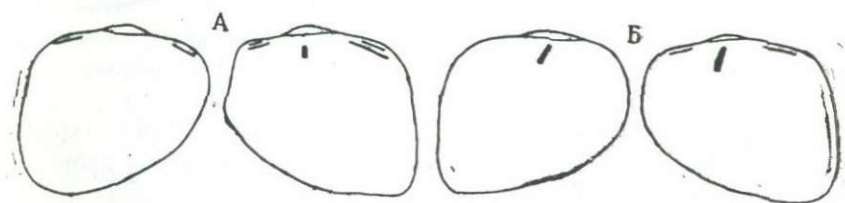


Рис. 4. Схема строения зубного аппарата: А — *Cardium (Avicardium) radiiferum* Andrus.; Б — *Cardium (Kubanocardium) loweni* Sinz. (по В. П. Колесникову, 1935)

Можно было бы сравнить и убедиться в сходстве акчагыльских кардиид с такими сарматскими кардидами как, например: *Cardium (Avicardium) dahestanicum* Usp. и *Cardium plicatofittoni* Sinz., *Cardium (Avicardium) trinacria* Andrus. и *C. barboti* R. Hoern., *C. (Avicardium) mainacanicum* Andrus. и *C. inflatum* Sinz.

С. В. Попов (1974, стр. 18), изучив микроструктуру раковин представителей семейства *Cardiidae*, отмечает, что данные по строению раковин свидетельствуют о невозможности филогенетической связи между сарматскими и акчагыльскими кардидами: микроструктура акчагыльских форм близка к типичным церастодермам, тогда как даже самые ранние сарматские кардииды имеют иное, очень видоизмененное строение.

Морфологическое сходство солоноватоводных кардиид, как справедливо отмечает С. В. Попов, скорее всего объясняется общностью их происхождения от немногих близких видов морских церастодерм и параллельным развитием в сходных условиях замкнутых водоемов.

В изученных нами отложениях акчагыла Восточной Грузии широко распространен также род *Avimactra* *Andrussow*. Между отдельными видами сарматских и акчагыльских мактр имеется большое сходство; например, сходными формами являются *Avimactra subcaspia* (*Andrus.*) (рис. 5, фиг. А) и сарматский — *Mactra caspia* *Eichw.* (табл. XII, фиг. 5). По ряду признаков они настолько сходны, что некоторые исследователи, например, И. Ф. Синцов (1912) и Т. Васкаутану (1929) не замечали почти никакой разницы между ними. И. Ф. Синцов предлагал даже объединить их под общим названием *M. caspia*, а Т. Васкаутану не смог отличить сарматских *M. caspia* от акчагыльских *Avimactra subcaspia* и их описал как *M. subcaspia*. Большое сходство наблюдается между этими видами не только в общих очертаниях, а также в замочном аппарате: замок левой створки как у акчагыльского вида, так и у сарматского состоит из одного кардинального зуба и из двух (переднего и заднего) боковых зубов.

В замке правой створки у акчагыльского вида имеется один кардинальный зуб и парные боковые зубы. А у сарматского вида замок правой створки состоит из одного раздвоенного кардинального зуба и из парных боковых.

Отличается *A. subcaspia* от *M. caspia* лишь своей неравносторонностью и более длинными боковыми зубами.

*A. subcaspia* можно сравнить также со среднесарматской *Mactra georgei* *Vaily* (табл. XII, фиг. 6), которую А. А. Али-Заде считает предковой формой для *A. subcaspia*. Они очень сходны очертаниями раковин и строением зубного аппарата. Замок *A. subcaspia* менее мощный, чем у *M. georgei*, но строение у них почти одинаковое. В замке левой створки у обоих видов имеются один, в нижней части слегка раздвоенный, кардинальный зуб и два боковых — передний и задний. В правой створке боковые зубы парные, кардинальный зуб у

*A. subcaspia* один, слабо развитый, у *M. georgei* тоже один, но внизу слегка раздвоенный.

Акчагыльскую *Avimactra nazarlebi* (Alz.) (рис. 6, фиг. А.) А. А. Али-Заде (1967, стр. 78) считает филогенетически связанной с сарматским *Mactra pallasii* Baily (табл. XIII, фиг. 1).

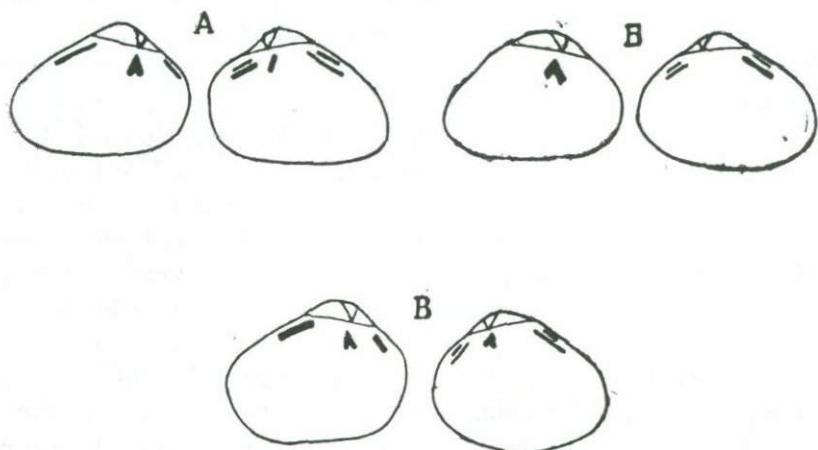


Рис. 5. Схема строения зубного аппарата: А — *Avimactra subcaspia* (Andrus.), Б — *Mactra caspia* Eichw.; В — *Mactra georgei* Baily (по В. П. Колесникову, 1935)

Между этими двумя видами существует большое сходство, которое выражается в общих очертаниях раковин и в строении зубного аппарата. Как у акчагыльского вида, так и у сарматского замок левой створки состоит из одного кардинального зуба и двух боковых зубов. В правой створке у обоих имеется один кардинальный зуб, а боковые у сарматского вида парные, что является единственным отличительным признаком между этими видами.

А. А. Али-Заде считает (1967, стр. 80) родственными среднесарматский вид *Mactra pallasii* и *A. gedroitzi* (рис. 6, фиг. В).

Эти виды тоже очень сходны между собой, особенно строением замочного аппарата. У обоих видов в замке левой створки имеются один кардинальный зуб и два боковых — передний и задний. А в правой створке у *A. gedroitzi* Koles.



наблюдаются один тонкий кардинальный зуб, один передний боковой и два задних боковых зуба. У сарматского же *Mactra pallasi* имеется один лямбдообразный кардинальный зуб и парные боковые зубы.

Акчагыльский вид отличается от сарматского менее выпуклой раковиной и средним килем.

Близки между собой также: *Avimactra venjukovi* (Andrus.) (табл. VII, фиг. 2 — 4) и *M. subvitaliana* Koles. (табл. XIII, фиг. 2).

Эти два вида имеют не только внешнее сходство, но и много общего в строении замочного аппарата. В левой створ-

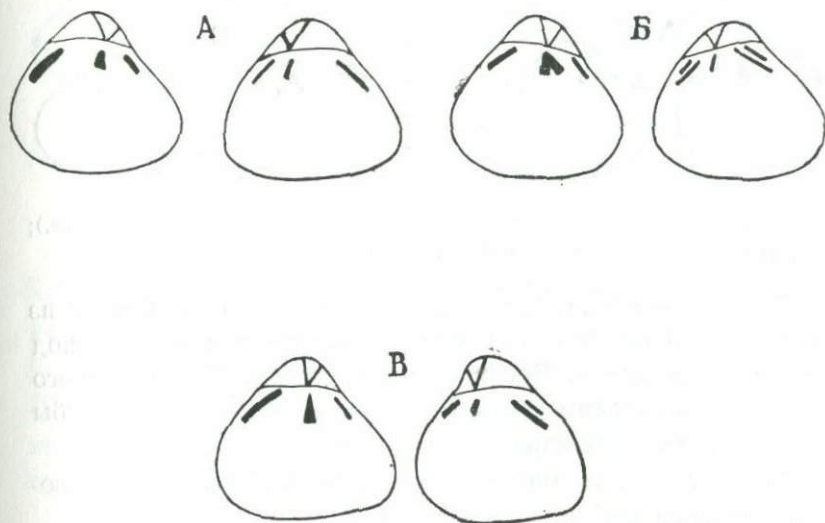


Рис. 6. Схема строения зубного аппарата: А — *Avimactra nazarlebi* (Alz.); Б — *Mactra pallasi* Baily; В — *Avimactra gedroitzi* Koles. (по В. П. Колесникову, 1935)

ке у акчагыльского вида замок состоит из одного кардинального зуба и двух боковых. У сарматского вида замок левой створки также состоит из двух боковых зубов (переднего и заднего) и одного кардинального зуба, ветви которого широко расставлены. А в правой створке у обоих видов имеется одинаковое количество зубов. Отличаются акчагыльские формы от сарматских более массивными и длинными боковыми

зубами и почти центральным расположением макушки, тогда как у *M. subvitaliana* (рис. 7, фиг. Б) низкая макушка загнута вперед.

Большое сходство обнаруживает *Avimactra karabugasica* (Andrus.) (рис. 8, фиг. А) со среднесарматской *Mactra tapesoides* Sinz. (табл. XIII, фиг. 3) по форме раковины и строению замочного аппарата. У акчагыльского вида в левой створке имеются тонкий, внизу слегка раздвоенный кардинальный зуб и два боковых зуба, а у *M. tapesoides* (рис. 8, фиг. Б) кардинальный зуб узкий, состоящий из двух плотно сросшихся пластин. На этой створке имеется два боковых зуба.

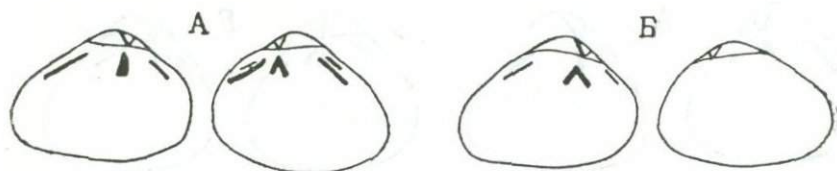


Рис. 7. Схема строения зубного аппарата: А— *Avimactra venjukovi* (Andrus.); Б — *Mactra subvitaliana* Koles. (по В. П. Колесникову, 1935).

Замок правой створки у акчагыльского вида состоит из одного кардинального зуба, ветви которого расходятся под очень острым углом. Боковые зубы парные. У сарматского вида в правой створке имеются также парные боковые зубы и один раздвоенный кардинальный зуб.

Отличается *A. karabugasica* от *M. tapesoides* своей неравносторонней раковинной.

Помимо мактрид и кардиид сходство наблюдается между сарматскими и акчагыльскими представителями надсемейства *Cerithiacea*. Как известно, потамиды, обильно представленные в акчагыле, почти полностью отсутствуют в среднем сармате, если не считать *Cerithium penetrabile* Koles. и *Cerithium menestrieri* d'Orb., относящихся к неизвестному в акчагыле роду *Terebralia* (Г. С. Пламядяла, 1971). Кроме того, в среднем сармате встречается вид *Cerithium comperei* d'Orb., принадлежащий к подроду *Thericium* рода *Cerithium*, который ничего общего с потамидами не имеет.

На основании сходства между акчагыльским *Potamides sumbarensis* Koles. и среднесарматским *Pirenella disjuncta* Sow., с одной стороны, и *Potamides caspius* Andrus. и *Cerithium nefaris* Koles, с другой, А. А. Али-Заде (1967, стр. 201) считает, что эти акчагыльские формы филогенетически связаны с сарматскими.

По систематике, принятой в «Основах палеонтологии», *Pirenella* является подродом рода *Potamides*, поэтому сходство между представителями этих таксономических единиц вполне допустимо.

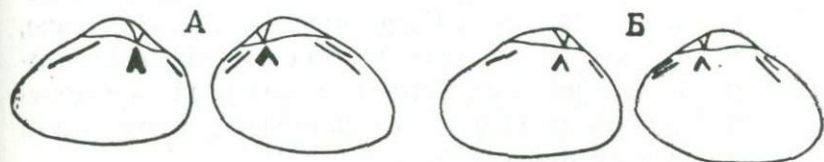


Рис. 8. Схема строения зубного аппарата: А — *Avimactra karabugasica* (Andrus.); Б — *Mactra tapesoides* Sinz. (по В. П. Колесникову, 1935)

А. А. Али-Заде (1967, стр. 201) *Potamides sumbarensis* Koles. сравнивает с сарматским *Cerithium disjunctum* Sow., но особенно близкое сходство находит с теми экземплярами *C. disjunctum*, которые описаны Е. Иекелнусом (1944, табл. 20, фиг. 12) под названием *Pirenella disjuncta* Sow. Сравнивая эти два вида мы пришли к выводу, что акчагыльский вид имеет много общего с сарматским.

В. П. Колесников (1950, стр. 97) находил сходство между акчагыльским *Potamides caspius* Andrus. и сарматским *Cerithium nefaris* Koles. Мы вполне согласны с В. П. Колесниковым в том, что эти виды близки между собой по размерам и количеству оборотов, но отличается сарматский вид от акчагыльского более крупными бугорками, и выпуклым ребристым основанием.

А. А. Али-Заде (1967, стр. 202) филогенетически взаимосвязанными считает также акчагыльский *Potamides eldaricus* Koles. и нижнесарматский *Cerithium hartbergense* Hilb. Сравнивая эти виды мы заметили большое сходство между



ними. Отличаются они лишь тем, что у акчагыльского вида на оборотах имеется 3, а не 4 бугорчатых спиральных ребра, как у сарматского вида.

Таким образом, сравнение отдельных видов акчагыльских и сарматских моллюсков, весьма убедительно показало, что между ними имеется большое сходство. Эти разновозрастные моллюски морфологически настолько близки между собой, что трудно считать их филогенетически взаимосвязанными, так как от среднего сармата до акчагыла весьма большой промежуток времени. Сарматские моллюски, давшие начало акчагыльским формам, за это время должны были очень сильно измениться. Следовательно, вполне логично, что, при таком допущении, акчагыльская морская моллюсковая фауна должна резко отличаться от предковой — сарматской. Наиболее естественно объяснить сходство между этими фаунами явлением гомеоморфии.

Не совсем понятным представляется нам указание А. А. Али-Заде (1967, стр. 32) на наличие представителя рода *Lutraria Lamarck* в акчагыльских отложениях Туркмении.

Начнем с того, что В. Фридберг (1934) дает описание *Lutraria lutraria* Lam. и в ее синонимике вносит *L. primipara* Eichw., *L. oblonga* Chemn., описанные М. Гёрнесом, и *L. lutraria* Lam., описанные в разное время различными авторами — Ф. Сакко (1901), Ф. Доллфус и Ч. Дотцанбер (1902) и С. Церулли — Ирелли (1909).

Описывая *L. primipara* Р. Л. Мерклин и Л. А. Невеская (1955) в ее синонимике включили *L. oblonga*, описанную Доллфусом и Дотцанбером (1902) и *L. lutraria*, описанную Фридбергом (1934).

По А. А. Али-Заде (1967, стр. 32), описанный им новый вид «*Lutraria*» *andrussovi* из верхнеакчагыльских отложений Туркмении, «теснейшим образом связан с *L. oblonga*», описанный М. Гёрнесом (1870).

Мы тщательно просмотрели описания всех этих видов, и сравнили их основные морфологические признаки с таковыми *L. andrussovi*.

По В. Фридбергу (1934, стр. 29) у *L. lutraria* раковина удлинённая, овальная, слегка выпуклая, неравносторонняя,

зияющая. Замок правой створки состоит из кардинального зуба, сильно расходящиеся ветви которого расположены под макушкой. В левой створке один сильно заостренный пластинчатый кардинальный зуб. Мантийная линия с глубоким синусом.

По И. Тиле (1934, стр. 903) у *L. (P.) oblonga* (Chemnitz), раковина удлинённая, с задней стороны скошенная. Макушка смещённая к переднему краю. В замке левой створки один кардинальный зуб сдавленный с боков. В правой створке два кардинальных зуба; задний кардинальный зуб высокий, передний — лежит непосредственно около переднего бокового зуба, отделяясь от последнего только бороздкой.

У *L. oblonga* Chemnitz (табл. XIV, фиг. 1), по М. Гёрнесу (1870, стр. 59), раковина неравносторонняя, удлинённая, овальная, зияющая. В замке правой створки один раздвоенный кардинальный зуб, ветви которого образуют острый угол. Замок левой створки состоит из одного кардинального зуба. Связочная ямка глубокая. Мантийная линия с очень глубоким синусом.

У *L. primipara* Eichw., (по Р. Л. Мерклину и Л. А. Невеской, 1955, стр. 85), раковина сильно неравносторонняя, спереди и сзади зияющая, гладкая, с концентрической струйчатостью. В замке левой створки один массивный, несколько расщепленный кардинальный зуб. В правой створке — два кардинальных зуба, расходящиеся под углом от макушки; боковые зубы развиты слабо или отсутствуют. Ямка для внутренней связки большая, треугольная.

Таким образом, описания *Lutraria oblonga* Chemnitz, *L. lutraria* L., *L. primipara* Eichw., по данным этих авторов, почти тождественны.

У акчагыльской «L.» *andrussovi* A. A. Z. (табл. XIV, фиг. 2), согласно описанию А. А. Али-Заде, замок левой створки состоит из раздвоенного кардинального зуба. Передний из них более толстый, а задний — в виде тонкой пластинки. Боковые зубы на левой створке лучше развиты, чем на правой.

В правой створке — один кардинальный зуб и боковые: передний и задний — едва заметны. Синус маленький, неглубокий. Раковина не зияет (рис. 9, фиг. Б).

Познакомившись с коллекциями А. А. Али-Заде, хранившимися в Баку, в Азербайджанском Государственном научно-исследовательском и проектном институте нефтяной промышленности (АзНИПИ нефть) и в Москве, в Музее земледения при МГУ, и просмотрев под биноклем строение замка у мелких, тонкостенных, прозрачных, удлиненных, че-

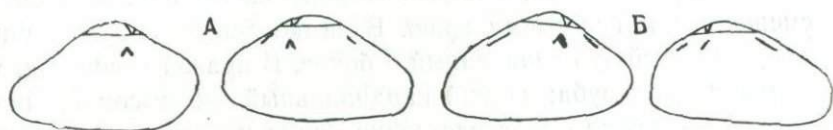


Рис. 9. Схема строения зубного аппарата; А — *Lutraria oblonga* Chemm. (по М. Гёрнесу, 1870); Б — «*Lutraria*» *andrussovi* А. А. З. (по А. А. Али-Заде, 1967)

тырехугольной формы раковин «*Lutraria*» *andrussovi* А. А. З. (рис. 10), мы обнаружили, что замок левой створки состоит из одного треугольного кардинального зуба с расширенным основанием. Боковые зубы (передний и задний) хорошо развиты.

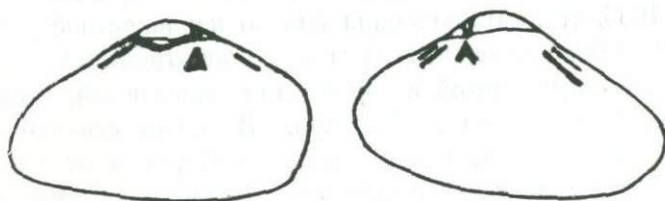


Рис. 10. Схема строения зубного аппарата «*Lutraria*» *andrussovi* А. А. З. (из коллекции А. А. Али-Заде)

В правой створке кардинальный зуб состоит из двух расходящихся пластинок. Передняя пластинка высокая и более тонкая, чем задняя. Боковые зубы парные. Верхние боковые зубы имеют вид тонких пластинок, а нижние боковые зубы — массивные.

Таким образом, несмотря на некоторое внешнее сходство, «*L.*» *andrussovi* резко отличается от *L. oblonga* (рис. 9, фиг. А). Основное отличие между этими видами заключается в строении зубного аппарата.



В левой створке у акчагыльского вида (по описаниям А. А. Али-Заде, 1967, стр. 99) один раздвоенный кардинальный зуб и слабо развитые боковые зубы. У того же акчагыльского вида (по нашим наблюдениям) один кардинальный зуб сверху узкий, а внизу с расширенным основанием, в виде треугольника, и два боковых, хорошо развитых зуба. У *L. oblonga*, с которой А. А. Али-Заде сравнивает акчагыльскую лютрарию, в левой створке имеется один кардинальный зуб.

В правой створке у акчагыльского вида (по описаниям А. А. Али-Заде, 1967, стр. 99) один кардинальный зуб и два, едва заметных боковых зуба. По нашим наблюдениям, у того же акчагыльского вида, на правой створке кардинальный зуб состоит из двух расходящихся пластинок, из которых передняя высокая и тоньше задней. Боковые зубы парные. Верхние боковые зубы имеют вид тонких пластинок, а нижние боковые зубы массивные. Что касается *L. oblonga*, она имеет один раздвоенный кардинальный зуб, ветви которого образуют острый угол, и рудименты боковых зубов.

Помимо этого, следует отметить, что такой существенный признак, как хорошо выраженный киль, в отличие от акчагыльского вида, у *L. oblonga* отсутствует. А зияние раковины характерное для лютрарии, у акчагыльского «*L.*» *andrusovi* вообще не наблюдается.

Принимая во внимание существенные отличия в строении замка, наличие киля и отсутствие зияния раковины, мы пришли к выводу, что формы, описанные под названием «*L.*» *andrusovi*, не относятся к лютрариям. Этот вид, по нашему мнению, обнаруживает большое сходство с *Avimactra stavropolitana* Koles. (табл. XIV, фиг. 3), который имеет небольшую, плоскую, очень удлиненную, тонкостенную, неравностороннюю раковину. Макушка слабая, едва выдающаяся. От макушки к задней, оттянутой и очень тонкостенной части раковины прослеживается более или менее округлый киль.

У *A. stavropolitana* замок левой створки состоит из одного короткого, массивного переднего бокового зуба, с как-бы отогнутым верхним концом, одного узкого сверху и слегка расширяющегося внизу тонкого кардинального зуба и одного очень длинного, тонкого заднего бокового зуба.

В правой створке наблюдаются передний боковой зуб, один кардинальный и два задних боковых. Передний боковой зуб короткий и толстый. Кардинальный зуб состоит из двух расположенных под острым углом и сросшихся верхними своими концами пластинок.

Таким образом, судя по описаниям и нашим наблюдениям, *A. stavropolitana* и „*L.* andrussovi сходны по очертаниям раковин, наличием округлого кия и почти тождественным строением замка.

Кроме того, по литературным данным, ископаемые и современные представители рода *Lutraria* считаются (Р. Л. Мерклин и Л. А. Невеская, 1955; Холм, 1959; Справочник по экологии морских двустворок, 1966) обитателями морей с более или менее нормальной соленостью. Ископаемые лютрарии в пределах СССР известны: в тортоне Западной Украины, в томаковских слоях Южной Украины, в чокраке северного Устюрта, в сартаганских слоях северо-западного и юго-восточного Устюрта (Р. Л. Мерклин и Л. А. Невеская, 1955, стр. 86). Все эти отложения признаны сформировавшимися в бассейне с соленостью более близкой к нормальной, чем акчагыльские.

Судя по общему комплексу моллюсков, акчагыльский бассейн, после кратковременного соединения с океаном, был замкнутым, солоноватоводным, причем позднеакчагыльский бассейн, в котором, по данным А. А. Али-Заде, обитала «*L.* andrussovi», считается еще более опресненным, чем раннеакчагыльский. Следовательно, данные по экологии также говорят не в пользу существования рода *Lutraria* в акчагыле.

Известно, что лютрарии ведут зарывающийся образ жизни и связь с окружающей средой осуществляется у них при помощи длинных сифонов (Справочник по экологии морских двустворок, 1966). Поэтому лютрарии имеют зиящую раковину (В. Фридберг, 1934, стр. 29; И. А. Коробков, 1954, стр. 113; Р. Л. Мерклин и Л. А. Невеская, 1955, стр. 8). Отсутствие зияния у акчагыльского вида «*L.* andrussovi», А. А. Али-Заде обосновывает иным образом жизни в акчагыльском бассейне (1967, стр. 100). Подобное объяснение нам кажется не совсем убедительным.

Кроме того, описав представителя рода *Lutraria* в акчагыле, А. А. Али-Заде явно противоречит разделяемой им гипотезе о происхождении акчагыльской фауны от сарматской, так как известно, что в сарматских отложениях лютрарии пока не обнаружены. По этому поводу А. А. Али-Заде (1967, стр. 100) пишет: «Наличие представителей этого рода в сарматских отложениях пока не установлено, однако нет сомнения, что при детальных поисках их остатки можно обнаружить и в сарматских слоях Туркмении».

Как нами уже было отмечено В. П. Колесников (1950, стр. 28) среди мактрид акчагыла выделил новый род *Avimactra*. Признаки, которые характеризуют всех авимактр, также хорошо выражены у *Avimactra acutecarinata* (Andrus.) (табл. XIV, фиг. 4). А. А. Али-Заде (1967, стр. 27) не признает род *Avimactra* и типовым видом для указанного им в акчагыле рода *Cryptomactra* считает *Mactra acutecarinata*.

Род *Cryptomactra*, выделенный Н. И. Андрусовым (1902) в сармате, помимо выше указанных признаков (В. П. Колесников, 1950, стр. 28), весьма характерных для рода *Avimactra*, отличается также от последней наличием двух кардинальных зубов в левой створке и отсутствием переднего верхнего бокового зуба в правой створке.

Кроме того, у сарматских *Cryptomactra pes-anseris* наблюдаются два хорошо выраженных кия, а у *C. pseudotellina* (табл. XIV, фиг. 6) хорошо выражен задний киль. В средней части раковины у последнего прослеживается угловатость, которая, по мнению В. П. Колесникова (1935, стр. 65), по своему положению соответствует второму килю *C. pes-anseris*.

По А. А. Али-Заде (1967, стр. 101) *Cryptomactra acutecarinata* (Andrus.) и *C. pes-anseris* Andrus. филогенетически взаимосвязаны, так как имеют много общих черт в строении раковины.

Сравнение сарматских *C. pes-anseris* (табл. XIV, фиг. 5) с акчагыльскими *A. acutecarinata* показало, что они очень сходны общими очертаниями, но отличаются друг от друга килем, который у *A. acutecarinata* один, а у *C. pes-anseris*—два кия. Некоторые отличия имеются и в строении замка: в левой створке у акчагыльского *A. acutecarinata* (рис. 11, фиг. А) отсутст-



вует второй кардинальный зуб, а в правой створке имеется слабо развитый передний верхний боковой зуб, который у сарматского *C. pes-anseris* (рис. 11, фиг. Б) полностью редуцирован.

Тот факт, что у сарматских криптомактр верхний передний боковой зуб правой створки полностью редуцирован, противоречит выделению рода *Cryptomactra* среди моллюсков

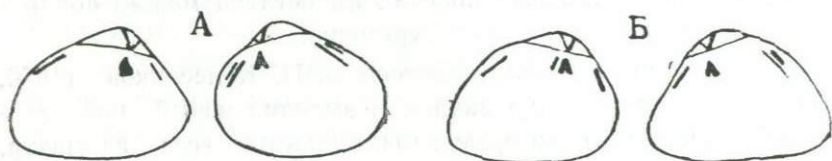


Рис. 11. Схема строения зубного аппарата: А — *Avimactra acutecarinata* (Andrus.); Б — *Cryptomactra pes-anseris* Andrus. (по В. П. Колесикову, 1935)

акчагыла, так как, в противном случае нужно допустить, что у акчагыльского потомка вновь развился уже редуцированный боковой зуб.

Исходя из этих фактов и соображений, выделение рода *Cryptomactra* среди акчагыльских мактринд мы считаем не обоснованным.

А. А. Али-Заде (1967, стр. 23) из верхнеакчагыльских отложений Туркмении описывает 9 представителей подрода *Replidasna*, и для каждого вида указывает предка из реплидакн сармата Румынии.

Подрод *Replidasna* установлен Е. Иекелиусом (1944) на основе своеобразного строения замочного аппарата у некоторых кардиид сарматского яруса Дакийской области. По Е. Иекелиусу (1944, стр. 106), у реплидакн кардинальные и боковые зубы загнуты кверху, выходя за пределы замочного края. Зубы часто срastaются с замочным краем, который также изгибается кверху. Этот процесс может заходить так далеко, что отклонившиеся кверху зубы и замочный край полностью сливаются и образуют широкую изогнутую пластинку. Такое своеобразное строение и утолщение замочного

аппарата реплидакн С. Жилле (1959, стр. 929—931) считает уродством, наблюдающимся у всех представителей рода *Limnocardium*. Это явление она объясняет либо неустойчивостью химической среды, нарушающей равновесие роста раковины, либо избытком содержания  $\text{CaCO}_3$  в воде. По мнению Жилле, формы, имеющие раковины с особо утолщенным замком, не жизнеспособны и гибнут, достигнув стадии диссоконха. Обычно их размеры не превышают 3 мм.

Далее Жилле приводит данные А. Паппа (1951) о нахождении форм (исключительно молодых особей) с таким же, отклоненным от нормального, строением замка в переходных слоях между сарматским и паннионским ярусами Венского бассейна (т. е. между средним и верхним сарматом Юга СССР. — Н. Д.). Подобное строение замка у кардиид Папп рассматривает как модификацию, которая могла образоваться в определенных условиях среды, например, в связи с поселением их на твердом гладком грунте.

Просматривая в коллекции А. А. Али-Заде сарматские и акчагыльские моллюски, определенные им как реплидакны, мы обратили внимание на то, что все они представлены толстостенными раковинами с необычайно утолщенным, отклонившимся от нормального строения, замком. Однако размеры их малы и общие очертания не соответствуют слишком массивному замку. Таким образом, создается впечатление, что эти раковины принадлежат особям, не достигшим зрелого возраста, как это отмечено у Жилле.

Особо следует отметить, что большинство исследователей не разделяет мнения Е. Иекелиуса относительно выделения подрода *Replidaspa* в качестве самостоятельной таксономической единицы. Например, в коллективном труде «Основы палеонтологии» (1960, стр. 120) этот подрод вовсе не упомянут. И. Шваргровский (1971), изучив сарматскую моллюсковую фауну Чехословакии, все формы, относимые Е. Иекелиусом к роду *Replidaspa*, включает в род *Cardium*. Он также отмечает (стр. 152), что «ни один исследователь до сих пор не принял выделенный Е. Иекелиусом род *Replidaspa*, который от рода *Cardium* отличается только гипертрофированным строением замка. Такие явления мы знаем также у других

родов (напр., *Egvilia*, *Abra*), без выделения их в особые роды или подроды».

Следует отметить, что в Черноморско-Каспийской области реплидакнообразные формы в сармате пока не обнаружены. Известно, что в сарматское время связь между Черноморско-Каспийской и Дакийской областями была затруднена, и может быть, это являлось причиной того, что дакийские эндемики не смогли проникнуть в Черноморско-Каспийскую область. Поэтому нам кажется несколько сомнительным считать сарматские *Replidaspa soceni Jek.* или *Replidaspa covagasi Jek.* Дакийской области предками акчагыльских «реплидакн» Туркмении. Наличие реплидакнообразных форм в верхнеакчагыльских отложениях Туркмении, по нашему мнению, служит одним из примеров гомеоморфии.

Таким образом, сравнительное изучение морфологических признаков отдельных видов сарматских и акчагыльских моллюсков показало, что между ними есть большое сходство, однако, вполне естественно, что наблюдаются и некоторые отличия. При допущении родства между сарматскими и акчагыльскими моллюсками, они должны резко отличаться друг от друга, так как от сармата до акчагыла довольно большой отрезок геологического времени, и сарматские моллюски, адаптированные к условиям промежуточной солености, могли обитать в дальнейшем только в солонатоводных условиях и следовательно должны были сильно измениться. Поэтому, в отсутствии филогенетической связи между сарматскими и акчагыльскими формами нас убеждает именно большое сходство между ними. Вероятно, акчагыльские моллюски произошли от комплексов, сходных с теми, которые дали начало и сарматским формам и адаптировались в условиях солонатоводного бассейна. Следовательно, сходство между моллюсковыми фаунами акчагыла и сармата можно объяснить не их филогенетической близостью, а явлением гомеоморфии.

Сходство между акчагыльскими и сарматскими моллюсками А. А. Али-Заде объясняет происхождением акчагыльской фауны от сарматской, считая убежищем для последней



Арало-Каракумский реликт. «...положительные тектонические движения, с одной стороны, и отрицательные, с другой — приведшие к отступанию Среднесарматского бассейна не могли стягивать его воды только в сторону Каспийской ванны. Ввиду того, что в это время существовали Устюртский и Туркменский заливы, естественно предполагать, что тектонические движения, которые привели к осушению Устюрта, послужили причиной регрессии моря также в сторону Аральской и Предкопетдагской депрессий, которые соединяясь между собой образовывали реликт Среднесарматского бассейна, лишенный связи с Каспийской частью моря» (А. А. Али-Заде, 1961, стр. 279—280).

В прилежащих к предполагаемому Арало-Каракумскому реликту районах — Устюрта, Туркмении, Мангышлака, Копет-Дага и Северного Прикарабугазья в среднесарматском бассейне существовали богатые комплексы моллюсков.

Как известно, моллюсковая фауна, достигшая наибольшего расцвета и разнообразия в среднем сармате, состоит из многих родов и многочисленных видов. Из них, по мнению А. А. Али-Заде (1961, стр. 282), «кардиумы, мактры и цериты могли перенести постепенное опреснение и поэтому дожили до акчагыльского века. Остальная фауна среднего сармата, будучи стеногалинной, погибла в начале регрессии (в сторону Арало-Каракумского реликта) Среднесарматского бассейна».

По А. А. Али-Заде (1961, стр. 123), акчагыльский бассейн образовался вследствие слияния реликтового водоема с большим пресноводным балаханским бассейном. При этом он отмечает недостаточность перетока солоноватых вод из Арало-Каракумского реликта в балаханский водоем. Однако известно, что акчагыльское море занимало намного большую площадь, чем предыдущее балаханское. Следовательно, не понятно, как относительно небольшое количество воды могло способствовать столь обширной трансгрессии акчагыльского времени. Обилие воды, занявшей обширную площадь, можно объяснить лишь только соединением пресноводного, относительно небольшого балаханского бассейна с океаном.

Эволюция же акчагыльской фауны происходила аналогично развитию фаун замкнутых бассейнов миоценового и плиоценового времени Черноморско-Каспийской области. В начале сарматского века (Л. В. Мухелишвили, 1969, стр. 187) существовали относительно примитивные и немногочисленные эвригалинные морские формы кардий, мактрид и других групп моллюсков, которые в процессе приспособления к дальнейшему опреснению бассейна испытали бурную адаптивную радиацию, приведшую в середине века к образованию многочисленных аберрантных, своеобразных форм, напоминающих некоторых авимактр и авикардиумов среднего акчагыла. Аналогичное явление наблюдается и в позднем понте, когда в процессе постепенного приспособления к опреснению вод, моллюсковая фауна испытывает значительные изменения и возникают своеобразные, отклонившиеся от исходных видов, формы.

По мнению А. А. Али-Заде (1961, стр. 287), «в результате пергрессии воды Арало-Каракумского реликта проникают в Каспий и вместе с ними переселяются перерожденные в акчагыльскую фауну остатки среднесарматской фауны... Попадая в опресненный Балаханский бассейн в начале пергрессии, эти личинки частью вымерли, не выдержав изменившихся условий обитания, а частью же приспособившись к новым условиям — выжили, но оказались угнетенными. В нижнем акчагыле повсеместно встречаются только карликовые формы...».

Изучение моллюсков акчагыльских отложений Восточной Грузии показало, что в нижней части этого яруса из морских двустворок встречаются преимущественно *Avimactra subcaspiä* (Andrus.), *A. karabugasica*, *Cardium dombra* Andrus. и др., которые во всех изученных нами разрезах являются самыми распространенными и многочисленными. Особи одного и того же вида этих моллюсков имеют раковины как сравнительно мелких, так и относительно крупных и средних размеров. Поэтому с мнением А. А. Али-Заде (1961, стр. 287) об «угнетенном» характере и «карликовости» раннеакчагыльской фауны, мы не можем согласиться. Трудно себе представить, что карликовые формы, которые, как известно, обречены на гибель (Л. Ш. Давиташвили,

1965, стр. 35), в среднем акчагыле достигли столь широкого распространения и обилия. По-видимому, правильнее было бы считать эти формы исходными.

Согласно А. А. Али-Заде (1961, стр. 283), «после регрессии Среднесарматского бассейна в сторону Арало-Каракумского реликта, ни воды Мэотического, ни воды Понтического, ни воды тем более Балаханского бассейнов не проникли в указанный реликт и он за все это время оставался изолированным озером — морем, в котором обитала и развивалась та фауна, которая впоследствии была названа акчагыльской».

А. А. Али-Заде (там же, стр. 282) предполагает, что из крупных речных систем в реликтовый бассейн, по-видимому, впадали только Аму-Дарья и Сыр-Дарья. Однако, учитывая климатические условия, он допускает, что процесс испарения, по сравнению с Каспийско-Черноморской областью, в Арало-Каракумском замкнутом озере был более интенсивным и поэтому опреснение происходило здесь в сравнительно меньших размерах. По А. А. Али-Заде, перечисленные факторы создавали «ту благоприятную биономическую среду, при которой некоторая часть среднесарматской фауны оказалась приспособленной к новым условиям существования» (1961, стр. 282).

Даже если допустить возможность образования реликтового водоема и его существование в течение длительного времени, от среднего сармата до акчагыла, то трудно представить, что небольшой замкнутый бассейн не испытал при этом опреснения или, по крайней мере, заметного понижения солености. Тем более, что, по А. А. Али-Заде, в этот бассейн, по-видимому, впадали реки Аму-Дарья и Сыр-Дарья.

Б. П. Жижченко в работе 1964 года справедливо высказывает сомнение в том, что «период времени от среднего или даже вернее нижнего сармата до акчагыла очень велик, и трудно представить себе, чтобы за этот период в относительно как будто бы небольшом туркменском водоеме сарматского типа фауна прожила столь длительное время, сравнительно мало изменив свой общий облик. В особенности это кажется мало вероятным, если вспомнить, что в венском бас-



сейне такая же фауна, оказавшись изолированной, была преобразована в фауну понтического типа, за гораздо более короткий промежуток времени» (стр. 37).

По нашему мнению, наиболее близким к предполагаемому Арало-Каракумскому реликту можно считать современное Аральское море, питающееся теми же речными системами (Аму-Дарья и Сыр-Дарья).

На основании анализа фауны Аральского моря Л. А. Зенкевич (1955), отмечает не только бедность ее видового состава, но и отсутствие в ней наиболее характерных компонентов реликтовой каспийской фауны — ракообразных, моллюсков и рыб, за исключением немногих форм. Это он объясняет только тем, что сравнительно небольшое Аральское море пережило в своей истории настолько резкие колебания гидрологического режима и в частности, солёности, что даже такая выносливая фауна, как каспийская, в подавляющей массе в нем вымерла.

Исходя из этого, нам кажется более вероятным, что приток воды из таких крупных рек, как Аму-Дарья и Сыр-Дарья не мог не отразиться на солевом составе небольшого замкнутого «азилейного» бассейна в сторону опреснения.

А. А. Али-Заде (1961, стр. 125), сопоставляя свою новую схему расчленения акчагыльских отложений со схемами В. П. Колесникова (1950) и К. А. Али-Заде (1954), находит, что его нижний и средний подъярусы соответствуют нижнему акчагылю схем В. П. Колесникова и К. А. Али-Заде, а верхний подъярус — среднему и верхнему подъярусам схем этих авторов.

По А. А. Али-Заде (1961, стр. 123), Арало-Каракумский реликтовый бассейн соединялся с балаханским дважды. При первом соединении (в раннеакчагыльское время) проникшая фауна приспособлялась к новым физико-географическим и биономическим условиям, и не могла сохраниться в своем первоначальном составе. А. А. Али-Заде (1961, стр. 122—123) считает, что выжившие, ограниченные по видовому составу, формы акчагыльской фауны, являются весьма угнетенными и отличаются своими карликовыми размерами. По его мнению, причиной этого явились большие размеры пресноводного

бассейна эпохи отложения балаханской толщи и недостаточность перетока солоноватых вод из того реликта, в котором формировалась акчагыльская моллюсковая фауна.

В дальнейшем, в начале среднего акчагыла (по схеме А. А. Али-Заде, там же, стр. 123) в результате тектонических движений, этот бассейн был временно изолирован от реликтового. По периферии шло накопление континентальных пресноводных осадков, а ближе к центральным частям бассейна — сравнительно глубоководных; приток пресных вод увеличился. В это время «угнетенная нижнеакчагыльская фауна приходит в еще больший упадок, а там, где возникают континентальные и пресноводные условия, полностью вымирает» (стр. 123). Параллельно в отделенном реликтовом бассейне пышно развивается богатая видами фауна акчагыла.

В конце среднеакчагыльского (по схеме А. А. Али-Заде, 1961, стр. 123) времени происходит повторное соединение акчагыльского моря с реликтом. Переток воды из реликта был сильным, акчагыльская фауна быстро проникла в бассейн и расселилась по его периферии. Позднеакчагыльское море превращается в благоприятную среду для фауны, которая расцветает достаточно пышно.

Трудно представить какие именно факторы создали те «благоприятные» условия, в которых, за весьма короткий срок, фауна перешедшая из азилийного бассейна, достигла столь большого разнообразия и обилия видов в позднеакчагыльском бассейне. Изменение солености вод в сторону повышения или, наоборот, понижения, не могло благоприятно влиять на вновь проникшую фауну. В обоих случаях изменение солености должно было отразиться на составе и общем развитии моллюсков и вызвало бы обеднение как видового, так и родового состава фауны. Тождество же гидрологического режима «позднеакчагыльского» (по А. А. Али-Заде, 1961, стр. 124) и изолированного реликтового водоема, по нашему мнению, полностью исключено. Правдоподобнее объяснить расцвет моллюсковой фауны среднего акчагыла (верхнего акчагыла по А. А. Али-Заде, 1961, стр. 125), постепенным ее развитием в течение раннего и особенно среднего акчагыла.

Развитие акчагыльского бассейна и обитавшей в нем фауны нам представляется следующим образом. В раннеакчагыльское время произошло соединение балаханского бассейна с открытым морем. После соединения этих двух бассейнов воды открытого моря несколько осолонили балаханский бассейн. Во вновь образовавшемся раннеакчагыльском водоеме установился новый режим, отличавшийся от режима как балаханского, так и соединившегося с ним моря. Соленость этого водоема, по всей вероятности, должна была быть более высокой, чем балаханского и намного ниже чем, в открытом море. Очень немногие обитатели этого моря проникли в акчагыльский бассейн и начали приспосабливаться к новым условиям существования. Поэтому, отложения нижнего акчагыла характеризуются обедненной фауной моллюсков, представленной немногочисленными родами и видами морского происхождения.

Раннеакчагыльская фауна, приспособившись к новым гидрологическим условиям, путем адаптивной радиации дала начало многочисленным и разнообразным видам среднего акчагыла. Распространение акчагыльского бассейна на большой площади, разнообразие экологических ниш и постепенное изменение гидрологических условий этого водоема, по-видимому, способствовали расцвету почти всех групп среднеакчагыльских моллюсков морского происхождения.

В позднем акчагыле бассейн начал заметно быстро опресняться. Это послужило причиной постепенного поредения и под конец вымирания почти всех групп моллюсков в течение позднего акчагыла, за исключением кардиид. Приспосабливаясь к условиям значительно опресненного позднеакчагыльского бассейна, эта группа постепенно видоизменяется и дает начало апшеронским кардидам.

Изучение акчагыльской фауны и сравнение отдельных групп моллюсков, характерных как для акчагыльских, так и для сарматских отложений Черноморско-Каспийской области, показали, что между этими группами нет филогенетической связи. Внешнее сходство, существующее между ними, как это указывает Л. Ш. Давиташвили (1970, стр. 184), можно считать результатом параллелизма в развитии.



Отрицая связь фауны сармата с акчагыльской, на основании сравнительного изучения этих фаун, В. П. Колесников (1950, стр. 54) справедливо указывал на чисто внешний характер сходства между сарматскими и акчагыльскими моллюсками.

Наблюдая это сходство, Н. Ю. Успенская (1931, стр. 24) писала, что «изменение акчагыльских и сарматских кардиид могло происходить в одинаковом направлении. Подтверждением этому является расположение как сарматских, так и акчагыльских кардиид с наиболее сглаженной поверхностью на концах ветвей схем» (филогенетических. — Н. Д.).

Присоединяясь к мнению В. П. Колесникова, Л. Ш. Давиташвили, К. А. Али-Заде и др., происхождение акчагыльской морской моллюсковой фауны мы также объясняем проникновением в бассейн некоторых представителей морских форм, при затрудненном соединении Черноморско-Каспийского бассейна в начале акчагыла с открытым морем.

Дальнейшее развитие, пышный расцвет и разнообразие среднеакчагыльских мактрид и кардиид, мы склонны объяснить бурной адаптивной радиацией организмов, аналогично фауне среднего сармата и верхнего понта.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морские отложения акчагыльского яруса в Восточной Грузии имеют широкое распространение в южной и юго-восточной частях района.

В большинстве случаев акчагыльский ярус на территории Восточной Грузии начинается базальным конгломератом, который без видимого углового несогласия залегает на ширакской толще и прослеживается почти всюду.

Анализ фауны дает нам возможность акчагыльский ярус Грузии расчленить на три горизонта.

Нижний горизонт акчагыла нами встречен во всех изученных разрезах, где он представлен конгломератами, глинами, песчанистыми глинами, песчаниками. Фаунистически нижний акчагыл беден. Встречаются однообразные мактриды — *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. ossoskovi* (Andrus.), *A. karabugasica*

(Andrus.), *A. venjukovi* (Andrus.) и клессиниолы. В верхней части нижнего акчагыла появляются раковины *Cardium dombra* Andrus. и потамидесы.

Среднеакчагыльские отложения хорошо прослеживаются во всех изученных нами разрезах и представлены мелкозернистыми песчаниками, рыхлыми глинистыми песчаниками, глинами. Фаунистически этот отдел значительно богаче и разнообразнее, чем нижний отдел. Он характеризуется присутствием почти всех акчагыльских моллюсков. Здесь встречаются типичные среднеакчагыльские виды: *Avimactra nazarlebi* (Alz.), *Cardium siphonophorum* Andrus., *C. abreki* Usp., *Cardium* (*Avicardium*) *cucurtense* Andrus., *C. (A.) kamischense* Usp., *C. (A.) trinacria* Andrus., *C. (A.) radiiferum* Andrus. и другие.

Стратиграфически выше, среднеакчагыльские осадочные образования сменяются верхнеакчагыльскими отложениями. Здесь в глинистых прослоях обнаружена обедненная моллюсковая фауна: *Avimactra subcaspia* (Andrus.), *A. karabugasica* (Andrus.), *Cardium dombra* Andrus. и пресноводные формы.

Из 52 определенных и изученных нами моллюсков в предлагаемой работе дается описание одного нового вида и двух новых подвидов авимактр.

Экологический анализ моллюсков, характер отложений и комплексы остракод позволяют заключить, что раннеакчагыльский бассейн был мелководным, солоноватоводным, с заметно пониженной соленостью.

В среднеакчагыльском бассейне наряду с нижеакчагыльскими моллюсками и остракодами обитали эндемичные, собственно среднеакчагыльские формы, образовавшиеся от нижеакчагыльских в процессе приспособления их к новым условиям существования. Пышный расцвет и разнообразие среднеакчагыльских моллюсков мы склонны объяснить приспособлением этих организмов к разным экологическим нишам обширного солоноватоводного акчагыльского бассейна. Можно предположить, что соленость среднеакчагыльского моря сильно не отличалась от таковой раннеакчагыльского.

В позднем акчагыле происходит вымирание подавляющего большинства моллюсков и остракод. Выживают лишь мелкие авимактры и немногие кардииды, а число пресновод-

ных элементов заметно возрастает. Почти полное вымирание солоноватоводных элементов, уменьшение размеров всех выживших мактрид и кардиид, преобладание пресноводных родов показывают, что на протяжении позднеакчагыльского времени бассейн постепенно опреснялся. Увеличение песчанистого материала в породах позднего акчагыла указывает на обмеление бассейна этого времени.

Судя по экологическому составу фауны млекопитающих (А. К. Векуа, 1972) и по данным палеоботаники (М. Д. Узнадзе, 1965), в акчагыльское время в Восточной Грузии климат был теплым, умеренно влажным, способствовавшим развитию лесостепного ландшафта саванного типа, с довольно обширными заболоченными участками.

Многие организмы, населявшие акчагыльское море, обнаруживали большую внутривидовую изменчивость. Это явление особенно резко выражено у представителей мактрид и кардиид. Изменчивость тех или иных внутривидовых признаков часто имела определенно направленный характер. Унаследовав те или иные новые признаки один вид, с течением времени, незаметно, постепенно переходил в другой, и чем сильнее проявлялась внутривидовая изменчивость, тем быстрее шел процесс видообразования.

Возникшие от исходных морских форм, мактриды и кардииды акчагыла испытали быстрое эволюционное развитие. Основной причиной повышенной внутривидовой изменчивости и интенсивного видообразования акчагыльских моллюсков было, как мы уже отмечали, обитание этих организмов в новых, довольно изменчивых условиях среды.

В раннем акчагыле происходит приспособление к новым условиям существования тех моллюсков, которые выжили после их проникновения в акчагыльский бассейн из другого моря. Здесь морские формы были представлены малочисленными видами и родами.

Формы, выжившие и приспособившиеся к условиям раннеакчагыльского бассейна, в среднем акчагыле испытали ускоренную адаптивную радиацию. Усиленная внутривидовая изменчивость моллюсков приводит к возникновению новых видов и даже нового подрода — *Avicardium*.



Историческое развитие акчагыльских мактрид и кардинд наглядно показывает зависимость массовой направленной изменчивости и высокого темпа видообразования от многообразия экологических условий. Изменчивость подхватывается естественным отбором путем закрепления и унаследования различных полезных приспособительных признаков.

Изучение собранного нами палеонтологического материала показывает, что явления экогенеза более отчетливо проявляются у представителей родов *Cardium* и *Avimacra*, которые составляют основную массу акчагыльской конхилиофауны, и в процессе своего исторического развития они дают поучительный пример экогенетической экспансии.

У раннеакчагыльских представителей родов *Cardium* и *Avimacra* со временем усиливается внутривидовая изменчивость, имевшая различные направления в зависимости от экологических условий.

В процессе дальнейшего приспособления этих моллюсков к разнообразным биотопам акчагыльского моря происходит усиленное видообразование и широкая экогенетическая экспансия множества новых среднеакчагыльских видов. Расселение организмов происходило как в сторону освоения прибрежных, так и в направлении глубоководных местобитаний.

Широко распространенные в акчагыльских отложениях Восточной Грузии представители семейства *Macridae*, в отличие от кардинд, имеют гладкую раковину без скульптурных элементов.

Тщательное изучение авимастр акчагыла Восточной Грузии показало, что их развитие в период акчагыльского времени шло по нескольким направлениям.

Замок авимастр с течением времени испытывал постепенные изменения, выразившиеся в сближении и срастании раздвоенного кардинального зуба левой створки, ослаблении кардинального и верхних боковых зубов и усилении нижних боковых зубов правой створки. Замочная площадка при этом становится относительно более массивной. Эти изменения в строении замка, вызвавшие его ослабление, носили определенно направленный характер. Эволюционное развитие за-

мочного аппарата акчагыльских авимактр дало нам возможность проследить тесную филогенетическую связь между отдельными видами данного рода.

Несмотря на внешнее сходство акчагыльских кардиид и мактрид с сарматскими, мнение о происхождении акчагыльских морских моллюсков от сарматских, не находит себе достаточного подтверждения. Полностью разделяя мнение Л. Ш. Давиташвили, В. П. Колесникова, К. А. Али-Заде и др., мы на основании изучения ископаемого материала также пришли к выводу, что *Cerodium dombra* Andrus. и *Avimactra subcaspia* (Andrus.) являются исходными формами акчагыльских моллюсков, которые положили начало большому количеству своеобразных видов. *C. dombra* по всем признакам относится к подроду *Cerastoderma* Mörch, а *A. subcaspia* к роду *Avimactra* Andrussov.

Мы постарались показать, что формы, описанные из акчагыльских отложений Туркменистана под названием *Lutragia andrussovi*, A. Ali-Zade не относятся к лютрариям. Принимая во внимание существенные отличия этих форм от лютрарий, заключающиеся в строении замка, наличия, кия и отсутствии зияния раковины у акчагыльских форм, мы пришли к выводу, что этот вид тождественен акчагыльскому *Avimactra stavoropolitana* Koles.

А. А. Али-Заде (1967) не признает род *Avimactra* и типовым видом для указанного им в акчагыле рода *Cryptomactra* считает *Mactra acutecarinata*, тем самым доказывая, что акчагыльские криптомактры филогенетически связаны с сарматскими. Сравнение сарматского *Cryptomactra pesanseris* и акчагыльского *Avimactra acutecarinata* показало, что они сходны между собой, но имеются и некоторые отличия. Несмотря на большое сходство между ними, выделение рода *Cryptomactra* среди моллюсков акчагыла мы считаем нецелесообразным и присоединяемся к мнению тех исследователей, которые относят вид *A. acutecarinata* к эндемичному акчагыльскому роду *Avimactra*.

Из кардиид верхнеакчагыльских отложений Туркмении А. А. Али-Заде (1967) описаны представители подрода *Rep-*

*lidaspa*, и для каждого вида им установлен предок среди реплидаки сарматских отложений Румынии.

Анализ ряда исследований показывает, что подрод *Rep-lidaspa* отличается от рода *Cardium* только гипертрофированным строением замка. Аналогичные явления наблюдаются также у других родов (напр., *Ergilia*, *Abra*), но их не выделяют в особые роды или подроды. Поэтому, систематическая самостоятельность реплидакнообразных форм весьма сомнительна. Большинство исследователей их рассматривает как модификации, образовавшиеся в определенных экологических условиях. Наличие реплидакнообразных форм в верхне-акчагыльских отложениях Туркмении, по нашему мнению, служит еще одним примером гомеоморфии.

Сравнительное изучение морфологических признаков отдельных видов сарматских и акчагыльских моллюсков приводит нас к выводу, что между ними есть большое сходство, однако, вполне естественно, что при тщательном изучении наблюдаются и некоторые отличия. При допущении филогенетического родства между сарматскими и акчагыльскими моллюсками, по нашему мнению, эти разновозрастные комплексы должны резко отличаться друг от друга, поскольку от сармата до акчагыла довольно большой отрезок геологического времени, и сарматские моллюски, адаптированные к условиям промежуточной солености, могли обитать в дальнейшем только в солоноватоводных условиях и, следовательно, должны были сильно измениться. Поэтому, в отсутствии филогенетической связи между сарматскими и акчагыльскими формами нас убеждает в первую очередь именно большое сходство между ними. Вероятно, акчагыльские моллюски произошли от видов, сходных с теми, которые дали начало сарматским формам и адаптировались в условиях солоноватоводного бассейна. Следовательно, сходство между моллюсковыми фаунами акчагыла и сармата можно объяснить не их филогенетической близостью, а явлением гомеоморфии.

Изучение развития акчагыльской фауны и сравнение отдельных групп моллюсков, характерных для акчагыльских и сарматских отложений Черноморско-Каспийской области, показало, что между этими группами нет филогенетической свя-



зи. Внешнее сходство, существующее между ними, как указывает Л. Ш. Давиташвили (1970, стр. 184), можно считать результатом параллелизма в развитии.

Таким образом, присоединяясь к мнению Л. Ш. Давиташвили, В. П. Колесникова, К. А. Али-Заде и др., мы объясняем происхождение акчагыльской морской моллюсковой фауны проникновением в бассейн некоторых представителей морских форм в начале акчагыла, при затрудненном соединении Черноморско-Каспийского бассейна с открытым морем.

Дальнейшее развитие, пышный расцвет и разнообразие среднеакчагыльских моллюсков, мы склонны объяснить бурной адаптивной радиацией организмов, аналогично фауне среднего сармата и верхнего понта.

## ЛИТЕРАТУРА

- Али-Заде К. А. 1932. Некоторые новые виды акчагыльской фауны Нафталана (на азербайдж. языке). Изв. Азерб. нефт. ин-та им. Азизбекова, вып. I (2).
- Али-Заде К. А. 1954. Акчагыльский ярус Азербайджана. Изд. АН Аз. ССР.
- Али-Заде А. А. 1961. Акчагыл Туркменистана, т. I. Гос. науч.-техн. издательство литературы по геологии и охране недр, М.
- Али-Заде А. А. 1967. Акчагыл Туркменистана, т. II. Издательство «Недра», Москва.
- Али-Заде А. А. 1969. Акчагыл Азербайджана. Издательство «Недра». Ленинград.
- Андрусов Н. И. 1889. О геологических исследованиях в Закаспийской области, произведенных в 1887 г. (предварительный отчет). Труды Арало-Каспийской экспед., вып. 6 (прил. к трудам СПб. об-ва естествоиспыт. за 1889 год).
- Андрусов Н. И. 1891. О характере и происхождении сарматской фауны. Горный журнал, т. 1, № 2.
- Андрусов Н. И. 1894. Предварительный отчет о геологической поездке в Румынию летом 1893 г. Записки Акад. наук, серия 8, 1894, т. I, № 4.
- Андрусов Н. И. 1902. Материалы к познанию прикаспийского неогена. Акчагыльские пласты. Труды Геол. ком., т. 15, № 4.
- Андрусов Н. И. 1904. Третичные отложения Шемахинского уезда. Изв. Геол. ком., т. 23, № 3.
- Андрусов Н. И. 1906. Южнорусские неогеновые отложения. Часть 4. Мэотический ярус. Записки СПб. мин. об-ва, ч. 42.
- Андрусов Н. И. 1909. Материалы к познанию прикаспийского неогена. Понтические отложения Шемахинского уезда. Труды Геол. ком., новая серия, вып. 40.
- Андрусов Н. И. 1912. О возрасте и стратиграфическом положении акчагыльских пластов. Записки СПб. мин. об-ва, ч. 48, вып. 1.
- Андрусов Н. И. 1918. Взаимоотношения Эвксинского и Каспийского бассейнов в неогеновую эпоху. Изв. Акад. наук, серия 6, т. 12, № 8.
- Андрусов Н. И. 1923. Апшеронский ярус. Труды Геол. ком., новая серия, вып. 110.

- Архангельский А. Д. 1934. Геологическое строение СССР. Западная часть; вып. 2, изд. 2.
- Богачев В. В. 1932. Руководящие окаменелости разреза Апшеронского полуострова и прилегающих районов. тр. Азерб. нефт. иссл. ин-та, вып. 4.
- Бронштейн З. С. 1947. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Изд. АН СССР, новая серия, 31, т. II, вып. I. Ленинград.
- Букья С. Г. 1936. Пойлинская геол.-разведочная партия (Юж. Кахетия, планшет XXXIX-37). Тр. Груз. филиала ГПК Азнефтеразведки, № 1.
- Булейшвили Д. А. 1960. Геология и нефтегазоносность межгорной впадины Восточной Грузии. Ленинград. Гостоптехиздат.
- Васкаутану Т. (Vascutanu Th.) 1929. Fauna argilelor sarmatice della Unghari. An. Inst. Geol. Al. României. Vol. XIII.
- Вассоевич Н. Б. 1927. Находка *Mastra subcaspia* в песках Азовской Пеклы на Таманском полуострове. Азерб. нефть, хоз., № 10.
- Вассоевич Н. Б. 1938. К палеогеографии Вост. Закавказья в неогеновую эпоху. «Новости нефт. геол.», № 4.
- Вахания Е. К. 1936. Пойлинская геол.-разведочная партия (юго-зап. половина планшета XXIХ-37). Тр. Груз. фил. ГПК Азнефтеразведки, № 1.
- Векуа А. К. 1969. Квабевская фауна акчагыльских позвоночных. Докт. дисс. Библ. Гос. унив. Тбилиси.
- Векуа А. К. 1972. Квабевская фауна акчагыльских позвоночных. Изд. «Наука», Москва.
- Векуа М. Л. 1969. Остракоды акчагыльских отложений Восточной Грузии. Фонды Ин-та палеобиологии. Тбилиси.
- Гатуев С. А. 1932. Акчагыльские отложения Черноморского бассейна. Тр. Геол. ин-та, т. II.
- Гёрнес М. (H ö r n e s M.) 1870. Die fossilen Mollusken des tertiär en Becken von Wien. Bivalven. Abh. d. k. -k. geol. Reichsanst., Bd. IV.
- Губкин И. М. 1930. Отчет о работах на Таманском полуострове. Отчет о деятельности АГ СССР за 1929.
- Губкин И. М. 1931. Проблема акчагыла в свете новых данных. Изд. АН СССР.
- Давиташвили Л. Ш. 1932 а. Руководящие ископаемые нефтеносных районов Крымско-Кавказской области. Акчагыльский ярус. Тр. ГИНИ, Москва, Ленинград.
- Давиташвили Л. Ш. 1932 б. Заметки о проблемах стратиграфической палеонтологии кайнозоя Понто-Каспийской области. БМОИП, т. X.
- Давиташвили Л. Ш. 1933. Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений [Крымско-Кавказской нефтеносной провинции. ГОИТИ.
- Давиташвили Л. Ш. 1936. К изучению закономерностей изменения величины тела в филогенетических ветвях. «Пробл. палеонт», т. I.
- Давиташвили Л. Ш. 1937. К истории и экологии моллюсковой фауны



- морских бассейнов нижнего плиоцена (мэотис-нижний понт). «Проблемы палеонтологии», т. II—III.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1947а. Экогения типов, классов и других подразделений органического мира. Сообщения АН ГССР, т. VIII, № 5.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1947б. Экогенетические процессы частного значения. Сообщения АН ГССР, т. VIII, № 7.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1947 в. Экогения жизненных областей и типов местообитаний. Сообщения АН ГССР, т. VIII, № 6.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1949. Палеобиология и проблема воспитывающего действия среды на природу организма. Вестник Московск. университета, № 10.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1955. Об условии выживания и вымирания животных при изменениях гидрологического режима в морских бассейнах. Сообщ. АН ГССР, т. XVI, № 9.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1956. О развитии фаун Черноморского бассейна в течение плиоцена. Сообщ. АН ГССР, т. XVII, № 3.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1957. Экогенез, БСЭ, № 48.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1963. Значение проблемы прохореза для палеобиологии и исторической геологии. Тр. Ин-та палеобиологии, т. VIII.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1964. О филогенезе некоторых Cardiidae из гурийских и чаудинских отложений. Сообщения АН ГССР, т. XXXVI: 2.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1965. Некоторые вопросы изменчивости и видообразования в свете палеобиологической истории населения Паратетиса. Бюллетень Московского о-ва исп. природы. Отд. геологии, т. X(I).
- Дави та ш в и л и Л. Ш. 1970. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Издательство «Мецниереба», Тбилиси.
- Дави та ш в и л и Л. Ш. и Китовани Т. Г. 1964. О преемственной связи между комплексом солоноватоводных моллюсков куяльника, гурия и чауды. Изд. «Мецниереба», Тбилиси.
- Дави та ш в и л и Е. М. 1948. Остракоды плиоценовых отложений района Тарибани (Юж. Кахетия). Бюлл. Грузнефти, № 1.
- Дзиграшвили А. Т., Гогиберидзе В. Л. 1967. Отчет Эльдарской геологосъемочной партии по работам, проведенным в 1965—1966 гг. на площади юго-восточной части Южной Кахетии (между Тарибанской степью и рекой Алазани). Фонды Грузнефти.
- Долл дзе Ж. Ш. 1968. К изучению акчагыльской флоры Квабеби. Сообщения АН ГССР, № 2.
- Долл фус Г., Дотцанбер Ф. (Dollfuss G., Dautzenberg F.) 1902. Conchyliologie du Miocène moyen du Bassin de la Loire. Mém. Soc. Géol. France, Paleontologie.
- Жи ж ч е н к о Б. П. 1948. История развития бассейнов в Эвксинско-Каспийской области в плиоценовое время. БМОИП, т. XXIII, вып. I.
- Жи ж ч е н к о Б. П. 1964. Типы морских фаун. Советская геология, № 7, Изд. «Недра», Москва.
- Жи ж ч е н к о Б. П. 1968. Проект унифицированной схемы деления неоген-

антропогенных отложений южных областей Советского Союза. ВНИИ ГАЗ. Москва.

- Жилле С. (Gillet S.) 1959. A propos du genre *Replidacna* Jekelius, cas t ratologique des *Limnocardiid s* n og nes. «Bull. Soc. G ol. de Fr.», 7a s rie, t. I.
- Зенкевич Л. А. 1951. Моря СССР, их фауна и флора. Учпедгиз, Москва.
- Иекелиус Е. (Jekelius E.) 1944. Sarmat und Pont von Soceni. *Memorii-le. Institutului Geological Rom niei*. Vol. V.
- Кадырова З. К. 1956. Микрофауна акчагыльского яруса площади Кюровдаг (Прикуринская низменность). Тр. АзНИИ ДН (информационное сообщение).
- Кадырова З. К. 1959. Стратиграфия акчагыльского яруса Прикуринской низменности по данным микрофауны. Труды АзНИИ ДН.
- Кадырова З. К. 1960. К стратиграфии акчагыльского яруса Нижнекуринской депрессии по данным микрофауны. Сборник науч.-техн. информ., вып. 6, АЗ ИНТИ.
- Кадырова З. К. 1964. Новые виды остракод и фораминифер из акчагыльских отложений Азербайджана. Геолого-геофизические исследования нефтегазоносных областей Азербайджана. Труды АзНИИ ДН, вып. XIII.
- Кадырова З. К. 1967. Стратиграфия и микрофауна акчагыльских отложений восточной части Куринской депрессии и сопредельных с нею районов. Автореферат.
- Камышева-Елпатьевская В. Г., Спирина В. В. 1955. Микрофауна верхнеплиоценовых и постплиоценовых отложений междуречья Волга-Урал и ее стратиграфическое значение. Ученые записки Саратовск. гос. унив., т. 45, вып. геологический.
- Кармишина Г. И. 1962. Стратиграфия и микрофауна верхнеплиоценовых отложений Прикаспийской синеклизы. Автореферат диссертации на соиск. уч. степени канд. геол.-минералогических наук. Саратов.
- Квалишвили Г. А. 1962. Онкофоровый (рзгакиевый) горизонт Евразии. Изд. АН ГССР, Тбилиси.
- Ковалевский С. А. 1933. Лик Каспия. Тр. Геол.-развед. конторы Азнефти, вып. 2.
- Ковалевский С. А. 1951. Место и значение акчагыла в стратиграфии четвертичных отложений Русской равнины. БМОИП, отд. геол., т. XXVI (1).
- Ковалевский С. А. 1967. *Cardium edule* и *Cardium rusticum* и их значение для палеогеографии. Тр. IX сессии Всесоюзного палеонт. общества. Изд. «Недра».
- Колесников В. П. 1935. Сарматские моллюски. Палеонтология СССР, т. X, часть 2, Изд. АН СССР.
- Колесников В. П. 1940а. О филогенетических схемах. ДАН СССР, т. XXVII, № 8.

- Колесников В. П. 1940б. Схема стратиграфического подразделения неогеновых отложений Понто-Каспийской области. Стратиграфия СССР. Неоген. ГИН АН СССР.
- Колесников В. П. 1940в. Средний и верхний плиоцен Каспийской области. Акчагыльский ярус. Стратиграфия СССР, Неоген. ГИН АН СССР.
- Колесников В. П. 1950. Акчагыльские и апшеронские моллюски. Палеонтология СССР, Т. X, часть III, вып. 12. Изд. АН СССР.
- Коробков И. А. 1954. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Пластинчатожаберные. Гостоптехиздат.
- Коробков И. А. 1955. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам. Брюхоногие. Гостоптехиздат.
- Кудрявцев Н. А. 1930. О Мирзаанском нефтяном месторождении. АНХ, № 10.
- Кудрявцев Н. А. 1932. Чатма. Тр. НГРИ, сер. Б, вып. 41.
- Кукавадзе Н. М. 1964. Об эволюции некоторых форм рода *Cardium* в акчагыльском веке. Сообщения АН Груз. ССР, т. XXXIV, I.
- Маймин З. Л. 1932. Геологические исследования в районе степи Малые Шираки. Тр. НГРИ, вып. 12.
- Мерклин Р. Л. и Невеская Л. А. 1955. Определитель двустворчатых моллюсков миоцена Туркмении и Западного Казахстана. Труды палеонт. ин-та АН СССР, т. IX, Изд. АН СССР.
- Миртова А. В. 1927. Следы солонатоводной фации акчагыла в пределах так называемого Болгарского бассейна Языкова. Тр. Об-ва естествоисп. при Казанск. ун-те, т. 51, вып. 5.
- Мусхелишвили Л. В. 1965. К вопросу о систематическом положении и экологических особенностях некоторых сарматских кардинид. Сообщения АН Груз. ССР, XXXVIII: I.
- Мусхелишвили Л. В. 1969. Историческое развитие сарматской моллюсковой фауны Зап. Грузии. Кандид. дисс., Тбилиси, Ин-т геологии.
- Невеская Л. А. 1954. К биостратиграфии сарматских отложений северного Прикарабугазья. ДАН СССР, новая серия, т. XCVII, № 2.
- Основы палеонтологии. 1960. Моллюски, панцирные, двустворчатые, лопатоногие. Под редакцией А. Г. Эберзина. Изд. АН СССР.
- Палбин И. В. и Цырина Т. С. 1934. Растительные остатки акчагыльских отложений Юж. Кахетии. Тр. НГРИ, сер. А, вып. 29, Палеобот. сб., вып. I.
- Папп А., (Парр А.) 1951. Die Molluskenfauna des Pannol in Wiener Becken. Mitt. geol. Ges. Wien, Bd. 44.
- Парамонова Н. П. 1971. О внутривидовой изменчивости некоторых раннесарматских кардиумов Юга СССР. Сб. «Соврем. проблемы палеонтологии». Труды ПИН, т. 130.
- Пахомов В. Е. 1934 Стратиграфия палеогена Тифлиско-Навтлугского района. АНХ, № 3.
- Петров Л. С. 1932. Геологические исследования в районе нефтяного месторождения Киле-Купра в Юж. Кахетии летом 1930 г. Тр. НГРИ, сер. Б, вып. 12.



- П л а м а д я л а Г. С. 1971. Сарматские Cerithiacea Молдавии. Автореф. дисс. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. Москва.
- П о п о в С. В. 1974. Микроструктура раковины и систематика семейства Cardiidae. Авт. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Москва.
- П р е д а М. (Preda M.) 1917. Geologia regiunii subcarpatice din partea de Sud a districtului Bacau. An. Inst. Geol. Al Romaniei. Vol. VII, Fasc. I, Bucurest.
- С а к к о Ф. (Sacco F.) 1901. I molluschi de terreni terziarii del Oiemonte e della Liguria. P. 29, Torino.
- С и н ц о в И. Ф. 1912. Дополнительные сведения о колодцах Ставропольской губернии. Зап. Минер. об-ва, ч. 48, сер. II.
- Справочник по экологии морских двустворок. 1966. Под редакцией Л. Ш. Давиташвили и Р. Л. Мерклина. Изд. «Наука», Москва.
- Справочник по экологии морских брюхоногих. 1968. Под редакцией Л. Ш. Давиташвили и Р. Л. Мерклина. Изд. «Наука», Москва.
- Т и л е И. (Thiele J.) 1934. Handbuch der systematischen Weichtierkunde Teil III, Jena.
- У з н а д з е М. Д. 1965. Неогеновая флора Грузии. Изд. «Мецниереба», Тбилиси.
- У л ь я н о в А. В. 1931. О возрасте ширакской свиты в юго-вост. Кахетии. АНХ.
- У л ь я н о в А. В. 1932. Геологические исследования в пределах XXIX-40 Ширакского района. Тр. НГРИ, сер. А, вып. XI.
- У с п е н с к а я Н. Ю. 1931. Cardiidae (C. radiiferum, C. dahestanicum, C. nikitini) акчагыла. Тр. ГРУ, вып. 121.
- Ф р и д б е р г В. (Friedberg W.) 1934. Mieczaki miocenske ziem Polskich, cz. II-Lamellibranchiata. Krakow.
- Х о л м Н. (Holme N. D.) 1959. The British species of Lutraria (Lamellibranchia), with a description of L. angustior Philippi. J. Mar. Biol. Ass. U. K., vol. 38.
- Ц е р у л л и - И р е л л и С. (Cerulli-Irelli S.) 1909. Fauna malacologica maritima. Paleotographica italica, v. XV.
- Ч е л ь ц о в Ю. Г. 1964. Явление конвергенции у акчагыльских мактрин и кардинид. Палеонт. журнал АН СССР, № 4, Изд. Наука, Москва.
- Ч е л ь ц о в Ю. Г. 1967. Некоторые новые виды акчагыльских мактринид. Палеонт. журнал, АН СССР, № 1.
- Ч е л ь ц о в Ю. Г. 1968. К вопросу о филогении акчагыльских Cardiidae и Mactridae. В сб. «Закономерности развития органич. мира по данным палеонт.» Труды XII сессии Всес. палеонт. общества. Изд. «Наука», Ленинград.
- Ш в а г р о в с к и й И. (Svagrovsky J.) 1971. Das Sarmat der Tschechoslowakei und seine Molluskenfauna. «Acta geol. et geogr. Univ. comen. Geol.» № 20.
- Э б е р з и н А. Г. 1931. Элементы акчагыльской фауны в восточном Крыму и зап. части Керченского п-ова. Изв. АН СССР.

- Эберзин А. Г. 1936. Отчет о работах на Таманском п-ове в 1935 г. Отчет о деятельности НГРИ, за 1935 г., в. 13.
- Эберзин А. Г. 1940. Средний и верхний плиоцен Черноморской области. Стратиграфия СССР, Неоген, ГИН АН СССР.
- Эберзин А. Г. 1955. Взаимоотношения плиоценовых фаун пластинчатожабренных моллюсков Эвксина и Каспия. ДАН СССР, т. 103, № 2.
- Эберзин А. Г. 1965. Систематика и филогения солоноватоводных кардиид. Тезисы докладов совещания по изучению моллюсков, сб. II. Изд. «Наука», Москва-Ленинград.
- Эберзин А. Г. 1968. Граница между неогеновыми и четвертичными отложениями в Понто-Каспийском бассейне. Международный геологический конгресс, XXIII сессия. Доклады совет. геологов. Изд. «Наука», Москва.
- Эберзин А. Г., Чельцов Ю. Г. 1966. О замочном аппарате авикардиеумов. Палеонтологический сборник, № 3, вып. 1. Изд. Львовского университета.

## THE EVOLUTION OF THE AKCHAGHILIAN MOLLUSKAN FAUNA OF EASTERN GEORGIA

### ABSTRACT

On the grounds of detailed study of the molluskan fauna and its time range the trimembral division of the Akchaghilian stage of eastern Georgia is confirmed.

The origin of the Akchaghilian marine molluskan fauna is explained by the penetration in the basin at the beginning of the Akchaghilian of some representatives of marine forms; this process took place at the time of limited joint of the Euxinic-Caspian basin with the open sea.

During the Early Akchaghilian occurs the adaptation to new living conditions of the mollusks (representatives of the genera *Cardium*, *Mactra*, *Potamides*) which have survived after their penetration in the brackish Akchaghilian basin from the open sea. Here the marine forms are represented by scanty species and genera.

In the Middle Akchaghilian basin almost all the forms of the Akchaghilian mollusks are present. The degree of salinity of this basin doesn't greatly differ from that of the Early Akchaghilian. The fauna undergoes the considerable intraspecific variation, the accelerated adaptive radiation, and the wide ecogenetic expansion.

During the Late Akchaghilian the gradual desalting and shallowing of the basin, almost complete extinction of brackish elements, the decrease of the dimensions of the survived forms, the predominance of the freshwater cardiids are to be observed. Having adapted to the conditions of the considerably desalted Late Akchaghilian basin, this group gradually undergoes a modification and gives rise to the Apsheronian cardiids.



The opinion of some investigators concerning the successive connection of the Akchaghilian and Sarmatian faunas is disproved. The outward resemblance existing between them is explained by the homeomorphy.

The evolution of the Akchaghilian molluskan fauna was analogous to the development of the faunas of the Miocene and Pliocene closed basins of the Euxinic-Caspian region.

## ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

### Т а б л и ц а I

Фиг. 1—4. *Cardium dombra* Andrus. 1а — левая створка снаружи, х 2,0; 1б — левая створка внутри, х 2,0; 2а — правая створка снаружи, х 2,0; 2б — правая створка внутри, х 2,0. Разрез Назарлеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 3а — правая створка снаружи, х 2,0; 3б — правая створка внутри, х 2,0. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 4а — правая створка снаружи, х 2,0; 4б — правая створка внутри, х 2,0. Разрез Назарлеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

### Т а б л и ц а II

Фиг. 1. *Cardium dombra vogdti* Andrus. 1а — правая створка снаружи, х 3,0; 1б — правая створка внутри, х 3,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 2. *Cardium dombra magna* Ali-Zade. 2а — левая створка снаружи, х 1,5; 2б — левая створка внутри, х 1,5. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 3—4. *Cardium siphonophorum* Andrus. 3а — левая створка снаружи, х 1,5; 3б — левая створка внутри, х 1,5. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 4а — правая створка снаружи, х 1,5; 4б — правая створка внутри, х 1,5. Разрез Назарлеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

### Т а б л и ц а III

Фиг. 1—3. *Cardium konschini* Andrus. 1а — левая створка снаружи, х 2,0; 1б — левая створка внутри, х 2,0. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 2а, 3а — левые створки снаружи, х 2,0; 2б, 3б — левые створки внутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 4. *Cardium ebersini* Koles. 4а — правая створка снаружи, х 2,5; 4б — правая створка внутри, х 2,5. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

### Т а б л и ц а IV.

Фиг. 1. *Cardium eldaricum* Koles. 1а — левая створка снаружи, х 2,0; 1б — левая створка внутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 2. *Cardium naphtalanicum* Ali-Zade. 2a—левая створка снаружи, х 2,0; 2б — левая створка изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 3—4. *Cardium kohjuschewskii* Ali-Zade. 3a — левая створка снаружи х1,5; 3б—левая створка изнутри, х1,5. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 4a — правая створка снаружи, х 1,5; 4б — правая створка изнутри, х1,5. Разрез Милебис-хеви. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 5. *Cardium (Avicardium) mainacanicum* Andrus. Левая створка снаружи, х 1,5. Разрез Пантишарис-хеви. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 6. *Cardium (Avicardium) sicurtense* Andrus. Правая створка снаружи, х1,5. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 7. *Cardium (Avicardium) dahestanicum* Usp. Левая створка снаружи, х1,5; Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

#### Т а б л и ц а V

Фиг. 1—6. *Avimactra subcaspia* (Andrus.). 1a, 3a —левые створки снаружи, х 2,0; 1б, 3б —левые створки изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Нижний акчагыл. 2a, 4a — правые створки снаружи, х 2,0; 2б, 4б — правые створки изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Нижний акчагыл. 5a, 6a — левые створки снаружи, х 2,0; 5б, 6б —левые створки изнутри, х 2,0. Разрез Милебис-хеви. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 7—8. *Avimactra subcaspia kachetica* Djikia subsp. nov. 7a — правая створка снаружи, х 2,0. 7б — правая створка изнутри, х 2,0; 8a—левая створка снаружи, х 2,0; 8б—левая створка изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

#### Т а б л и ц а VI

Фиг. 1—5. *Avimactra karabugasica* (Andrus.). 1a — правая створка снаружи, х 2,5; 1б—правая створка изнутри, х 2,5; 2a—левая створка снаружи, х2,0; 2б — левая створка изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 3a, 5a — правые створки снаружи, х 2,0; 3б, 5б — правые створки изнутри, х 2,0; 4a — левая створка снаружи, х 2,5; 4б—левая створка изнутри, х2,5. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

#### Т а б л и ц а VII

Фиг. 1. *Avimactra stavropolitana* Koles. Правая створка снаружи, х2,5. Из работы В. П. Колесникова (1950, табл. III, фиг. 12).

Фиг. 2—4. *Avimactra venjukovi* (Andrus.). 2a — правая створка снаружи, х 2,0; 2б — правая створка изнутри, х 2,0; 3a, 4a—левые створки снаружи, х 2,0; 3б, 4б—левые створки изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.



Фиг. 5—7. *Avimactra ossoskovi* (Andrus.). 5а—правая створка снаружи, х 2,0; 5б—правая створка изнутри, х 2,0; Разрез Назарлеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 6а, 7а — левые створки снаружи, х 2,0; 6б, 7б — левые створки изнутри, х 1,5. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

#### Т а б л и ц а VIII

Фиг. 1—2. *Avimactra ossoskovi* (Andrus.). 1а, 2а — правые створки снаружи, х 2,0; 1б, 2б— правые створки изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 3—4. *Avimactra imago* (Andrus.). 3а — левая створка снаружи, х 2,0; 3б — левая створка изнутри, х 2,0; 4а — правая створка снаружи, х 2,0; 4б— правая створка изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 5. *Avimactra eldarica* Koles. 5а — левая створка снаружи, х 2,0; 5б — левая створка изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 6. *Avimactra gedroitzi* Koles. 6а—правая створка снаружи, х 2,5; 6б— правая створка изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

#### Т а б л и ц а IX

Фиг. 1—2. *Avimactra aktschagylica* Djikia sp. nov. 1а — левая створка снаружи, х 2,0; 1б—левая створка изнутри, х 2,0; 2а — правая створка снаружи, х 2,0; 2б— правая створка изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 3—5. *Avimactra nazarlebi* Ali-Zade. 3а— левая створка снаружи, х 2,0; 3б — левая створка изнутри, х 2,0; 4а—правая створка снаружи, х 2,0; 4б— правая створка изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 5а — левая створка снаружи, х 2,0; 5б—левая створка изнутри, х 2,0; Разрез Назарлеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 6—7. *Avimactra nazarlebi chatmica* Djikia subsp. nov. 6а — правая створка снаружи, х 2,0; 6б—правая створка изнутри, х 2,0; 7а — левая створка снаружи, х 1,5; 7б—левая створка изнутри, х 1,5. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 8—9. *Avimactra pisum* (Andrus.); 8а—левая створка снаружи, х 3,5; 8б— левая створка изнутри, х 3,5; 9а—правая створка снаружи, х 3,5; 9б—правая створка изнутри, х 3,5. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

#### Т а б л и ц а X

Фиг. 1—3. *Potamides sumbarensis* Koles. — вид со стороны устья, х 1,0. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 4,5 — вид со стороны устья, х 1,5. Разрез Назарлеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 4—6. *Potamides eldaricus* Koles. 6,7 — вид со стороны устья, x1,5. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 8 — вид со стороны устья x 1,5 Разрез Назарлеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 7—11. *Potamides caspius* Andrus. 9—10 — вид со стороны устья, x1,5; Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 11 — вид со стороны устья, x1,5. Разрез Пантишарис-хеви. Восточная Грузия. Средний акчагыл. 12, 13 — вид с боку, x 1,0. Разрез Пантишарис-хеви. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

#### Т а б л и ц а X I

Фиг. 1. *Cardium edule* Linné. 1a—правая створка снаружи, x2,5. 1б—правая створка изнутри, x2,5. Лиман в южной части Таманского полуострова. Колл. Л. Ш. Давиташвили

Фиг. 2. *Cardium ingratum perfida* Koles. Левая створка снаружи, x2,5. Средний сармат. Кишинев. Колл. И. Ф. Синцова. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. XI, рис. 24).

Фиг. 3. *Cardium ingratum* Koles. 3a — левая створка снаружи, x 2,5; 3б—левая створка изнутри, x2,5. Средний сармат. Кишинев. Колл. И. Ф. Синцова. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. XI, рис. 14, 16).

Фиг. 4. *Cardium obsoletum* Eichw. Левая створка снаружи, x1,5. Нижний сармат, из ст. Георгиевской. Колл. автора. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. IX, рис. 6).

Фиг. 5. *Cardium desperatum* Koles. Правая створка снаружи, x2,5. Средний сармат. Кишинев. Колл. И. Ф. Синцова. Из работы В. П. Колесникова (1935 табл. XI, рис. 3).

#### Т а б л и ц а X I I

Фиг. 1. *Cardium (Avicardium) nikitini* Andrus. Правая створка снаружи, x1,5. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 2. *Cardium (Kubanocardium) laevigatoloweni* Koles. Правая створка снаружи, нат. величина. Средний сармат. Еникальский маяк. Колл. Н. И. Андрусова. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. XV, рис. 10).

Фиг. 3. *Cardium (Avicardium) radiiferum* Andrus. Правая створка снаружи, нат. величина. Разрез Квабеби. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 4. *Cardium (Kubanocardium) loweni* Sinz. Правая створка снаружи, нат. величина. Средний сармат. Армавир. Колл. автора. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. XV, рис. 9).

Фиг. 5. *Mastra caspia* Eichw. 5a—правая створка снаружи, нат. величина; 5б— правая створка изнутри, нат. величина. Верхний сармат. Чокракское озеро. Колл. Н. И. Андрусова. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. VII, рис. 22, 23)

Фиг. 6. *Maetra georgei* Baily. 6a — левая створка снаружи, нат. величина. 6б — левая створка изнутри, нат. величина. Средний сармат. Кишинев. Колл. И. Ф. Синцова. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. VII, рис. 1—2).

#### Т а б л и ц а XIII

Фиг. 1. *Maetra pallasii* Baily. 1a — левая створка снаружи, нат. величина. 1б — левая створка изнутри, нат. величина. Средний сармат. Саура. Колл. Н. И. Андрусова. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. V, рис. 5, 6)

Фиг. 2. *Maetra subvitaliana* Koles. 2a — правая створка снаружи, x2,5; 2б — левая створка изнутри, x2,5. Средний сармат. Бесскорбная. Колл. автора. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. VI, рис. 8, 10).

Фиг. 3. *Maetra tapesoides* Sinz. 3a — правая створка снаружи, нат. величина. 3б — правая створка изнутри, нат. величина. Средний сармат. Винодельное. Колл. Кириченко. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. VII, рис. 5, 6).

#### Т а б л и ц а XIV

Фиг. 1. *Lutraria oblonga* Chemnitz. 1a — правая створка снаружи, x1,5; 1б — правая створка изнутри, x1,5. Третичные отложения Венского бассейна. Из монографии М. Гёрнеса (1870, стр. 58, табл. V, фиг. 6,7)

Фиг. 2. *Lutraria abdrusovi* A. A. Z. 2 — правая створка изнутри, x3,5; 2б — правая створка снаружи, x3,5. Туркмения. Малый Балхан. Из работы А. А. Али-Заде (1967, табл. XIX, фиг. 8).

Фиг. 3. *Avimaetra stavropolitana* Koles. Правая створка снаружи, x1,5. Белая Ростошь. Из работы В. П. Колесникова (1950, табл. III, фиг. 12).

Фиг. 4. *Avimaetra acutecarinata* (Andrus.); Левая створка снаружи, x3,0. Разрез Милебис-хеви. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 5. *Cryptomaetra pes-anseris* Andrus. Левая створка снаружи, x2,5. Криптомактровые слои. Убеженская. Колл. автора. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. VII, рис. 28).

Фиг. 6. *Cryptomaetra pseudotellina* Andrus. Правая створка снаружи, x2,5. Нижний сармат. Ахтиар. Колл. Н. И. Андрусова. Из работы В. П. Колесникова (1935, табл. VII, рис. 26)

#### Т а б л и ц а XV

Фиг. 1—12. *Avimaetra subcaspia* (Andrus.). Правые створки снаружи, x2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 13—16. Переходные формы от *A. subcaspia* к *A. karabugasica*. Правые створки снаружи, x2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.



## Т а б л и ц а XVI

Фиг. 1—5. *Avimactra karabugastica* (Andrus.). Правые створки снаружи, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 6—13. *Avimactra subcaspia* (Andrus.). Правые створки изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

## Т а б л и ц а XVII

Фиг. 1—3. *Avimactra subcaspia* (Andrus.). Правые створки изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 4—6. Переходные формы от *A. subcaspia* (Andrus.) к *A. karabugastica* (Andrus.). Правые створки изнутри, х 2,0. Разрез Чатма, Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 7—11. *Avimactra karabugastica* (Andrus.). Правые створки изнутри, х 2,0. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

## Т а б л и ц а XVIII

Фиг. 1—6. *Avimactra ossoskovi* (Andrus.). Правые створки снаружи, х 2,0. Относительно короткие раковины. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

Фиг. 7—10. — вид снаружи, удлиненные раковины с более резко выраженным килем, х 1,5.

Фиг. 11—12 — удлиненные, сильно неравносторонние раковины с четко выраженным округлым килем и оттянутым задним концом. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

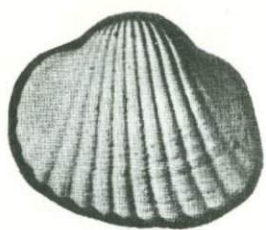
## Т а б л и ц а XIX

Фиг. 1—10. *Avimactra ossoskovi* (Andrus.). 1—4 — вид снаружи, удлиненные, сильно неравносторонние раковины с четко выраженным округлым килем и оттянутым задним концом. 5—10 — вид изнутри, относительно короткие раковины. Нижние боковые зубы толстые, х 1,5. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.

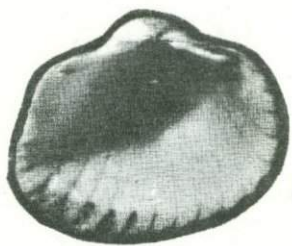
## Т а б л и ц а XX

Фиг. 1—8. *Avimactra ossoskovi* (Andrus.). 1—3 вид изнутри, удлиненные раковины. Нижние боковые зубы толстые, х 1,5.

4—8 — вид изнутри, удлиненные сильно неравносторонние раковины. Нижние боковые зубы толстые, массивные, х 1,5. Разрез Чатма. Восточная Грузия. Средний акчагыл.



1a



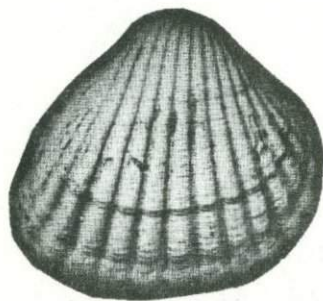
1b



2a



2b



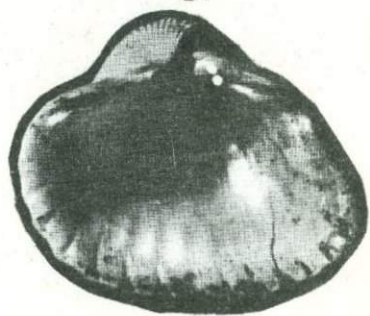
3a



3b



4a



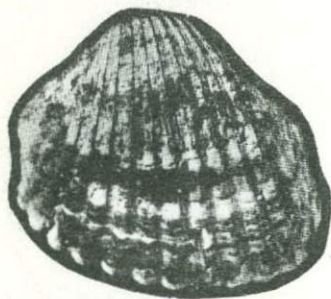
4b



1a



1b



2a



2b



3a



3b



4a

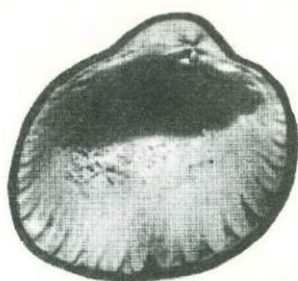


4b

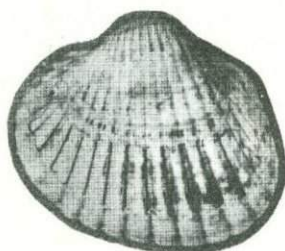




1a



1b



2a



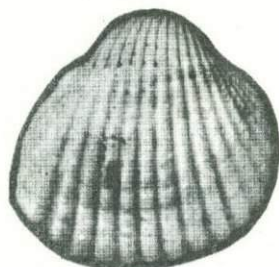
2b



3a



3b

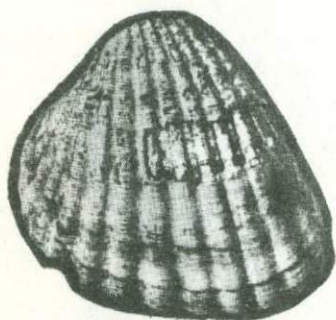


4a



4b

IV



1a



1b



2a



2b



5



7



6



3a



3b



4a



4b



1a



1σ



3a



2a



2σ



3σ



4a



4σ



6a



5a



5σ



6σ



7a



7σ



8a



8σ





1a



1b



2a



2b



3a



3b



4a



4b



5a



5b



I



2a



2b



3a



3b



4a



4b



5a



5b



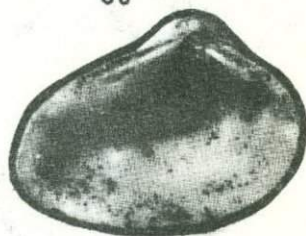
6a



6b



7a



7b









I



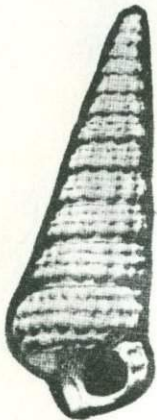
2



3



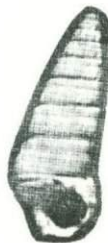
4



5



6



7



8



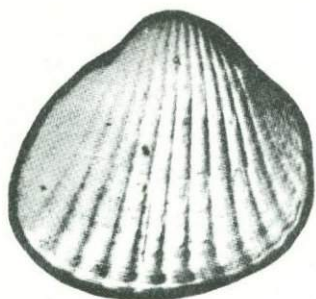
9



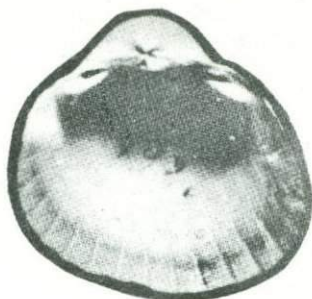
10



II



1a



1b



2



3a



3b



4



5





I



2



3



4



5a



5b



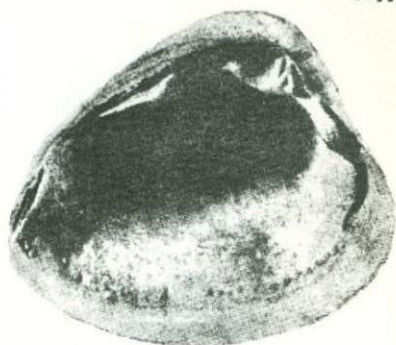
6a



6b



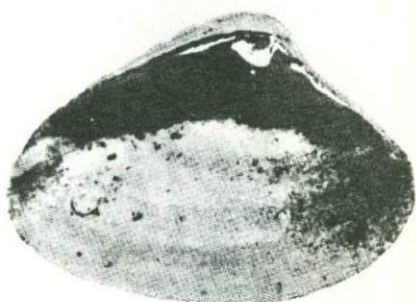
1a



1σ



2a



2σ



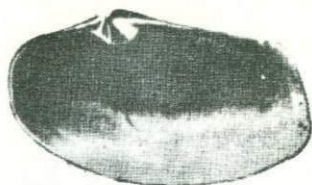
3a



3σ



1a



1b



2a



2b



3



4



5



6





I



2



3



4



5



6



7



8



9



10



11



12



13



14



15



16



I



2



3



4



5



6



7



8



9



10



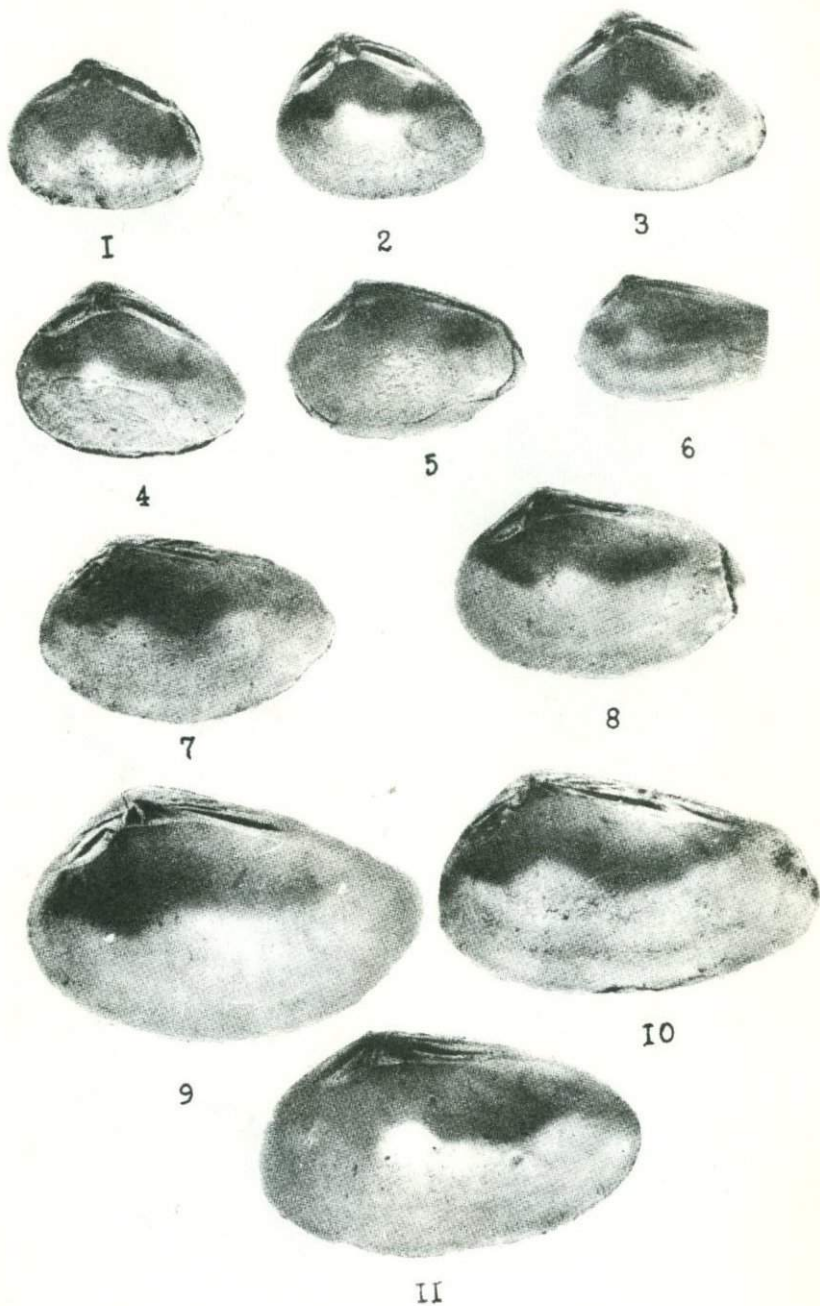
II



12



13







I



2



3



4



5



6



7



8



9



10



II



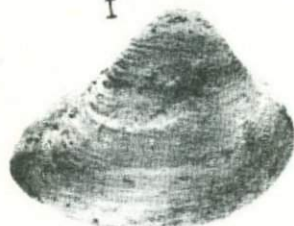
I2



I



2



3



4



5



6



7



8



9



10



1



2



3



4



5



6



7



8



## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	5
Глава I. Краткая история изучения акчагыльского яруса . . . . .	7
Глава II. Обзор отложений акчагыльского яруса Восточной Грузии . . . . .	15
Глава III. Описание некоторых видов моллюсков . . . . .	37
Глава IV. Роль изменчивости и естественного отбора в развитии мактринд и кардинд акчагыла . . . . .	42
Глава V. Экогенез некоторых акчагыльских мактринд и кардинд . . . . .	51
Глава VI. Филогения авимактр акчагыла Восточной Грузии . . . . .	57
Глава VII. О некоторых биомических особенностях акчагыльского бассейна Восточной Грузии . . . . .	63
Глава VIII. К вопросу о происхождении акчагыльской морской моллюсковой фауны . . . . .	72
Заключение . . . . .	99
Литература . . . . .	106
ABSTRACT . . . . .	113
Объяснения к таблицам . . . . .	115

Напечатано по постановлению Редакционно-издательского  
совета Академии наук Грузинской ССР

\*

Редактор Г. А. Квалишвили  
Редактор издательства Л. К. Кобидзе  
Техредактор Н. А. Эбралдзе  
Корректор Э. В. Гогова

Сдано в набор. 29.9.1976; Подписано к печати 22.2.1977; Формат  
бумаги 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>; Бумага № 2; Печатных л. 9.00; Уч.-издат. л. 7.50;

УЭ 01037;

Тираж 600;

Заказ 1405;

Цена 1 руб. 10 коп.

---

გამომცემლობა „მეცნიერება“, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19  
Издательство «Мецниереба», Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

---

საქ. სსრ მეცნ. აკად. სტამბა. თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ. № 19.  
Типография АН Груз. ССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

**Джикия Нана Ражденовна**

**ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ МОЛЛЮСКОВОЙ ФАУНЫ АКЧАГЫЛА  
ВОСТОЧНОЙ ГРУЗИИ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «МЕЦНИЕРЕБА» ВЫПУСКАЕТ СЛЕДУЮЩИЕ  
КНИГИ:

Джанелидзе О. И. **Полиморфиниды миоцена Грузии.**  
На русском языке, цена 90 коп.

Тактакишвили И. Г. **Миграция моллюсков в плио-  
ценовых морях восточного паратетиса.** На русском языке,  
цена 90 коп.

Цена 1 руб. 10 коп.

2222  
hhhh