

М. В. ПОПХАДЗЕ

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМООБРАЗОВАНИЕ
ВЕРХНЕМЕЗОЙСКИХ И ПАЛЕОГЕНОВЫХ
ПЛЕЧЕНОГИХ ГРУЗИИ**

«МЕЦНИЕРЕБА»
1977

საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემია
АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР

პალეოგიოლოგიუს ინსტიტუტი
ИНСТИТУТ ПАЛЕОБИОЛОГИИ



ე. ვოლაპეკ

საქართველოს გედახაგოგოურ და კალეოგენურ
ესართვესიანთა ხვალებადობა და
ვორმათა წარმოქმნა

„მეცნიერება“
თბილისი
1977

М. В. ПОПХАДЗЕ

56.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМООБРАЗОВАНИЕ
ВЕРХНЕМЕЗОЗОЙСКИХ И ПАЛЕОГЕНО-
ВЫХ ПЛЕЧЕНОГИХ ГРУЗИИ

22/2

«МЕЦНИЕРЕБА»
ТБИЛИСИ
1977



56 (C41)
562 (47 922)
П 588

В работе рассмотрены вопросы ненаследственной и наследственной изменчивости меловых и палеогеновых плеченогих Грузии, вызванной воздействием биотических и абиотических факторов окружающей среды.

Индивидуальная модификационная изменчивость раннемеловых плеченогих Грузии многообразна и выражена в меняющихся очертаниях раковины, а также — изменениях разных других морфологических признаков. Изменчивость эта иногда возрастного характера, нередко она является результатом воздействия благоприятных условий окружающей среды и вызвана характером грунта морского дна, способом прикрепления, скученностью вместе обитающих ссобей, обилием пищи и т. д. Помимо такой изменчивости раннемеловые плеченогие обнаруживают и массовую наследственную изменчивость, которая часто сопряжена с возникновением подвидов, а иногда и новых видов.

Изучением представителей отдельных видов позднемеловых плеченогих выявлено формообразование подтвержденное в работе соответствующими примерами.

Изменчивость палеогеновых плеченогих Грузии в работе в основном рассмотрена по развитию вида — *Gryphus hilarionis* (Men.) широко и обильно представленного в среднем эоцене Рачи и Лечхуми. Благоприятные абиотические условия среды и отсутствие на жизненном пространстве опасных соперников и хищников, вероятно, способствовали размножению и экспансии популяций этого вида, что и обусловило их повышенную изменчивость и возникновение довольно большого количества подвидов.

Изучение указанных явлений имеет большое значение как для установления этапов эволюционного развития организмов, так и для решения стратиграфических вопросов.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение изменчивости организмов геологического прошлого весьма затруднительно, но все таки возможно. По мнению Л. Ш. Давиташвили такие исследования возможны и они могут вести к хорошо обоснованным выводам не только о наличии изменчивости у вымерших организмов, но и о ее причинах (Л. Ш. Давиташвили, 1970, стр. 7).

Об изменчивости плеченогих вообще, а в частности меловых и третичных плеченогих специальных исследований не имеются, но отдельные исследователи, например, Т. Давидсон (1851—1855), Жакоб и Фалло (1913) и многие другие при палеонтологических описаниях отмечают изменчивость отдельных их индивидуумов, а иногда говорят о существовании переходных форм между видами. Об изменчивости размеров у юрских плеченогих говорит А. С. Моисеев, ставя ее в зависимость с глубиной моря в котором они обитали (А. С. Моисеев, 1934, стр. 11—12). Жакоб и Фалло изменчивость у представителей плеченогих, в частности ринхонеллид, связывают с их фациальным распространением (1913), Л. Ш. Давиташвили в своей монографии «Изменчивость организмов геологического прошлого», посвященной внутривидовым наследственным изменениям организмов прошлых геологических времен, где отдельные главы отведены вопросам изменчивости различных групп, высказывает некоторые соображения и об изменчивости плеченогих. Помимо этой работы, Л. Ш. Давиташвили в своих монографиях нередко касается изменчивости ископаемых организмов, в том числе и плеченогих, в связи с рассмотрением вопросов эволюционного прогресса, видеообразования, эволюции органического мира и вы-

мирания (Л. Ш. Давиташвили, 1936; 1965; 1966; 1968). В статьях, помещенных в сборнике Института палеобиологии — «Общие вопросы эволюционной палеобиологии» (1968.) научными сотрудниками Института довольно хорошо и убедительно рассмотрены вопросы изменчивости ископаемых организмов и представлены примеры как индивидуальной ненаследственной, так и наследственной массовой изменчивости организмов геологического прошлого.

Данная работа представляет попытку изучения морфологической изменчивости некоторых меловых и палеогеновых плеченогих, распространенных на территории Грузии на основании собственных материалов, данных других исследователей, а также литературных источников.

Как известно, в морях нормальной солености изменчивость организмов и в особенности организмов обитающих на дне менее интенсивно протекает по той причине, что в таких морях изменения абиотических условий происходят относительно медленно. По этому вопросу Л. Ш. Давиташвили в вышеназванной монографии, посвященной изменчивости организмов в геологическом прошлом пишет, что относительно медленное изменение абиотических условий водной среды морей, связанных с мировым океаном и имеющих соленость нормальную или близкую к нормальной вполне согласуется с относительно медленной эволюцией морских животных, в частности беспозвоночных бентонных моллюсков¹. Однако даже в огромных морских водоемах могут возникнуть и действительно возникают участки, где абиотические условия несколько отклоняются хотя бы на короткое время от нормальных морских бассейнов. Такие изменения стимулируют изменчивость (Л. Ш. Давиташвили, 1970, стр. 97).

В названной же монографии Л. Ш. Давиташвили отмечает, что для обособления отдельных участков моря достаточно наличия барьера в виде подводной возвышенности (Л. Ш. Давиташвили, 1970, стр. 95). Ясно, что наличие таких барьеров вызывает изменения условий водной среды, что в свою

* По всей вероятности и всех бентонных беспозвоночных в том числе и плеченогих. М. П.

очередь обуславливает изменение организмов, обитающих на дне. Изменчивость же эта в одних случаях может быть индивидуальной, а в других массовой наследственной.

В результате изучения меловых и палеогеновых плеченогих территории Грузии выявлено, что представители их разных видов подвержены как индивидуальной, так и массовой наследственной изменчивости, обусловленной разными причинами.

В работе отдельными главами представлены примеры изменчивости раннемеловых, позднемеловых и палеогеновых плеченогих Грузии.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАННЕМЕЛОВЫХ ПЛЕЧЕНОГИХ ГРУЗИИ

В результате изучения раннемеловых плеченогих, распространенных на территории Грузии выясняется, что их интенсивная индивидуальная ненаследственная изменчивость обусловлена воздействием изменчивой среды обитания. Изменчивость эта яснее выявлена в ринхонеллидах, а именно у них наблюдается переход от плоских раковин к выпуклым; относительно коротких и узких раковин — к удлиненным и широким; от форм с тупыми и короткими макушками — к формам с заостренными и длинными макушками; от ребристых форм — к гладким, от форм с слабо выраженным синусами — к формам с хорошо выраженным синусами и т. д.

Как уже было отмечено, случаи такой изменчивости указаны и другими исследователями при описании отдельных видов.

Среди изученных нами плеченогих особое внимание привлекает изменчивость внешних признаков у *Cyclothyris lata* (d'Orbigny), приуроченной к разным фациям. Индивидуумы этого вида из разных местонахождений отличаются друг от друга более или менее резко выраженными некоторыми признаками. Наблюдается постепенный переход тех или иных изменчивых признаков. Например, формы этого вида из ургонских известняков Цхалтубо характеризуются более резкой скульптурой и заостренной макушкой, а форма из шкмерских (Западная Грузия, Рача) барремских известняков выявляет отклонение от типичных форм, у неё отсутствует ясно выраженная, заостренная макушка и примакушечные части,

которые здесь наоборот более или менее округлы, в соответствии с чем и ребра неострые.

Повидимому, заострение макушки и ребер обусловлены обитанием в относительно мелководном бассейне, а округление их связано с обитанием в более глубоких частях бассейна. При тождестве остальных морфологических признаков указанная выше изменчивость является показателем того, что в данном случае имеем дело лишь с одним видом и изменчивость эта индивидуальная, ограниченная, не имеет массового наследственного характера.

Такого же характера изменчивость отмечена Жакобом и Фалло (1913) и для другого вида. Они указывают, что для представителей *Rhynchonella corallina* Leym., которые в основном являются обитателями относительно мелководных бассейнов нижнего мела, характерны — заостренная макушка и рельефная скульптура, а для единичных экземпляров этой группы, обитающих в относительно глубоководных бассейнах, характерны более округлая макушка и слабо выраженные ребра (Жакоб и Фалло, 1913). Такая изменчивость результат непосредственного воздействия условий среды на организм. Но она не имеет массового характера, она является лишь результатом определенных фациальных условий (как это отмечается и другими исследователями) т. е. в разных фациях формы одного и того же вида меняют скульптуру и некоторые признаки строения раковины, сохраняя без изменений характерные, основные для вида признаки. Следовательно здесь, как и в предыдущем случае имеем ненаследственную изменчивость.

К ненаследственной изменчивости относятся также изменения величины раковин некоторых плеченогих одного и того же вида, но обитающих в разных местонахождениях.

А. С. Моисеев изменчивость величины раковин юрских плеченогих рассматривает в связи с глубиной моря, он пишет, что в верхнеюрских отложениях Крыма и Кавказа распространены мелкие тонкораковинные брахиоподы и крупные толстораковинные. Первые встречаются, главным образом, в мергелях или в тонкослоистых известняках, между тем, как крупные толстораковинные брахиоподы распространены в

массивных зоогенных известняках и что мелкие брахиоподы из верхней юры, повидимому происходят из сравнительно более глубокого моря, чем крупные (А. С. Моисеев, 1934, стр. 12).

Такие соотношения величины раковин с глубиной моря не всегда наблюдаются среди нижнемеловых плеченогих Грузии. При этом тонкостенность и толстостенность не связана с величиной раковины. Но для точности целесообразнее привести фактические данные. Например *Sellithyris «biplicata»* (Sowerby) из относительно глубоководных барремских мергелей с. Квацхути (Западная Грузия) довольно больших размеров, тогда как индивидуумы этого же вида из относительно мелководных отложений окрестностей гор. Кутаиси (Зап. Грузия) сравнительно малых размеров, хотя единичные большие раковины и здесь имеются.

Так как большие раковины *S. «biplicata»* обнаружены в относительно глубоководных отложениях северного крыла рачинской синклиналии, а более мелкие — в относительно мелководных отложениях грузинской глыбы, поэтому трудно согласиться, что большие раковины плеченогих *всегда* приурочены к мелководным, а мелкие раковины к глубоководным отложениям, как это отмечено у А. С. Моисеева (А. С. Моисеев, 1934, стр. 12). Возможно, что это положение А. С. Моисеева, весьма даже правильно для представителей определенных групп плеченогих, но его обобщение для всех групп невозможно. Следует отметить, что сравнение величины раковин ринхонеллид этих двух местонахождений (с. Квацхути и окр. Кутаиси) оказалось невозможным так как в этих местонахождениях представлены ринхонеллиды разных групп.

В рассмотренных случаях изменчивость раковин плеченогих одного и того же вида из разных местонахождений, вероятно, вызвана не только разными абиотическими условиями среды, но и существующими там биотическими условиями.

Следует также отметить и другие случаи изменчивости величины раковин у представителей плеченогих. Например, в сероватых песчанистых мергелях с. Гумбри (вблизи Цхалтубо, Зап. Грузия) и в известняках с. Чордко (Амбролаурский район, Зап. Грузия) в довольно большом количестве представлены мел-

кие раковины *Tulipina koutaisensis* (Loriol) однако, обитавшие вместе с ними представители других групп плеченогих имеют обычную, нормальную величину раковин, например *Sellithyris «biplicata»* (Sow.).

Обычно, малые размеры водных животных объясняют отклонением среды от обычных условий (Л. Ш. Давиташвили, 1936, стр. 181). Л. Ш. Давиташвили считает, что увеличение и уменьшение величины тела вызывалось прямым воздействием внешних условий на организмы (Там же, стр. 192). Хотя Л. Ш. Давиташвили эту мысль высказывает о двустворчатых моллюсках, но думаем, что в данном случае ее можно распространить и на других водных беспозвоночных. То обстоятельство, что *Sellithyris «biplicata»* (Sow.) сохранил обычную величину раковины, в тех же условиях среды, говорит за то, что представители этой группы оказались более стойкими чем *Tulipina koutaisensis* (Lor.) и перенесли воздействие неблагоприятных условий среды.

Таким образом, малые размеры раковин этого вида из Гумбри, вероятно, является результатом непосредственного воздействия внешних условий среды, относительно большие размеры индивидуумов того-же вида из других местонахождений указывают на наличие там оптимальных условий для их существования, и отмеченные выше отклонения от обычных размеров ненаследственные.

Морфологическая изменчивость наблюдается, также, на раковинах разных индивидуумов *Monticarella sexplicata* (Карак.). Обычно этот вид представлен формами равной длины, и ширины, но длина некоторых раковин превышает ширину или же наоборот. Обычно спинная створка уплощенная, но имеются образцы и с выпуклой спиной створкой. На палеальной стороне обеих створок имеются широкие ребра — валики, которые на некоторых экземплярах сравнительно короткие, а на некоторых достигают даже до середины раковин. Кроме этого, описанные И. Каракашем образцы с широкими синусами, а верхнебарремские формы этого же вида из Грузии — или со слабым синусом или же совсем без синуса. Ясно, что и здесь вследствие воздействия окружающей среды, возникли изменчивые признаки в пределах вида.

Таким образом, во всех этих случаях изменчивость раковин индивидуальная, ненаследственная и она в разных местобитаниях вызвана непосредственным воздействием изменчивых условий среды.

Имеются также случаи возрастных изменений у плеченогих, проследить за которыми не трудно, из-за хорошей сохранности некоторых раннемеловых плеченогих Грузии.

Ниже приводятся лишь более яркие примеры возрастной изменчивости этих ископаемых организмов. Примеры эти и раньше были отмечены нами и К. Ш. Нуцубидзе (М. В. Попхадзе, 1949, стр. 78—79) и (К. Ш. Нуцубидзе, 1945, стр. 167).

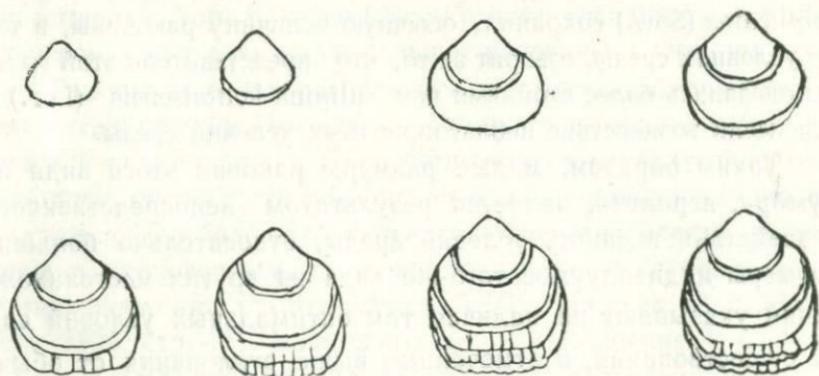


Рис. 1. Возрастная изменчивость раковины *Dzirulina favrei* (Loriol)
(по М. В. Попхадзе)

По нашим материалам на раковине *Dzirulina favrei* (Loriol)² (Западная Грузия, аптские известняки с. Квацхути) можно проследить за возрастными изменениями этой формы по линиям и кольцам нарастания, а также по наличию скульптуры, которая постепенно появляется на створках. По линиям и кольцам нарастания легко восстановить очертание раковины и разные моменты роста. Эти же линии и кольца нарастания, пучками представленные на латеральных сторонах раковины, также хорошо отражают рост раковины. В соответствии с ростом раковины они округлые, прямые или же за-

² Вид этот К. Ш. Нуцубидзе был определен как *Kingena djanelidzei* Nouts.

зубренные и представлены черепицеобразно наложенными друг на друга створками. На этих раковинах наблюдаются восемь стадий роста и развития. На ранней первой стадии створка округлая (на схеме представлено возрастное изменение и развитие брюшной створки); такое же округлое очертание имеет створка на второй и третьей стадиях развития; на четвертой же стадии намечается образование угла в точке соприкосновения боковой и лобной комиссур; на пятой стадии створка уже ясно округло-пятиугольная, но гладкая за исключением лобного края, на этой стадии на переднем крае створки появляются очень короткие, малочисленные ребра, пересечение этих ребер и линий нарастания образуют зазубренность последних; такой же облик имеет створка на шестой, седьмой и восьмой стадиях, только возрастает число коротких ребер, зазубренность линий нарастания, а очертание створки и всей раковины ясно пятиугольное. Ребристость лобного края появляется сравнительно позже.

Наблюдения над развитием линий и колец нарастания привели к следующим выводам: молодые индивидуумы данного вида имеют округлое очертание, лишь взрослые формы имеют пятиугольное очертание и скульптуру на переднем крае раковины. И если при сравнении молодых и взрослых форм не будет учтено онтогенетическое развитие этого вида, то при определении могут быть допущены ошибки (рис. 1).

Таким образом, те маленькие округлые экземпляры, которые в нашей коллекции имеются вместе с *Dzirulina favrei*, несмотря на некоторые отличия, относятся к этому виду, так как замеченные отличия возрастного порядка.

В нашей коллекции, из барремских мергелистых известняков Абхазии, представлено довольно большое количество раковин *Lacunosella colchidaensis* (Moiss.). Причем вместе с выпуклыми, крылатыми формами имеются и относительно плоские формы. Очертание раковин пятиугольное, на некоторых образцах крылатость выявлена хорошо, а на некоторых — более слабо. Раковины в подавляющем большинстве более широкие, чем длинные, но в исключительных случаях они одинаковой длины и ширины. Брюшная створка с синусом и с удлиненным лобным краем. В синусе 3—5 ребер, на гребне спинной створки — 2—4 ребра,

имеются случаи, когда число ребер в синусе и на гребне спинной створки — одинаково. Срединные ребра около макушки тонкие. Ребра в синусе и на гребне или одинаковой ширины и длины или же одно из них короче. Наблюдается утонение одного срединного ребра то на правой, то на левой стороне раковины. Иногда из 4-х срединных ребер до лобного края доходят лишь 2 ребра, а крайние ребра начиная с середины раковины постепенно затухают. В результате изменения количества ребер, некоторые раковины у лобного края асимметричны. На разных экземплярах не всегда одинаково также количество боковых ребер. За срединными ребрами брюшной створки после большого перерыва следуют 4—7 боковых ребер, которые дугообразно соединяются с соответствующими ребрами спинной створки. Даже на одном и том же экземпляре ребра расположены неравномерно, а именно иногда на левой стороне раковины имеются 2 боковых ребра, а на правой — 4 и т. д., вследствие этого и боковые стороны таких раковин асимметричны. Примечательно, что асимметрия как лобного края, так и боковых сторон в общем не явная, так как асимметрия эта вызвана лишь разнообразием скульптуры (Таб. III).

Таким образом, индивидуумы *Lacunosella colchidaensis* (Moiss.) выявляют весьма интенсивную изменчивость, и как будто в некоторых случаях намечается возможность выделения новых подвидов, однако наблюдаемая изменчивость не имеет массового характера, она ограничена, и не характерна для представителей данного вида из других местонахождений. Следовательно, изменчивость индивидуумов данного вида является показателем индивидуальной изменчивости и она укладывается в пределах вида. Можно предположить, что у этих изменчивых индивидуумов за относительно короткий срок не появились и другие изменившиеся признаки. Для подкрепления предположения, что изменчивость наблюдалась у индивидуумов *L. colchidaensis* (Moiss.) индивидуального характера, приведем высказывания известного исследователя печеногих Н. Н. Яковлева, он отмечает, что все уклонения раковины от симметрии и непостоянство формы можно объяснить лишь одним: приростанием раковины ко дну морскому или к различным предметам на нем находящимся (Н. Н.

Яковлев, 1907, стр. 185). И в другой своей работе Н. Н. Яковлев указывает, что уклонение раковины плеченогих от симметрии, объясняется лишь прирастанием, что значительные различия полученные вследствие прирастания плеченогих нельзя считать ни родовым, ни видовым отличием (Н. Н. Яковлев, 1908).

К. Ш. Нуцубидзе в одной из своих работ о раннемеловых плеченогих Западной Грузии (К. Ш. Нуцубидзе, 1945, стр. 167) дает схему развития «*Terebratula* biplicata (Brocchi) Sow. в описании отмечено пять стадий онтогенетического развития данного вида: на первой стадии образец округлый; на второй стадии створки удлинены и на переднем крае створки наблюдается значительная двускладчатость; на третьей стадии (25 мм) возрастает как удлиненность раковины, так и двускладчатость; на четвертой стадии (31 мм) длина раковины превышает ее ширину и двускладчатость развита сильнее; и наконец, на пятой стадии (34 мм) представлена уже взрослая форма с ясно выраженной двускладчатостью и удлиненной раковиной (см. рис. 2). На переднем крае раковины в результате замедленного роста вместе представлены 3—4 линии нарастания. Начальная и последняя стадии этой формы сильно отличаются друг от друга и как отмечает К. Ш. Нуцубидзе, если при сравнении молодых и взрослых экземпляров не будет учтено онтогенетическое развитие данного вида, то молодые экземпляры можно ошибочно отнести к другому виду (рис. 2).

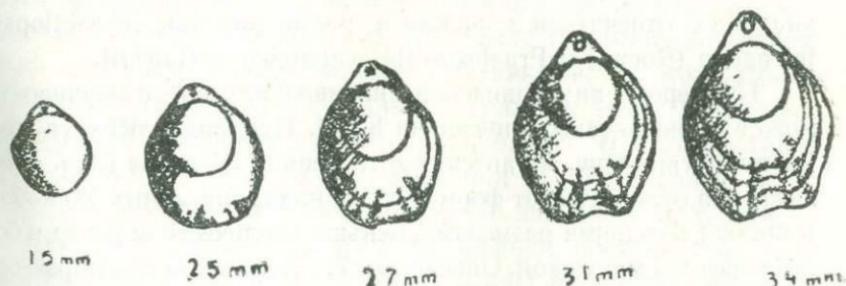


Рис. 2. Стадии онтогенетического развития „*Terebratula*“ biplicata (Brocchi) Sow. (по К. Ш. Нуцубидзе)

В результате наблюдения над многочисленными экземплярами данного вида К. Ш. Нуцубидзе приходит к выводу, что изу-

ченные ею онтогенетические стадии развития во всех индивидуумах этого вида представлены одинаково и двускладчатость у всех появляется не сразу, а постепенно в связи с ростом, за исключением незначительных отклонений в степени двускладчатости, или же ее появления, у некоторых она появляется раньше, у некоторых несколько позже, но как правило ни у одной формы двускладчатость не наблюдается на ранней стадии развития. Принимая во внимание онтогенетическое развитие «*Terebratula* biplicata» К. Ш. Нуцубидзе все маленькие образцы со слабой двускладчатостью или образцы без складок (встречающиеся с взрослыми двускладчатыми формами) — относит к этому же виду, так как эти маленькие формы соответствуют определенной стадии развития «*T.* biplicata». К. Ш. Нуцубидзе располагала достаточным материалом для составления ряда начиная с молодых до взрослых форм, и в этом ряду смогла с последовательностью представить развитие как длины и ширины, так и двустворчатости «*T.* biplicata», что вполне соответствует ее онтогенетическому развитию (К. Ш. Нуцубидзе, 1945, стр. 168). Таким образом, представленные К. Ш. Нуцубидзе описание и схема развития «*T.* biplicata» является весьма наглядным примером онтогенетического развития, дающим ясную и полную картину возрастной изменчивости.

Хорошие примеры возрастной изменчивости приведены Т. Н. Смирновой в своей последней работе (1972, стр. 117; 120), где на рис. 53 и 54 при описании видов даны схемы изменений брахиальных отпечатков в процессе роста раковин *Thecidiospis tetragona* (Roem.) и *Praelagazella valangiensis* (Loriol).

Примером внутривидовой индивидуальной изменчивости может служить также описанная К. Ш. Нуцубидзе «*Rhynchonella* pliciformis Sow. из аптских отложений с. Гореша (Зап. Грузия), она отличается от форм того же вида, описанных Жакобом и Фалло: большими размерами, меньшим количеством ребер и более короткой макушкой. Описанные Т. Давидсоном некоторые образцы этого вида тоже неодинаковы: одни из них узкие и толстые, другие же — широкие и плоские. По мнению К. Ш. Нуцубидзе эти отличия относятся лишь к возрастным изменениям.

Из берриасских отложений Квезани (Абхазия) нами была

6212

описана «*Zeilleria*» (-*Waldheimia*) *walkeri* (David) образцы этого вида в большинстве случаев овального очертания с одинаково выпуклыми створками, и макушкой со слабыми латеральными гребнями; наряду с такими формами встречаются изменившиеся индивидуумы этого же вида округлые, плоские, пятиугольные, у некоторых лобный край круглый, а у некоторых как латинская буква *v*, синус отогнутый к спинной створке. Имеются образцы с возвышением на спинной створке; некоторые из них на брюшной створке имеют вроде возвышения и зачаточные две складки; боковая комиссура на некоторых образцах округлая, на некоторых прямая под тупым углом изогнуто спускающаяся к спинной створке. Описанную форму мы отождествили с формами описанными К. Ш. Нуцубидзе как новый вид—«*Zeilleria*» *abchasic* Nouts. и по закону приоритета за этим видом оставили старое название. К. Ш. Нуцубидзе отмечает, что формы объединенные в этом виде некоторые округлые, некоторые плоские и т. д. По М. С. Эристави образцы из Грузии явно отличаются от английских образцов, а именно они имеют более плоскую спинную створку, их линии нарастания более бледные, имеют резко очерченный синус на спинной створке, а брюшная створка без гребня, и ему эти отличия кажутся столь значительными, что считает вполне целесообразным их выделение как нового вида (М. С. Эристави, 1955, стр. 169).

Возможно, что выделение нового вида допустимо, но не на основании этих отличительных признаков, так как эти самые признаки характерны и для разных представителей «*Z*» *abchasic* Nouts. и в пределах этого вида так много индивидуумов с разными изменившимися признаками, что можно было бы выделить несколько подвидов, если бы этому не мешало следующее заявление К. Ш. Нуцубидзе: «Помимо таких типичных форм в моем распоряжении и другие более округлые или же более плоские формы. По внешнему виду они отличаются от основной формы по графики, построенные мною по данным соотношения ширины, длины и толщины образцов не дают возможности выделения этих образцов в отдельный варьетет. По графикам оба соотношения изменчивости дают лишь один максимум, поэтому повидимому все они представ-

ляют один вид, а изменчивость очертания и толщины характеризующая их, не выходит за рамки внутривидовой изменчивости (К. Ш. Нуцубидзе, 1945, стр. 181).

Таким образом, если графики построены правильно, то можно полагать, что изменчивость отмеченная у индивидуумов данного вида нами и К. Ш. Нуцубидзе, относится к индивидуальной ненаследственной изменчивости.

Помимо всего вышеизложенного считаю необходимым дополнительно представить наблюдения и других исследователей об изменчивости раннемеловых плеченогих территории Грузии. Например геологом Н. Н. Квахадзе в своей квалификационной работе «Раннемеловые брахиоподы среднего течения р. Риони (Зап. Грузия) и их стратиграфическое значение» (1972) в палеонтологическом описании представлены данные об морфологической изменчивости описанных им брахиопод. Здесь мы подробно представим эти данные.

По Н. Н. Квахадзе *Cyclothyris gibbsiana bedoulensis* (Jacob et Fallot) представлен как широкими и плоскими, так и — узкими и относительно плоскими формами (стр. 78).

Monticlarella lineolata (Phillips) содержит округло-пятиугольные и овально-пятиугольные индивидуумы, изменчиво также количество ребер-складок на створках (стр. 107).

У разных индивидуумов *Lacunosella colchidaensis* (Moiss.) изменчиво количество ребер в синусе и на гребне: у некоторых в синусе 2 ребра, а на гребне 3. Некоторые в синусе имеют одно толстое ребро, а на гребне — два, на макушке же — одно бледное ребро. В пределах этого вида более устойчиво очертание раковины и степень загнутости макушки (стр. 126).

Oribynchia paludensis (Jacob et Fallot) представлена то удлиненными экземплярами, то раздвинутыми в ширину. Изменчиво у них и очертание синуса (стр. 157).

Rhyonirhynchia popkhadzeae Kamyschan et Kvakhadze характеризуется возрастной изменчивостью — молодые индивидуумы только у лобного края имеют слабый синус и соответствующий гребень, а взрослые индивидуумы имеют неглубокий, широкий синус, доходящий до макушки, а гребень с боков низкий, слабо выраженный, доходящий до одной трети створки, а иногда и до середины (стр. 171).

Раковины *Praelongithiris dutempleana* (d'Orb.) из сублиторальной фации, а именно из известковых, слабо песчанистых глин, слабо выпуклые, с рельефными складками, а раковины собранные из отложений с большим количеством песчаного материала — более выпуклые, и складки у них слабые. По мнению автора более выпуклая брюшная створка, сильно загнутая макушка и складчатость переднего края — является результатом перехода от якорного способа прикрепления — к опорному способу прикрепления. И что слабовыпуклые раковины в своем индивидуальном развитии, вероятно, позже переходили к опорному способу прикрепления, чем выпуклые — (стр. 188).

Морфологической изменчивостью характеризуются раковины *Praelongithyris kentugajensis* (Moiss.). Этот вид наряду с сильно выпуклыми экземплярами содержит и плоские экземпляры макушки которых менее загнуты и складки лобного края более рельефны (стр. 192).

Молодые экземпляры *Musculina acuta* (Quenst.) характеризуются острыми и относительно короткими складками, а взрослые — более округлыми и длинными складками у лобного края. Более устойчивыми признаками данного вида является — очертание раковины и степень загнутости макушки (стр. 223).

Sellithyris laschensis Kvakhadze sp. nov. характеризуется некоторой изменчивостью развития складок переднего края: на некоторых образцах складки еле заметны, а на некоторых — они достаточно рельефны и длинны. В связи с ростом раковины изменчива и комиссура лобного края. В пределах данного вида устойчивыми признаками являются очертание раковины и степень загнутости макушки.

Iberithyris tolaensis Kvakhadze sp. nov. характеризуется некоторой изменчивостью степени загнутости макушки и удлиненности раковины. В малом количестве наблюдаются экземпляры с сильно загнутой макушкой и удлиненным лобным краем (стр. 246).

В пределах *Nucleata jacobi* (Killian) наблюдается изменчивость ширины раковины и глубины синуса. Обычно крылатые раковины имеют глубокий синус и длинный язычок. Для нешироких раковин характерны — узкий синус и относительно короткий язычок (стр. 267).

Nucleata strombecki Schloenb. характеризуется изменчивостью толщины раковины и глубины синуса: относительно менее выпуклые раковины имеют неглубокий синус, а более выпуклые раковины — глубокий синус (стр. 265).

На раковинах *Dzirulina regularis* (Smirnova) наблюдается изменчивость в степени развития складок и синуса. На некоторых раковинах складки и синус брюшной створки слабо развиты, а на некоторых синус и вовсе отсутствует (стр. 286).

На раковинах *Dzirulina favrei* (Loriol) наблюдается изменчивость периферических частей створок и их выпуклости. Взрослые образцы характеризуются сильно выпуклыми створками и более загнутыми макушками; на периферических частях створок, взамен тонких ребер, за счет сращения тонких ребер, появляются длинные, грубые ребра-складки, доходящие до середины створок (стр. 294).

Индивидуумы *Dzirulina znakvensis* Kvakhadze выявляют индивидуальную изменчивость очертаний раковин: наряду с округло-пятиугольными раковинами имеются удлиненно-округло-пятиугольные раковины. Наблюдается также и возрастная изменчивость, а именно в процессе роста изменяется очертание раковины и уменьшается апикальный угол (стр. 299).

Tulipina koutaisiensis (Loriol) содержит образцы как с дугообразными поперечным сечением, так и округло-трапециодальным поперечным сечением. Нижнеантские раковины этого вида имеют слабо выраженный синус спинной створки, с боков ограниченный гребнями; раковины с дугообразными поперечными сечениями не имеют ни синуса спинной створки, ни складок (стр. 314).

Примеры изменчивости плеченогих отмеченные геологом Н. Н. Квахадзе также подтверждают, что среди распространенных на территории Грузии нижнемеловых плеченогих нередки случаи индивидуальной, ненаследственной изменчивости, а причиной таких изменений являются иногда условия обитания этих плеченогих, а именно: характер грунта, характер прикрепления, или свободного их обитания, количество пищи, возраст и т. д. Следует отметить, что для названных видов эта изменчивость не носила массового характера, она не

была направленной по определенной линии, вследствие чего эти изменения впоследствии не были закреплены.

Для подтверждения того, что изменчивость среди плеченогих вообще явление обычное, нередкое, представляем примеры изменчивости плеченогих других периодов. Таков пример приведенный известным исследователем плеченогих Е. А. Ивановой об возрастных изменениях палеозойских плеченогих. Схема Е. А. Ивановой помещена в «Основах палеонтологии» (мшанки, брахиоподы) (1960, стр. 128, рис. 32). На схеме изображена возрастная изменчивость раковины *Enteletes lamarkii* (верхний карбон), с указанием разных степеней развития складок.

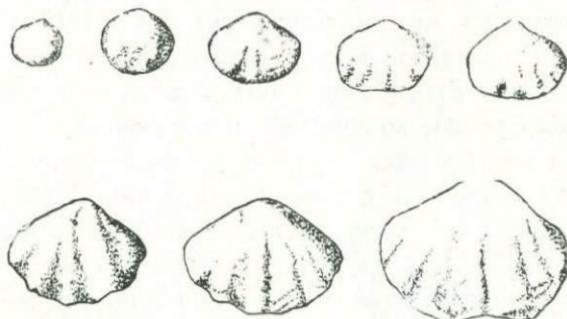


Рис. 3. Возрастные изменения раковины *Enteletes lamarkii* Fischer (Верхний Карбон) (по Е. А. Ивановой, 1953)

Изображение возрастной изменчивости этого же вида дано Р. Л. Геккером в «Ведении палеоэкологии» (Р. Л. Геккер, 1957, табл. XII).

На 3-ем рисунке хорошо видны возрастные изменения этого вида от молодых до взрослых форм включительно, именно хорошо прослеживается постепенное развитие складок в связи с возрастом.

На основании вышеприведенных примеров по меловым брахиоподам, а также последнего этого примера можно убедиться, что на раковинах плеченогих нередко имеются при-

знаки возрастной изменчивости которую нетрудно обнаружить, но игнорирование их может привести к ошибочным определениям плеченогих.

Можно представить, еще не мало примеров индивидуальной изменчивости раннемеловых плеченогих как по своим материалам, так и по литературным данным.

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАННЕМЕЛОВЫХ ПЛЕЧЕНОГИХ ГРУЗИИ

В нашей коллекции имеется раннем еловая форма *«Rhynchonella» corallina neocomiensis* Jacob et Fallot из валанжинских отложений Абхазии. Ее основной вид *«Rh. corallina* Leym.

описан А. С. Моисеевым из лузитанских отложений Северного Кавказа, из ущелья р. Маики (А. С. Моисеев, 1954, стр. 76—77). А. С. Моисеев отмечает, что вид этот установил в 1846 г. Leymerie. Типичная *«Rh. corallina* Leym.

описана из верхней юры (Reutracien) Франции. Впоследствии она детально описана Haas-ом, который дал большое количество изображений этого вида. Работа Haas-а дает представление о пределах изменчивости данного вида. Эти изменчивые формы впоследствии (1913) Жакобом и Фалло выделены как разновидности, одной из которых является *«Rh. corallina* var. *neocomiensis* (Jac. et Fall.)

из нижнего валанжина и зоогенного валанжина Франции. Эта же разновидность А. С. Моисеевым описана из титонских отложений Северного Кавказа (гора Адай-Хох). На территории Грузии она как и во Франции из валанжина.

Сходство этого подвида с типовым видом выражена в общем очертании раковины и макушки, почти в одинаковом количестве ребер и в общей асимметрии раковины. Отличается от вида меньшей шириной раковины, наличием довольно глубокого синуса и слабо выраженного гребня (тогда как *«Rh. corallina* или вовсе лишена синуса, или же он очень слабо выражен, более заостренной макушкой, более тонкими ребрами, а у лобного края сильной изогнутостью и поднятием против друг друга правой и левой половинок створки и в результате этого сильной асимметрией раковины).

Хотя в моем материале отсутствуют «Rh. corallina Leym. и переходные к ее разновидности формы, но в виду того, что «Rh» corallina Leym в результате изменчивости дает титонскую «Rh. corallina var. echaillonnensis Jac. et Fall. и валанжинскую «Rh.» corallina var. neocomiensis Jac. et Fall. которая имеется и в моем материале, то потому опираясь на литературные данные привожу этот пример, как предпосылку формообразования.

К. Ш. Нуцубидзе в работе «Брахиоподы нижнего мела Грузии» (К. Ш. Нуцубидзе, 1945, стр. 152—153) дает описание «Rhynchonella» malbosi var. tenuicostata Nouts. которую впоследствии Н. Н. Квахадзе в своей квалификационной работе описал как подвид — Lacunosella malbosi tenuicostata (Nouts). К. Ш. Нуцубидзе описанную ею разновидность отождествляет с «Rh.» cf. malbosi Pict. описанной из барремских отложений Крыма. По данным К. Ш. Нуцубидзе описанные ею формы отличаются от этого вида наличием более многочисленных ребер, большим количеством ребер в синусе и на гребне, а именно 15 ребер вместе 8—10 и большей симметричностью и глубиной синуса, на основании чего ею выделена эта разновидность (сейчас подвид).

«Rh.» malbosi Жакобом и Фалло описана из спонголитовых брекчий верхнего портланда (титон) и из валанжина, появление этого вида в личиночной стадии в барреме Крыма и Закавказья, в совсем другой среде, а именно в известняковых отложениях, вызвало возникновение нового подвида, что и является предпосылкой видообразования.

Таким образом, изменчивость «Rh.» malbosi Pict. которая выражена в изменении скульптуры, и очертания синуса и гребня, обусловила возникновение самостоятельного подвида *Lacunosella malbosi tenuicostata* (Nouts.).

На филогенетической схеме, представленной Н. Н. Квахадзе в своей квалификационной работе (1973) представлено возникновение рода *Orbirhynchia* в верхней части нижнего баррема от нижнебарремского рода *Lacunosella*. А в пределах этого рода Н. Н. Квахадзе выделяет три новых вида: *Orbirhynchia lorioli Kvakh. sp. n.*, *O. askiensis Kvakh. sp. n.* и *O. znakvensis Kvakh. sp. n.*

По предположению этого же исследователя из группы базиолилид возник род *Rhyonirhynchia Kvakh. gen. n.* который ге-

нетически тесно связан с родом *Lacunosella* в пределах же рода *Rhyonirhynchia* возникли новые виды *Rhyonirhynchia tsesiensis Kvakh.* sp. n. и *R. popkhadzeae Kam. et Kvakh.* Типовым видом для этого рода является *R. tsesiensis Kvakhadze*, характеризующийся префальцированными курами. Род *Rhyonirhynchia* развивался паралельно с родами *Lacunosella* и *Orbirhynchia* но от последних отличается ранними серповидными курами и дугообразно вентрально расположеными зубными пластинами (Н. Н. Квахадзе, 1972, стр. 49). У Н. Н. Квахадзе представлен также, род *Tropeothyris Middl.* близко стоящий с *Praelongithyris Middl.*, от которого отличается большими размерами, большим круглым фораменом, формой петли и т. д. В состав рода *Tropeothyris* Н. Н. Квахадзе отмечает два новых вида: *T. grandis Kvakh.* sp. n. и *T. georgiana Kvakh.* sp. n. (Н. Н. Квахадзе, 1972, стр. 193—194).

Так как этот материал непосредственно не изучался мною, считаю нецелесообразным подробнее останавливаться о вопросе возникновения новых видов. Однако чтобы представить более или менее полную картину формообразования для раннего мела Грузии, привожу данные и других исследователей.

Наконец, можно заключить что в продолжение раннего мела на территории Грузии имело место довольно интенсивное формообразование плеченогих, если принять во внимание и то, что нами отмечены не все примеры.

Таким образом, в результате изменчивости примерами возникновения новых форм являются: «*Rhynchonella*» *corallina neocomiensis Jac. et Fall.* (происшедшая от «*Rhynchonella*» *corallina*), *Lacunosella malbosi tenuicostata* (Nouts.) происшедшая от *Lacunosella malbosi*; род *Orbirhynchia* (происш. от представителей рода *Lacunosella* с новыми видами — *Orbirhynchia lorioli Kvakh.*, *Orbirhynchia znakvensis Kvakh.* род *Rhyonirhynchia Kvakh. gen. n.* (происшедший от представителей *Basiliolidea* по данным Квахадзе Н. Н.), с новым видом — *Rhyonirhynchia tsesiensis Kvakh.* sp. n. и др.

Заключение. Таким образом, на основании изучения раннемеловых плеченогих, распространенных на территории

Грузии выясняется, что среди них наблюдается ясно выраженная индивидуальная, ненаследственная изменчивость, в подавляющем большинстве вызванная воздействием изменяющейся среди местообитания.

По нашим материалам таким изменениям подвержены: *Cyclothyris lata* (d'Orb.), *Monticarella sexplicata* (Karak.), *Lacunosella colchidaensis* (Moiss.), «*Rhynchonella*» *nuciformis* Sov., *Sellithiris bimarginata* (Sow.), *Tulipina koutaisensis* (Loriol), *Dzirulina favrei* (Loriol), «*Zeilleria*» (*Waldheimia*) *walkeri* (David.).

По материалам Н. Н. Квахадзе: *Cyclothyris gibbsiana bedouliensis* (Jac. et Fall.), *Monticarella lineolata* (Phill.), *Orbirhynchia paludensis* (Jac. et Fall.), *Rhyonirhynchia popkhadzeae* Kam. et Kvakh., *Praelongithyris dutempleana* d'Orb., *Praelongithiris kentugajensis* (Moiss.), *Musculina acuta* (Quenst.), *Iberithyris tolensis* Kvakh., *Nucleata jakobi* Kill., *Nucleata strombecki* Schloenb., *Dzirulina znakvensis* Kvakh.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ПЛЕЧЕНОГИХ ГРУЗИИ

Изучением позднемеловых плеченогих распространенных на территории Грузии выявлено, что некоторые представители этих организмов обнаруживают довольно большую изменчивость. Приведем несколько примеров. В изученном материале имеются индивидуумы *Cretirhynchia lebardiensis* Popkh. которые представлены морфологически разными формами, а именно среди них имеются:

1. Сильно выпуклые, в ширину эвальные, широкие формы с сравнительно хорошо выраженным синусом, в синусе и на гребне с 4—5 ребрами.

2. Длинные, овальные в длину, почти плоские формы, слабо выпуклой брюшной створкой, с более выпуклой спинной створкой, со слабым синусом с 3—4 ребрами в синусе, а на гребне 4—5 ребрами.

Таким образом, изменчивы: очертание раковины, характер синуса и количество ребер в синусе и на гребне.

Такие изменчивые формы имеются только из одного разреза, а из других местонахождений вид этот представлен

лишь единичными экземплярами, так что об их изменчивости говорить нельзя.

Изменчивость индивидуумов данного вида не массовая, здесь мы, по всей вероятности, имеем дело лишь с индивидуальной изменчивостью, которая ненаследственная и она является результатом приспособительной реакции на изменившиеся условия среды обитания. Изменившиеся признаки, наблюдавшиеся в пределах этого вида и выраженные в очертании раковины, в характере синуса, в количестве ребер, не постоянные, не массовые и ограничены, а потому они не дают возможности выделения нового подвида, следовательно не имеют таксономического характера.

Можно было привести еще другие примеры индивидуальной изменчивости представителей позднемеловых плеченогих Грузии, но пока ограничимся приведенным примером.

Хорошие примеры морфологического развития плеченогих дает Сани, в своей работе — «Позднемеловые плеченогие Британии» (1929). Здесь же привожу эти схематические рисунки развития плеченогих по Сани.

На 4-м рисунке даются стадии морфогенетического развития *Gibbithyris ellipsoidea* Sahni: ширина первых четырех створок или равна длине, или больше, на последующих трех створках изображены фазы удлинения створок.

На 5-м рисунке даются стадии морфогенетического развития *Gibbithyris media* Sahni, у которого отсутствуют ребра на первых четырех створках, последующие две створки одноребристые, а последние две створки — двуребристые.

На 6-м рисунке представлены стадии морфогенетического развития *Gibbithyris subrotunda* (Sow.), где на первых четырех створках ребра отсутствуют, последующая одна створка одноребристая, а последние две створки двуребристые. Над этим же рисунком изображен *Gibbithyris hibernica* (Davidson) по мнению Сани, похожий на *Gibbithyris subrotunda* (Sow.). а именно на его одноребристую стадию (пятая раковина 5-го рисунка).

Orbirhynchia rionensis (Anthula) описана нами (М. В. Попхадзе, 1949) из кристаллических мергелистых известняков Мегрелии (окрестности с. Теклати, с. Сахарбедио, с. Еки, Дзвели

Сенаки и Абхазии, Бзыбское ущелье). Образцы эти по морфологическим признакам делятся на три группы:

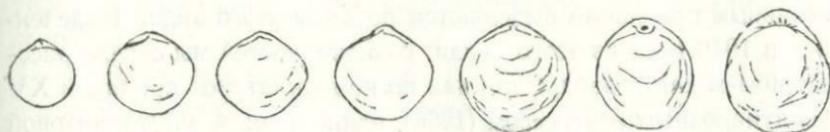


Рис. 4. Морфогенетические стадии развития *Gibbithyris ellipsoidea* Sahni (по Сани).

1. Типовые формы, тождественные с формами, описанными Антула, они характеризуются умеренно выпуклыми створками с 4—5 ребрами в синусе и 16—20 ребрами на каждой створке.

2. Выпуклые формы с сильно вздутыми спинными створками, с тремя рельефными ребрами в синусе.

3. Плоские формы, с расширенным лобным краем, а потому со слабым синусом, в котором — 6—8 ребер.

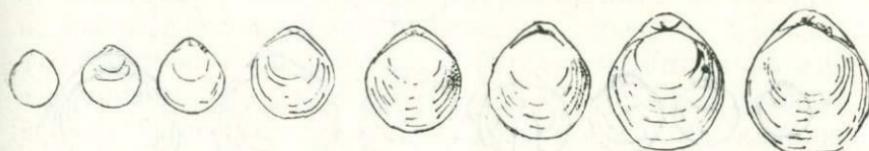


Рис. 5. Стадии филогенетического развития *Gibbithyris media* Sahni (по Сани).

Эти формы в 1949 году нами были определены следующим образом: умеренно выпуклые формы, в синусе с 4—5 ребрами — как *Orbirhynchia rionensis* (*Anthula*) выпуклые формы в синусе с тремя ребрами — как *Orbirhynchia* var. *globulosa* плоские формы с 6—8 ребрами в синусе — как *Orbirhynchia rionensis* var. *lata*. Наличие в этой группе плеченогих умеренно выпуклых, сильно выпуклых и плоских форм имеет массовый характер, они все из одновозрастных отложений, а именно из датских, белых кристаллических зернистых известняков Мегрелии и Абхазии, но из разных местонахождений, например в Мегрелии из с. Сахарбедио, с. Дзвели Сенаки, с. Еки и др. (Рис. 7).

Индивидуумы *Orbirhynchia rionensis* (*Anth.*), выявляют большую изменчивость и при том, как уже отметили, изменчи-

вость эта имеет массовый характер и ее можно считать уже закрепленной, так как и в разных местонахождениях по этим изменчивым признакам выделяются подвиды этого вида. Выделенных в 1949 году из этого вида разновидностей мы сейчас рассматриваем как подвиды, так как по номенклатуре принятой XV международным конгрессом (1966), единственной внутривидовой категорией является подвид (1966, X). И. А. Коробков по этому поводу писал, что разновидность употреблялась в различных значениях от формы до подвида, то есть заменяла собой все внутривидовые категории. Международный зоологический конгресс принял решение эту категорию не употреблять (И. А. Коробков, 1966, стр. 14). Так как названные разновидности выделены были нами, поэтому не трудно было разобраться, что они имеют самостоятельное таксономическое значение.

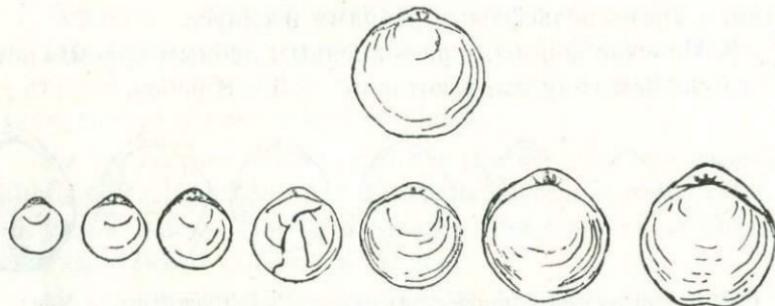


Рис. 6. Стадии морфологического развития *Gibbithyris subrotunda* (Sow.), на верху—*Gibbithyris hibernica* (Dawidson), (по Сани)

Рассмотрим какие факторы окружающей среды могли вызвать изменчивость индивидуумов *Orbirhyynchia rionensis* (*Anthura*) это возможно объяснить характером их прикрепления. По Н. Н. Яковлеву, а затем по Е. А. Ивановой, В. П. Макридину и других, короткая нога плеченогого долго может держать маленькие формы якорообразным прикреплением, а потому при таком положении их синус сравнительно слабее развивается и раковина более или менее плоская, или же совсем плоская. С ростом раковины в результате осадконакопления маленькая нога, рост которой отстает от роста створок, уже не может держать раковину якорообразным способом прикрепления и формы переходят

к опорному способу прикрепления, а в этом более подвижном положении у них развивается синус и увеличивается выпуклость спинной створки (Н. Н. Яковлев, 1908).

Полагаем, что изменения, прослеженные нами у представителей *Orbirhynchia rionensis* вызвана именно способом прикрепления.

Однако, следует отметить, что способ прикрепления не всегда вызывает массовые изменения, иногда изменчивость, вызванная прикреплением индивидуального, ограниченного и неустойчивого характера.

В данном же случае изменчивость особей *Orbirhynchia rionensis* массовая, закрепленная, она прослеживается во многих различных местонахождениях и изменчивые признаки везде постоянны, что и дает возможность выделения подвидов. Допустимо, что на основании этой изменчивости могли возникнуть и новые виды. Так например, полагаем, что «*Rhynchonella*» *ciensis* (Popkh.) является таким новым видом прошедшем от *Orbirhynchia rionensis* (*Anthula*) скорее от ее подвида *Orbirhynchia rionensis lata*. «*Rhynchonella*» *ciensis* при некотором сходстве, отличается от последней отсутствием синуса, гребневидного возвышения, асимметрией волнистой лобной комиссуры, удлиненной раковиной, заспернной макушкой и т. д. То обстоятельство, что в изученном нами материале не всегда можно проследить за изменяющимися признаками плеченогих из поколений в поколение, не должно противоречить высказанным выше соображениям. В подкрепление этого предположения можно привести высказывания Л. Ш. Давиташвили: «Однако изучение внутривидовой изменчивости возможно и тогда, когда нет возможности установить прямую преемственность между популяциями, но все же изучение материала приводит исследователей к их отнесению к одному и тому же виду» (Л. Ш. Давиташвили, 1970, стр. 153).

В коллекции плеченогих В. П. Ренгартина из позднемеловых отложений Азербайджана и частично Армении, переданной нам для обработки, вместе с другими видами имеются представители «*Rhynchonella*» *contorta* d'Orb. начиная с сантонса — по масстрихт включительно. Индивидуумы данного вида из разных местонахождений и, как уже отметили, разного возраста, характе-

ризуются изменчивыми признаками. В результате этих изменчивых признаков в мaaстрихте представлены уже столь изменившиеся формы, что возможно выделение нового подвида «*Rhynchonella* contorta rengarteni subsp. n. Рассмотрим подтверждающие эту изменчивость признаки. Например, индивидуумы этого вида из нижнего сантона Иджевана, умеренно выпуклые, задняя часть раковины трехугольная, передняя — округлая; одна сторона раковины, а именно — правая от брюшной створки, более узкая и короткая, чем левая, вследствие чего как лобная сторона, так и боковые стороны асимметричны, и в целом раковина также асимметрична. Как асимметричность, так и глубина синуса брюшной створки и гребень спинной створки относительно умеренны. Ясно, что на узкой стороне раковины число ребер меньше, чем на более широкой стороне.

Два образца «*Rh.*» *contorta* из коньяка Агдана почти таковы же как из Иджевана, но имеются два более широких образца раковины, которых толщины больше, вследствие выпуклости спинной и отчасти брюшной створок.

Таким образом, здесь имеется возникновение нового подвида.

К сожалению, количество образцов из некоторых местонахождений ограничено, не превышает 2—4-х, вследствие чего нет возможности последовательно проследить за появлением изменяющихся признаков от исходного вида до нового подвида или вида.

Как уже было отмечено, в этой же коллекции имеются мaaстрихтские формы из Мардакерта (Азербайджан), похожие на «*Rh.*» *contorta* которые, по всей вероятности, относятся к новому виду, а это дало бы возможность в пределах исходного вида выделить не только новый подвид, но выявить и появление нового вида. Но говорить об этом пока невозможно из за малого количества образцов.

В материалах по позднемеловым плеченогим из Грузии и частично Азербайджана нами определены *Cretirhynchia limbata* (Schlothe.) из коньякских отложений и три ее подвида: *Cretirhynchia limbata limbata* (Schlothe.) коньяк-сантон Азербайджана, *Cretirhynchia limbata undulata* (Pusch) из мaaстрихта разных

местонахождений Грузии и *Cretirhynchia mangyschlakensis* Makrid. et Katz. из маастрихта Грузии.

Cretirhynchia limbata (Schloth.) и ее подвиды в нашем материале представлены в небольшом количестве индивидуумов, что затрудняет убедительно говорить об их изменчивости и ее результатах. Но их развитие показывает хорошие примеры формообразования. Сказанное подтверждается соображениями, по этому вопросу, В. П. Макридина и Ю. И. Каца, которые довольно убедительно объясняют появление новых побочных подвидов *Cr. limbata* (Schloth.) под воздействием разных условий внешней среды (В. П. Макридин и Ю. И. Кац, 1966, стр. 101).

В этой же коллекции, переданной нам В. П. Ренгартеном, представлены сравнительно маленькие экземпляры *Cyclothyris cf. magna* Pettitt (маастрихт Нарденвала) по всей вероятности, они являются молодыми формами. Из верхнего же маастрихта Мардакерта определен номинативный подвид этого вида — *Cyclothyris magna magna* Pettitt. Большие и широкие формы этого подвида идентичны формам изображенными В. П. Макридиным и Ю. И. Кацем из Крыма, а именно из глауконитовых известняковых песчаников балки Такма и из песчанистых известняков сел. Партизанское (В. П. Макридин и Ю. И. Кац, 1966). Следует отметить, что в нашем материале имеются и такие экземпляры *C. magna magna*, которые сильно округлые, почти сферические, как это наблюдается у *C. magna bullata* Makr. et Katz., но отличаются от последнего более широкой и менее удлиненной раковиной, так что отнести их к *C. magna bullata* невозможно. Однако, можно предположить, что они являются переходными формами к вышеуказанному подвиду.

Для выявления изменчивости организмов, а также для уточнения и проверки выводов, полученных в результате исследований думается, что не следует ограничиваться примерами полученными по материалам из одного региона, а следует привести соответствующие примеры и из других ареалов распространения изучаемых организмов. С этой целью мы воспользовались данными полученными В. М. Макридиным и Ю. И. Кацем, которыми проведены исследования для познания закономерностей пространственного распределения систематических групп и эколо-

гических ассоциаций животных и растений в геологическом прошлом (В. П. Макридин и Ю. А. Кац, 1966, стр. 99—102). Эти исследования дают хорошие примеры популяционной наследственной изменчивости плеченогих. Ниже даются выписки из их статьи, касающиеся изменчивости плеченогих. Например, они пишут: «... вид *Trigonosetus pectiniformis* (Schloth.) включает два подвида: номинативный — *Tr. pectiniformis pectiniformis* (Schloth.) и *Tr. pectiniformis grandis* Makrid. et Katz. Время существования первого охватывает почти весь маастрихтский век, а второго — ограничено лишь поздним маастрихтом... «В позднем маастрихте ареал этого подвида (*Tr. pectiniformis pectiniformis* (Schloth) был ограничен, согласно имеющимся в нашем распоряжении данным Крымом и Закавказьем.

Проникновение в личиночном состоянии на рубеже раннего и позднего маастрихта *Tr. pectiniformis pectiniformis* (Schloth.) в область Закаспия, где имели место иные условия внешней среды, привело к возникновению здесь другого подвида *Tr. pectiniformis grandis* Makrid. et Katz. Последний отличается от номинативного подвида большими размерами раковины с хорошо развитым дорзальным синусом и крошечным замакушечным фораменом, зараставшим у взрослых особей. Следует также обратить внимание на наличие среди представителей обоих подвидов *Tr. pectiniformis* (Schloth.) широких и удлиненных раковин, тождественных в других признаках и встречающихся примерно в разных количествах в каждом местонахождении...» (стр. 99).

Затем авторы отмечают, что детальные морфологические исследования привели их к заключению, что подвид *Tr. pectiniformis grandis* Makrid. et Katz. послужил материнской формой для весьма сходного с ним эндемического вида *Tr. besrukovii* Makrid. et Katz, который в свою очередь дал начало виду *Tr. ichtilicus* Reang.

Аналогичную картину развития авторы дают для *Cyclothyrid magna* Pettitt путем детального рассмотрения его развития; они отмечают следующее: «Позднемаастрихтский ареал его номинативного подвида протягивался от Болгарии через Крым, Закавказье вплоть до Туаркыра и Таджикской депрессии, располагаясь на значительном удалении от береговой линии моря, и

охватывая область распространения песчаных известково-глауконитовых и сопряженных с ними сублиторальных фаций. Ареал же подвида *C. magna bullata* Makrid. et Katz. появившегося в начале позднего маастрихта в основном совпадал с таковым *Tr. pectiniformis* Makrid. et Katz.

Наконец, авторы полагают, что подвид *C. magna bullata* Makrid. et Katz дал начало *C. samodurovi* Makrid. et Katz появившегося в начале позднего маастрихта.

От номинативного подвида отличается большей выпуклостью створок, отсутствием синуса и срединного возвышения, а также прямоугольными очертаниями язычка брюшной створки (1966, стр. 100).

По мнению авторов в этих случаях видеообразование было обусловлено влиянием иных условий: прикрепления к субстрату и наличием теплых течений направлявшихся из Закаспия через Тургайский пролив в бореальное море Западносибирской впадины.

Авторы рассматривают также и другой пример, который приводится здесь почти слово в слово. Авторы отмечают, что номинативный подвид *Cretirhynchia limbata limbata* (Schloth.) появился в конце позднекампанского времени в пределах Англо-Парижской впадины. В раннем маастрихте этот подвид захватил уже большой ареал, простиравшийся вдоль северного побережья моря от Англии до Волго-Уральского междуречья. В пределах этого ареала происходило накопление песчанистых глауконитовых мергелей и писчего мела, обитали разные организмы — представители органического мира верхней части сублиторали.

В позднем маастрихтском время произошло разделение бассейна на два открытых моря — залива, хорошо сообщавшихся друг с другом, но обладавших определенными особенностями процесса осадконакопления, температурного режима и пр. Это повлекло за собой возникновение двух лобочных подвидов *Cr. limbata undulata* (Pusch.).

И *Cr. limbata mangyschlakensis* Makrid. et Katz, а номинативный подвид *Cr. limbata limbata* (Schloth.) прекратил свое существование (1966, стр. 101).

По мнению авторов существование этих форм в разных фациях, разнообразие условий существования нашло выражение в характере поселений разных популяций и соответствующих морфологических особенностях строения раковины, обусловив этим появление двух экологических морф. Популяции, обитавшие на песчаном мергелистом субстрате, характеризуются большими размерами раковин и тесными поселениями вплоть до образования банок. Популяции же приуроченные к фациям глинистых известняков и писчего мела, не образовывали банок; эти организмы жили разобщенными группами. Эти два подвида отличаются друг от друга следующими признаками.

Подвид *Cg. limbata undulata* характеризуется поперечно-ovalными, реже округленно-пятиугольными очертаниями раковины, широкими складкообразными ребрами и хорошо развитым наружным ножным воротником.

Подвид *Cg. limbata mangyschlakensis* Makrid. et Katz. отличается от первого более или менее округленно-треугольной формой очертаний раковин и вследствие этого меньшей величиной плечевого угла, более загнутой макушкой и очень маленьким фронтальным и хуже выраженным кожным воротничком (1966, стр. 101—102).

Таким образом, по мнению выше названных авторов различные условия существования и разобщенность ареалов этих двух подвидов действовали в направлении превращения их в новые виды. Но сравнительно незначительные морфологические отличия и сравнительно короткое время существования оказалось недостаточным для видообразования.

В этой же статье В. П. Макридин и Ю. И. Кац отмечают, что на примере *Carneithyris carneae* (Sow.) также подтверждается существование двух и больше подвидов одного и того же вида в удаленных друг от друга и разобщенных ареалах. В разобщенных ареалах произошло возникновение новых подвидов *Carneithyris carneae iwowensis* Makrid. et Katz. и *Carneithyris carneae orientalis* Makrid. et Katz. а номинативный подвид *Carneithyris carneae* (Sow.) прекратил существование.

Carneithyris carneae carneae (Sow.) отличается от *C. carneae jwowensis* Makrid. et Katz меньшими размерами раковин, слабее загнутой макушкой и более развитым замочным отростком

отличается низкой толстой макушкой, больших размеров фораменом и менее рельефным замочным отростком (Макридин В. П. и Кац Ю. И. 1966, стр. 102 и 1963, стр. 146).

Здесь же должны отметить, что мы воспользовались лишь теми данными из статьи В. В. Макридина и Ю. И. Кац, которые показывают массовую наследственную изменчивость позднемеловых плеченогих, под воздействием факторов окружающей среды, и в результате этой изменчивости возникновение новых таксономических единиц — подвидов, а иногда и новых видов. Но мы не касаемся некоторых тех выводов, которые они приводят в данной работе по той причине, что во первых они не касаются нашей темы, а во вторых требуют более тщательного рассмотрения.

Итак, среди позднемеловых плеченогих, распространенных, на территории Грузии и отчасти смежных с ней областей, по имеющимся в нашем распоряжении материалам, оказалось очень мало образцов выявляющих индивидуальную изменчивость. Возможно причиной этого является недостаточное количество индивидуумов имеющихся, в данном случае, в пределах вида; следовательно, не всегда имеется возможность проследить за изменчивостью форм.

Индивидуальная ненаследственная изменчивость среди позднемеловых плеченогих (по нашим материалам), довольно хорошо выражены у представителей *Cetirhynchia lebardenensis* (Popkh.) А именно строение раковины у разных индивидуумов данного вида неодинаковое: имеются как выпуклые, так и плоские формы, чем и вызван также различный характер строения синуса и наличие неодинакового количества ребер.

На основе изученных материалов показателями массовой популяционной наследственной изменчивости являются следующие виды позднемеловых плеченогих.

1) *Orbirhynchia rionensis* (*Anthula*) от которой произошли подвиды: *O. rionensis lata* (Popkh.) и *O. rionensis globulosa* (Popkh.)

2) Сантонская форма — «*Rhynchonella* contorta d'Orb. на более высоких стратиграфических уровнях подвержена изменчивости и наконец в маастрихте дает начало новому подвиду «*Rh.*»

contorta rengarteni Popkh. subsp. п. Из маастрихтских отложений Мардакерта и Мингрельское (Азербайджан) в коллекции имеются сходные с «*Rh.* *contorta*» формы, которых на основании изменившихся признаков можно было отнести к новому виду, если бы этому не препятствовало малое количество образцов.

От Коньяк-сантональской *Cretirhynchia limbata* (Schloth.) возникли номинативный подвид *C. limbata limbata* (Schloth.), *Cr. mangyschlakensis* Makrid. et Katz и *C. limbata undulata* (Pusch.).

От маастрихтской формы *Cyclothyris magna pettit*, от его номинативного подвида — *C. magna magna* Pettitt возникли в верхнем маастрихте подвиды — *Cyclothyris magna bullata* Makrid. et Katz и получил начало от последнего новый вид *Cyclothyris samodurovi* Makrid. et Katz.

Хорошие примеры массовой популяционной изменчивости тех позднемеловых плеченогих, которых нет в нашей коллекции, извлечены из статьи В. П. Макридина и Ю. И. Каца — «Некоторые вопросы методики палеогеографических исследований» (1966).

По данным этих авторов: маастрихтская форма *Trigonosemus pectinifomis* (Schloth.) включает два подвида: номинативный — *Tr. pectiniformis pectiniformis* (Schloth.) и *Tr. pectiniformis grandis* Makrid. et Katz, причем последний возник от номинативного подвида *Tr. pectiniformis pektiniformis* (Schloth.) попавшего в личиночном состоянии в другую область и в иных условиях внешней среды.

Итак, на основании изучения собственного материала по плеченогим и привлечения литературных данных подтверждается изменчивость позднемеловых плеченогих под воздействием условий окружающей среды и в результате изменчивости — возникновение новых подвидов, а иногда и новых видов.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАЛЕОГЕНОВЫХ ПЛЕЧЕНОГИХ ГРУЗИИ

В этой главе рассмотрены вопросы экспансии, обилия, изменчивости и формообразования определенной группы пле-

ченогих, в основном по материалам из среднеэоценовых отложений Рачи и Лечхуми (Западная Грузия).

В палеогеновых отложениях, распространенных на территории Грузии, как это отмечалось нами и раньше (М. В. Попхадзе, 1969, рукопись) родовой и видовой состав плеченогих далеко не богат, а кроме этого они не везде представлены в полосе распространения палеогеновых отложений. Несколько иная картина имеется в среднем эоцене Рачи и Лечхуми, где плеченогие довольно видное место занимают среди других организмов, но не обилием видов, а индивидуумов. Здесь чрезмерно обильно представлены индивидуумы нескольких подвидов *Gryphus hilarionis* (Men.) тогда как число индивидуумов других видов рода *Gryphus* весьма ограничено.

Если распространение палеогеновых плеченогих Грузии рассмотрим по отдельным стратиграфическим единицам, получим следующую картину.

В светло-серых известняках палеоцена Западной Грузии плеченогие представлены очень бедно, а именно здесь они обнаружены лишь в единичных экземплярах; то же самое можно сказать и о зеленовато-серых известняках нижнего эоценена.

В светло-серых известняках среднего эоценена Западной Грузии плеченогие обильно представлены индивидуумами.

В известняковых песчанистых и мергелистых отложениях верхнего эоценена Западной Грузии плеченогие известны лишь в Чхар-Аджаметском местонахождении.

В олигоцене Западной Грузии плеченогие пока не обнаружены.

В известняках и песчаниках среднего эоценена Восточной Грузии (с. Гориджвари, с. Урбниси, с. Телети) обнаружен тот же комплекс плеченогих, что и в Западной Грузии, но здесь отсутствуют подвиды *Gryphus hilarionis* (Menegh.) и его индивидуумы представлены весьма бедно.

В верхнем эоцене Восточной Грузии обнаружены лишь единичные экземпляры некоторых видов плеченогих.

Ни в глинистой, ни в песчанистой фации олигоцена Восточной Грузии — плеченогие не встречены.

Таким образом, в палеогене Грузии плеченогие обильно представлены в среднем эоцене Рачи и Лечхуми и то лишь

индивидуумами, а в палеоцене, нижнем эоцене, верхнем эоцене они везде представлены бедно, или же — вовсе отсутствуют.

Как уже отметили, индивидуумы, *Gryphus hilarionis* (Men.) в большом количестве обнаружены в среднем эоцене Рачи и Лечхуми. Для объяснения обилия индивидуумов этого вида необходимо выяснить условия их обитания, в частности следует ознакомиться с вмещающими плеченогих отложениями. По мнению некоторых исследователей обилие индивидуумов является основной причиной изменчивости и формообразования. Например, в Основах палеонтологии (1960, стр. 158) приводится мнения Д. В. Наливкина (1925) Р. Козловского (1929), Т. Г. Сарычевой (1948) а именно: «При массовом нахождении раковин брахиопод в пределах какого либо пласта и при хорошей их сохранности открываются возможности изучения варьирования отдельных признаков».

Однако, и без рассмотрения разных причин ясно, что в средне-эоценовом бассейне Рачи и Лечхуми были весьма благоприятные условия для существования и развития некоторых представителей рода *Gryphus* тогда как род *Basiliola* обнаружен только в одном местонахождении, где он представлен одним видом и то в единичных экземплярах.

Ниже будут представлены описания тех разрезов, откуда собрано наибольшее количество плеченогих. Причем при описании разрезов использованы как собственные, так и частично данные И. В. Качарава (И. В. Качарава, 1944). Следует отметить, что в разрезе Сарецкела, плеченогие представлены бедно, но этот разрез приводится как самый полный, с целью сравнения с ним других разрезов.

Разрез в ущелье Сарецкела

(Южное крыло Лечхумского синклиналя, ущелье р. Цхенис-Цкали)

Кампан — Известняки типа литографского камня с фауной: иноптерамов, остреи и пектенов. Здесь же встречены малых размеров *Terebratulina gracilis* Schloen.

Маастрихский и датский ярусы

Известняки — типа литографского камня, на них налегают толстослоистые темно-серые известняки с *Ostreideяmi* и *Gryphaea similis* Push. Мощность 400—450 м

Палеоцен — а) Серые известняки, с *Ostrea* и другими двустворчатыми моллюсками, переходящие в белые кристаллические известняки.

- б) За кристаллическими белыми известняками следуют белые мягкие известняки с микрофауной и с редкими гастроподами; затем опять белые кристаллические известняки.
- в) Чередование серых и зеленоватых известняков, последние с морскими ежами.

Общая мощность — 60—70 м

Нижний эоцен — Зеленоватые и нуммулитовые мергелистые известняки с *Discocyclina scalaris* Schlum.

Средний эоцен — а) Почти такой же зеленовато-серый известняк с фауной: нуммулиты, ортофрагмины и плеченогие, а именно *Gryphus hilarionis* (Meneghini) и его подвиды; другие ископаемые — например, морские ежи, и криноидии — редки.

- б) Известняки с морскими ежами *Gryphus hilarionis* (Меп.) с подвидами. Нуммулиты и ортофрагмины отсутствуют.

Перерыв.

Верхний эоцен — а) Мягкие мергели с чешуями рыб: *Lirolepis caucasicus* Roem. Толстослоистые мергели без фауны. Мощность — 40—50 м.

- б) Кварцевые известняки с прослойками мергеля. В известняках-дискоциклины; редко — *Pecten* и *Spondylus*, в мергелях дискоциклины и нуммулиты. Мощность — 15 м.
- в) Известняковые песчаники с *Ostrea*, *Picnodonta* и *Spondylus*. Мощность 6 м.

Олигоцен — Серые песчанистые глины с чешуями рыб.

Миоцен — Толстослоистые желтоватые песчаники, песчаники в нижней части с фауной: *Avicula*, *Spaniodontella* и др.

И. В. Качарава (1944, стр. 19) в разрезе Сарецкела отмечает; Кампан — белые известняки; Маастрихтский и датский ярусы — Известняки; Палеоцен — серые известняки, известняи и без фауны и известняки с *Echinocorys*; нижний эоцен — Зеленоватые известняки с дискоциклиами; Средний эоцен — известняки с нуммулитами, *Gryphus hilarionis* с подвидами и известняки с *Echinocorys*; олигоцен — серые песчанистые глины с чешуями рыб; миоцен — толстослоистые песчаники (песчаники Чиперчи) с фауной.

Разрез у Мурис-Хиди

(Северное крыло Лечхумской синклинали)

Камган — На правом берегу р. Цхенис-Цкали вдоль дороги обнажены белые известняки с прослойками мергелей с иноцерамами.

Камган или Маастрихт? — Темновато-серые кристаллические известняки с редкими иноцерарами и актинокамаксами.

Маастрихт — Темновато-серые кристаллические известняки с морскими ежами и остреями.

Датский ярус — Темновато-серые кристаллические известняки без фауны.

Палеоцен — Чередование серых и темновато-серых известняков с белыми известняками с миллиодидами и литотамнями. Зеленые известняки с сегментами морских лилий. Мощность — 70 м.

Нижний эоцен — Зеленоватые известняки с *Discocyclina arshiaci*. Мощность — 70 м.

Средний эоцен — Зеленоватые известняки с дискоциклиами, *Gryphus hilarionis* (Men.) и его подвиды.

И. В. Качарава (1944, стр. 21) отмечает, что у Мурисхиди такая же последовательность отложений как в Сарецкела, только мощность отложений иногда больше, а иногда — меньше, меняются также и фации.

ОКРЕСТНОСТИ С ОРБЕЛИ*

К югу от дороги имеется большой обрыв. Дорога следует над непроходимым карнизом, но по большим глыбам разбро-

* Последовательного разреза не было возможности составить.

санными у обрыва можно установить из каких пород состоит карниз и какие стратиграфические подразделения представлены здесь. Здесь представлены:

Кампан — Белые известняки с вторичной складчатостью с *Aspidoceras* и *Inosceramus*.

Оползень.

К северу от Орбельской крепости вдоль шоссейной дороги хорошо представлен:

Средний эоцен — Вторичной складчатости известняки с нуммулитами, дискоциклическими, *Gryphus hilarionia* (Men.) с многочисленными индивидуумами его подвидов.

К югу за этими известняками следуют опять известняки, Верхний эоцен — Белые толстослоистые мергели, на них неизвестно без фауны.

Посредственно налегают мергели с чешуями рыб. Перерыв.

Затем толстослоистые песчаники без фауны и на их западном простирании на меридалине пика Орбели — Чокрак — Песчаники с конгломератами.

Разрез в окрестностях с. Табори

(Разрез составлен у Сацисквиле-Геле)

Верхний Мел (турон?) — слоистые, серые, кремнистые известняки без фауны.

Палеоцен (?) — Мелкокристаллические известняки. Мощность 1—2 м.

Предний эоцен — Плотные известняки с нуммулитами, дискоциклическими *Gryphus hilarionis* (Men.) с его подвидами. Мощность — 4—5 м.

Разрез в окрестностях с. Чквиши

Разрез составлен у развалин крепости, около дороги, на возвышении.

Турон — Вулканические породы

Перерыв.

Палеоцен — Кристаллические известняки без фауны; Плотные известняки с фауной — миллиолид, литотамний и червей. Мощность — 4—6 м.

Нижний эоцен — Желтоватая, выветрившаяся вулканическая порода. Мощность — 0,5 м.

Перерыв.

Средний эоцен — а) Серые известняки с нуммулитами, дискоциклиноми, оперкулиноми и представителями рода *Gryphus*. Мощность — 2 м.

б) Плотный известняк с *Gryphus hilarionis* и его подвидами, дискоциклиноми и нуммулитами.

в) Мергелистые известняки, мергели с морскими ежами. Мощность — 5—6 м.

Перерыв.

Майкоп — Бракчиевые глауконитовые породы (1 м); сланцеватые глины с чешуями рыб.

Разрез в окрестностях с. Тола

Сеноман — Чередование мергелистых и глауконитовых известняков.

Турон-сенон — Чередование розоватых и белых известняков.

Палеоцен — Серые, мелкокристаллические известняки. Мощность — 3—4 м.

Средний эоцен — Известняки с нуммулитами, дискоциклиноми, пектенами и *Gryphus hilarionis* (Men.) с его подвидами. Мощность — 4—6 м.

Верхний эоцен — Чередование мергелистых известняков и мергелей с фораминиферами. Мощность — 3—4 м.

Олигоцен — Серые, крупнозернистые песчаники с кремнистыми галками.

Средний и верхний миоцен — Серые, сланцеватые глины с чешуями рыб.

Разрез в окрестностях с. Гвардия

(Ущелье р. Шараула)

Кампан — Белые известняки с *Inoceramus* и *Actinocamax*.

Маастрихт — Толстослоистые известняки с *Ostrea*.

Перерыв.

Палеоцен — Известняки с микрофораминиферами

Палеоцен—Ехинокориевый горизонт

Нижний эоцен — Аршиациевый горизонт.

Средний эоцен — Известняки с нуммулитами, дискоциклинами морскими ежами наутилусами, *Gryphus hilarionis* (Men.) с его подвидами

Олигоцен — Глины с чешуями рыб.

Чокракские породы.

НЕКОТОРЫЕ РАЗРЕЗЫ ИЗ ВОСТОЧНОЙ ГРУЗИИ,
СОДЕРЖАЩИЕ ПЛЕЧЕНОГИХ

Разрез в с. Урбниси

(Левый берег р. Мтквари)

Верхний мел — Белые плотные известняки с черными кремнями; слоистые зеленоватые известняки с прослойками мергелей; известняки с иноцерамами и морскими ежами.

Перерыв.

Средний эоцен — а) Брекчевые, зеленовато-серые плотные известняки с фауной нуммулитид, морских ежей и *Gryphus hilarionis* (Men.) Мощность — 4 м.

б) Зеленоватые, песчанистые мергели без фауны. Мощность — 40—50 м.

в) Плотные известняковые песчаники с плеченогими: *Gryphus hilarionis* (Men.) и *Basiliola agviensis* (Popkh.)

Верхний эоцен — Серые песчанистые глины с двустворчатыми моллюсками, гастроподами, кораллами; песчанистые глины без фауны; тонкослоистые полосчатые песчанистые глины и коричневатые песчаники с фауной.

Мощность — 3—4 м.

Майкоп — Коричневатые песчаники. Мощность — 3 м.

Разрез в окрестностях с. Гориджвари
(над с. Патара-Гориджвари)

Верхний мел — Туфогенные песчаники с туфобрекчиями.

Известняковый конгломерат верхнего мела и эоцен.

Средний эоцен — Мергелистый песчаник с *Gryphus hilarionis* (Men.) и *Basiliola agviensis* (Popkh.).

Верхний эоцен — Кварцевый тонкозернистый песчаник; Кварцевый крупнозернистый песчаник с нуммулитидами, в верхней части с обломками двустворчатых моллюсков. Туфы; Чередование глин и песчаников, в песчаниках *Nummulites fabianii* (Prev.) и др. Нуммулитовый песок; нуммулитовый песчаник, над ними налегают глины, а затем идут Кварцевые песчаники.

Конгломератовые линзы, переходящие в песчаник.

ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ СРЕДНЕЭОЦЕНОВЫХ ПЛЕЧЕНОГИХ РАЧИ И ЛЕЧХУМИ

Местообитание Сарецкела

Фация — Зеленовато-светлосерые мергелистые известняки, в некоторых местах твердые, в некоторых — мягкие с зернами пирита, богатые фауной. Мощность — 12 м.

Видовой состав плеченогих — *Gryphus hilarionis* (Men.), *Gr. hilarionis carneaeformis* (Popkh.), *Gr. hilarionis sarezkela, nesis* Popkh. subsp. п., *Gr. hilarionis fallax* (Popkh.)-*Gr. hilarionis gibba* (Popkh.), *Terebratulina parisiensis* Desh.

Сопутствующая плеченогим фауна *Nummulites murchisoni*, Brun., *N. atacicus* Leym., *N. globulus* Leym., *Pecten*, *Ostrea*, *Gryphaea vesicularis* Lam.

Условия распространения искогаемых и их сохранность — Раковины плеченогих, нуммулитов, ортофрагмий распространены по всей толще нижней части среднего эоцена. Раковины хорошей сохранности. В верхней части среднего эоцена найдены лишь [*Gryphus hilarionis* (Men.) морские ежи.

Условия обитания — Плеченогие обитающие на грунте.

Соленость — Отложения моря нормальной солености.

Температура — Умеренная.

Глубина моря — Мелководное море среднего эоцена.

Местообитание у Мурис-Хиди

Фация — Зеленоватые твердые или мягкие известняки с фауной.

Видовой состав плеченогих — *Gryphus hilarionis* (Men.), *Gr. hilarionis fallax* (Popkh.), *Gr. hilarionis carnaeformis* (Popkh.).

Сопутствующая плеченогим фауна — *Nummulites murchisoni* Brun., *N. atacicus* Leym., *Discocyclina*, *Pecten*, *Picnodonta aff. archiaxi* Bellardi.

Условия распространения и их сохранность — Плеченогие равномерно распределены по всей толще среднего эоцена; раковины хорошей сохранности.

Условия обитания — Плеченогие обитающие на грунте.

Соленость — Отложения нормальной солености моря.

Температура — Умеренная.

Глубина моря — Мелководное море среднего эоцена.

Местообитание в с. Табори

Фация — Плотные светло-серые известняки с фауной. Мощность — 3—4 м

Видовой состав плеченогих — *Gryphus hilarionis* (Men.), *Gr. hilarionis falax* (Popkh.) *Gr. hilarionis carnaeformis* (Popkh.).

Сопутствующая плеченогим фауна — *Nummulites murchisoni* Brun., *N. atacicus* Leym., *Discocyclina*, *Pecten*, *Picnodonta aff. archai* Bellardi.

Условия обитания — Плеченогие обитающие на грунте

Соленость — Нормальной солености

Температура — С умеренной температурой.

Глубина — Мелководное море.

Местообитание в с. Орбели

Фация — Вторичной складчатости светло-серые известняки с фауной нуммулитов, дискоциклин, плеченогих и др.

Видовой состав гле ченогих — *Gryphus hilaricnis* (Men.), *Gr. hilariionis fallax* (Popkh.), *Gr. hilariionis gibba* (Popkh.), *Gr. hilariionis carneafeormis* (Popkh.), *Gr. trilobata* (Gall.), *Gr. fumanensis* (Menegh.), *Terebratulina parisiensis* Desh.

Сопутствующая плеченогим фауна — *Nummulites murchisoni* Brunn., *N. atacicus* Leym., *N. globulus* Leym., *Discocyclina*, *Operculina*, *Pecten*, *Ranina marestiana*.

Условия распространения и сохранность ископаемых —
Раковины хорошей сохранности, они равномерно
распределены в вмещающих породах.

Условия обитания — Обитающие на грунте плеченогие.

Соленость моря — Нормальной солености море.

Температура — Умеренная.

Глубина моря — Мелководное море.

Местообитание в с. Чквиши

Фация — Светло-серый, выветрившийся мергелистый известняк с фауной. Мощность — 2 м. Твердый известняк с фауной. Мощность — 1 м.

Видовой состав цлеченогих — В мергелистом известняке: *Gryphus hilarionis* (Men.) и несколько его подвидов, в твердом известняке. *Gryphus hilarionis* (Men.), *Gr. hilariionis carneaeformis* (Popkh.), *Gr. tschkyischensis* subsp. n. Popkh., *Basioliola agviensis* (Popkh.), *Terebratulina parisensis* Desh.

Сопутствующая плеченогим фауна — *Nummulites murchisoni* Brunn., *Nummulites muna* N. *atacicus* Leym., *Discocyclina*, *Operculina*.

Условия распространения плеченогих и их сохранность —
Плеченогие равномерно распределены по всей толще среднего эоцен; раковины хорошей сохранности.

Условия обитания — Обитающие на грунте плеченогие.

Соленость, температура и глубина моря — нормальной солености мелководное море с умеренной температурой.

Местообитание в окрестностях с. Гвардия (ущелье р. Шараула)

Фация — Известняки с фауной нуммулитов дискоциклин, морских ежей, плеченогих и др.

Видовой состав плеченогих — *Gryphus hilarionis* (Men.) с некоторыми подвидами.

Сопутствующая плеченогим фауна — Нуммулиты, дискоциклины, крупные морские ежи (*Coposureus* sp.) и крупные наутилусы.

Распространение и сохранность плеченогих — Такое же как и в других местах среднего эоцена Лечхуми и Рачи, но число видов и индивидуумов плеченогих здесь сравнительно меньше.

Глубина, соленость и температура моря — Нормальной солености и температуры отложения мелководного моря.

Местообитание в окрестностях с. Тола

Фация — Песчанистые известняки без фауны. Мощность 1—2 м. Известняки с фауной. Мощность — 3—6 м. Чередование мергелистых известняков и мергелей с фораминиферами. Мощность — 3—4 м.

Видовой состав плеченогих — *Gryphus hilarionis* (Men.), *Gr. hilarionis falax* (Popkh.), *Gr. hilarionis carnaeformis*.

Сопутствующая плеченогим фауна — *Nummulites murchisoni* Brup., *Discocyclina*, *Pecten*.

Распространение и сохранность — Такое же как в других местообитаниях Рачи и Лечхуми.

Глубина, температура и соленость моря — Нормальной солености мелководное море с умеренной температурой.

Местообитание в окрестностях с. Урбиси (Восточная Грузия)

Фация — Брекчиевые зеленовато-серые известняки с фауной. мощность 3—4 м.

Зеленоватые песчанистые мергели без фауны.

Мощность — 40—50 см.

Среднезернистые, плотные, зеленые известковые песчаники с плеченогими.

Видовой состав — плеченогих

В брекчиевых известняках — *Gryphus hilarionis* (Men.) в известковых песчаниках — *Gryphus hilarionis* (Men.) и *Basiliola agviensis*. Popkh.

Сопутствующая — глеченогим фауна

В брекчиевых известняках — *Nummulites irregularis* Desh., *N. subirregularis* de la Harpe, *N. murchisoni* Brunn., *N. heeri* de la Harpe, *Discocyclina scalaris*, (Schlum.), *Operculina* и морские ежи.

Условия обитания — Обитающие на грунте плеченогие

Глубина, соленость и температура моря — Нормальной солености, с умеренной температурой мелководное море.

Местообитание в окрестностях с Гори Джвари

Фация — Мергелистые песчаники с фауной.

Видовой состав плеченогих —

Gryphus hilarionis Men., *Basiliola agviensis* (Popkh.).

Другие группы ископаемой фауны — Не обнаружены.

Условия обитания — Бентос, обитающие на грунте плеченогие.

Глубина моря, температура и соленость — Нормальной солености, с умеренной температурой мелководное море.

По данным И. В. Качарава, палеоцен, нижний и средний эоцен на Грузинской глыбе представлены почти исключительно известняками и мергелями. Мощность этих отложений не более 100—120 м.

В отложениях нижнего палеоцена Грузинской глыбы выделяются следующие фации: мергели и известняки. В известняках представлены ядра двустворчатых моллюсков, по ним же трудно составить представление о физико-географических условиях соответствующей части моря. Мергели же указывают на более глубокую часть моря, что подтверждается и наличием в них микрофораминифер. В верхнем палеоцене море более мелководное, так как здесь встречаются литотамии и милиолиды.

В среднем эоцене Грузинской глыбы, как уже отмечалось, отложения представлены известняками и мергелями, но в Восточной Грузии верхи среднего эоцена, представлены и песчаниками. В Западной Грузии в мергелях развиты микрофораминиферы, в известняках же нуммулиты и дискоциклины (а также грифусы. М. П.). Известняки считаются мелководными отложениями, а мергели относительно глубоководными (И. В. Качарава, 1944, стр. 95).

Так, как Среднеэоценовое море из Западной Грузии переходило в Восточную Грузию, то на Картлийской платформе в продолжение некоторого времени отлагались органогенные породы, а к концу среднего эоцена начали отлагаться кlasticические породы.

Примерно в первой половине среднего эоцена море богато было нуммулитами и дискоциклинами. В Лечхуми и Раче нуммулиты, дискоциклины, морские лилии и морские ежи встречаются повсюду. Много теребратул и др. (И. В. Качарава, 1944, стр. 100). Складкообразование перед оверзом вызвало к концу среднего эоцена колебание моря, за которым последовало изменение среднеэоценовых отложений. В бассейне Картли это выразилось появлением кластического материала взамен известняков. В с. Урбниси, как известно, над среднеэоценовыми известняками залегают зеленоватые пес-

чаники, в которых распространены среднезооценовые теребратулы (И. В. Качарава, 1944, стр. 102).

Наконец, И. В. Качарава заключает: изучением палеогеновых фаций выясняется, что в развитии палеогена Грузии намечаются два этапа. Первый этап начинается в позднем палеоцене и продолжается почти до конца среднего эоцена. На этом этапе хорошо выделяются с одной стороны Грузинская глыба и с другой стороны — геосинклиналь Малого Кавказа. На Грузинской глыбе развиты органогенные породы, а в геосинклинали флиш и вулканогенная толща. Второй этап начинается с оверза и продолжается почти до конца палеогена. На этом этапе в Западной Грузии выделяются Абхазия и Мегрелия, где накапливается мелковзернистый материал, а в остальных частях Грузии — грубозернистый материал (И. В. Качарава, 1944, стр. 107).

Как и по схеме, видно, в Лечхуми, Мегрелии и Абхазии среднезооценовые фауны одинаковы, но в Лечхуми преобладают известковые фауны. В известняках главным образом обнаружена следующая фауна: Нуммулиты, дискоциклины, из плеченогих — *Gryphus hilarionis* (Men.) с многочисленными индивидуумами его подвидов, морские ежи и др. В мергелях же распространены микрофораминыферы.

Схема распространения среднезооценовых отложений в Абхазии, Мегрелии, Лечхуми (по И. В. Качарава)

Лечхуми	Мегрелия	Абхазия
Известняки с нуммулитами и дискоциклинами	Известняки с нуммулитами и дискоциклинами	Известняки с нуммулитами и дискоциклинами
Известняки с морскими ежами	Известняки с морскими ежами и мергели	Известняки и мергели
Мергели с микрофорами-ниферами	Мергели с микрофорами-ниферами	Мергели с микрофорами-ниферами

Таким образом, эта группа ископаемых плеченогих, по выше представленным данным, приурочена к известнякам и мергелистым известнякам среднего эоцена Рачи и Лечхуми (Западная Грузия) и характеризуется общением индивидуумов, в Восточной же Грузии она приурочена к брекчевым известнякам и известковым песчаникам, но представлена лишь видом — *Gryphus hil-*

rionis (Men.) без подвидов, при чем количество индивидуумов данного вида весьма ограничено. Другой же вид плеченогих *Basi-liola agviensis* (Popkh.) и здесь, как и в Лечхуми представлен лишь двумя-тремя экземплярами.

Такая ограниченность индивидуумов *Gryphus hilarionis* (Men.) в этих отложениях можно объяснить тем, что вмещающие фауну плеченогих отложения представлены здесь брекчиями известняками и кластическими породами, а именно известковыми песчаниками, что повидимому представляло неблагоприятную жизненную среду по сравнению с среднезоценовыми известняками Лечхуми.

Итак, в среднем эоцене Рачи и Лечхуми подвиды *Gryphus hilarionis* (Men.) обильно представлены индивидуумами. А для того, чтобы в результате обилия представителей этого вида объяснить и обосновать появление его подвидов, необходимо учесть характерные признаки каждого подвида для сравнения их изменившихся признаков с признаками типового вида. Но это отнюдь не будет носить характера полного палеонтологического описания, так как детальные палеонтологические описания *Gr. hilarionis* (Men.) и его подвидов нами даны как в напечатанной (М. В. Попхадзе, 1949), так и в рукописной работе (М. В. Попхадзе, 1960).

Gryphus hilarionis (Men.). Очертание раковины пятиугольное, овальное или округленное; длина и ширина изменчивы, изменчива также выпуклость раковины. Раковина симметрична или же в некоторых случаях асимметрична из-за наличия лишь на одной стороне складки или же зачаточной складки. Створки гладкие, или же покрыты неодинаковой ясности линиями или кольцами нарастания. Раковина у макушки или лобного края более узкая. Типичной формой считается пятиугольная раковина, у лобного края с пятиугольной комиссурой и с умеренно выпуклыми створками.

На основании наличия изменчивых признаков из этого вида выделены следующие подвиды:

Gryphus hilarionis hilarionis (Men.),

Gryphus hilarionis falax (Popkh.),

Gryphus hilarionis carnaeaformis (Popkh.),

Gryphus hilarionis gibba (Popkh.),

Gryphus hilarionis sarezkelaensis Popkh. ssp. n.

Gryphus hilarionis tschkvischiensis Popkh. ssp. n.

Раковина номинативного подвида *Gryphus hilarionis hilarionis* (Мен.) пятиугольная, с пятиугольной комиссурой лобного края; створки умеренно выпуклые. Наибольшая ширина и толщина наблюдается в средней части раковины. Линии нарастания бледные, у лобного края они пятиугольные, на боковых же сторонах эти линии расположены пучками. Боковые комиссюры ровные. Макушка округлая, изогнутая, форамен маленький, круглый.

Gryphus hilarionis carneaeformis (Popkh.). Раковина довольно круглая, округлой формы, длина чуть больше ширины или же они равномерны. Раковина или одинаковой выпуклости, или же спинная створка чуть уплощена. Раковина гладкая, без синуса и складок; линии нарастания бледные и редкие. Комиссюры округлые. Большая — ширина и толщина имеются в средней части раковины. Макушка сильно изогнута, она округлая. Форамен маленький круглый.

Эти формы тождественны с типовым видом строением макушки, величиной и формой форамена, отличаются от нее округлым очертанием раковины и комиссур, отсутствием синуса и складок; все эти признаки устойчивы и характерны для многочисленных представителей данного подвида, распространенных в разных местонахождениях среднего эоценаРачи и Лечхуми, а также Зеда Симонети, Навенахеви (Имеретия) и Телети (окрестности Тбилиси).

Gryphus hilarionis falax (Popkh.). Для этого подвида характерная пятиугольная, удлиненная, довольно выпуклая раковина с зачаточной складкой и синусом. На одной боковой стороне из-за слабо развитой складки образцы асимметричны. Комиссюры прямые, на одной стороне лобного края имеется удлиненная складка, лобная комиссуре как бы скошенная. Форамен маленький и круглый.

От типового вида этот подвид со своими индивидуумами отличается несколько округлым очертанием, несмотря на некоторое отклонение в очертании лобного края; отличается

также — сильно выраженной асимметричностью ввиду наличия складки на одной стороне лобного края, большей толщиной и выпуклостью створок и очертанием комиссур.

Все эти признаки отличают их от типового вида и эти изменчивые признаки характерны для этих форм во всех местонахождениях среднего эоцена Рачи и Лечхуми. Изменчивость массового характера, постоянна и устойчива.

Gryphus hilarionis gibba (Popkh.). Раковина пятиугольная, толстая, около макушки и лобного края она сужена. Брюшная створка с высоким гребнем, с горбом и сильно выпуклая. Спинная створка плоская. Гребень сперва прямой, затем искривленный. Боковые стороны неравномерны, а потому раковина асимметричная, на одной стороне как бы скошенная. Створки гладкие, линии нарастания не видны, или же очень бледные. Боковые комиссюры ровные, комиссура лобного края угловатая. Макушка сильно изогнута, округлая. Форамен маленький круглый.

Этот подвид тождественен *Gryphus hilarionis* (Men.) одинаковым строением раковины, очертанием комиссур, линий нарастания и макушки. Отличается от типового вида наличием горба на брюшной створке, плоской спинной створкой, неравными створками и боковыми сторонами, а также сильной асимметрией раковины. Эти изменившиеся признаки устойчивы для них во всех местонахождениях среднего эоцена Рачи и Лечхуми, Зеда-Симонети (Имеретия). Следует отметить, что этот подвид имеет более ограниченное распространение, чем другие подвиды *Gryphus hilarionis* (Men.).

Gryphus hilarionis tshkvisciensis Popkh. ssp. n. Раковина удлиненно-ovalная, брюшная створка выпуклая, а спинная — почти плоская, чуть приподнятая под макушкой. Примакушечная часть и лобный край сужены. Створки гладкие, следы линий нарастания заметны только у лобного края. Макушка округленная, изогнутая, форамен удлиненно-ovalный (таб. II и IV).

От номинативного подвида отличается овальными очертаниями раковины и форамена, весьма бледными линиями нарастания или же отсутствием их, очертанием комиссур и т. д. Примечательно и то, что описанный подвид не характеризуется обилием индивидуумов и сравнительно большое количе-

ство его индивидуумов обнаружено в отложениях среднего эоцена с Чквиши.

Gryphus hilarionis sarezkelaensis Popkh. ssp. n. Асимметричные формы из за наличия двух гребней лишь на одной стороне брюшной створки, широкая правая сторона этой створки покатая. Боковая комиссюра сперва округлая, затем прямо спускающаяся к лобному краю. Макушка высокая, слабо изогнутая, заостренная. Форамен маленький круглый, слабо выраженный (Таб. II и IV).

От типового вида отличается очертанием раковины, наличием гребня на брюшной створке, суженным лобным краем, высокой заостренной макушкой.

Следует отметить, что этот подвид обнаружен лишь в двух местонахождениях вместе с другими подвидами. Примечательно что он не богат индивидуумами, а потому выделение нового подвида казалось нецелесообразным, но из за наличия резко выраженных отличительных признаков, условно выделен как новый подвид, по той причине, что на основании международной зоологической номенклатуры (1963) невозможно было эту форму отнести к разновидности.

Из среднеэоценовых известняков Лечхуми помимо *Gryphus hilarionis* (Меп.) и его подвидов изучен и другой вид рода с подвидами, но они обнаружены лишь из одного или двух местонахождений, при чем количество их индивидуумов весьма ограничено. Во всяком случае это обстоятельство является показателем того, что в среднеэоценовом бассейне Рачи и Лечхуми существовали благоприятные условия для формообразования.

Другим видом и его подвидами обитающими в этих отложениях является: *Gryphus ex gr. fumanensis* (Menegh.), Gr. *fumanensis rhomboidea* (Bionei), Gr. *fumanensis orbelianus* ssp. n. Popkh., Gr. *fumanensis subvitrea* mt. *sullucapensis* Kovaleva ssp. n. и mt. p. (Здесь же следует отметить, что выделение Н. П. Ковалевой микротаксона нам кажется неубедительным) (Таб. II и V).

В этих же отложениях помимо вышеуказанных форм обнаружены (плеченогие, относящиеся к другим группам, но так как они представлены из одного или двух местонахожде-

ний и весьма в ограниченном количестве, то они в этой работе не рассмотрены в виду того, что из-за малого количества экземпляров нельзя говорить об их изменчивости.

Теперь остановимся на рассмотрении вопроса — чем обусловлено обилие индивидуумов среднеэоценовых плеченогих Рачи и Лечхуми, так как полагаем, что обилие индивидуумов того или иного вида имеет непосредственное отношение с изменчивостью форм, а в определенных условиях и с формообразованием.

Обилие индивидуумов определенных подвидов из рассмотренных нами среднеэоценовых плеченогих частично возможно объяснить большим количеством известкового материала в вмещающих фауну отложениях, это предположение подкрепляется и тем обстоятельством, что в среднеэоценовой песчанистой фации с. Урбниси плеченогие бедны индивидуумами, а если здесь плеченогие все таки присутствуют, этому, по всей вероятности, помимо других причин способствовало и то, что песчаники здесь известковые.

Но объяснить обилие индивидуумов плеченогих лишь наличием для них благоприятной известковой среды недостаточно. Помимо благоприятных абиотических условий, по всей вероятности, важными являлись и биотические факторы.

Историческое развитие больших групп животных показывает, что в благоприятных для существования условиях организмы начинают обосновываться, развиваться, а затем расселяться и постепенно расширять ареал своего обитания. Явление это наблюдается не только у свободноплавающих, но и малоподвижных и прикрепленных организмов в том числе и у плеченогих (М. В. Попхадзе, 1963, стр. 67—68). Как известно, широкое географическое распространение ископаемых плеченогих объясняется стадией свободноплавающей личинки, т. е. миграцией в личиночном состоянии.

Таким образом, освоение того или иного местообитания организмами этой группы, а затем расселение и расширение ареала своего обитания следует объяснить характерной для животных общей экспансией (М. В. Попхадзе, 1969, рукопись).

Объяснению обилия индивидуумов среднеэоценовых пле-

ченогих Рачи и Лечхуми посвящена одна глава нашей неопубликованной работы — «Палеогеновые плеченогие Грузии, их историческое развитие и стратиграфическое значение» (М. В. Попхадзе, 1969, стр. 82—89), где говорится: «... Об обилии населения среднеэоценовых плеченогих Рачи и Лечхуми должны предположить, что представители определенной группы плеченогих на этом новом жизненном пространстве проникли раньше чем средний эоцен (это подтверждается обнаружением лишь единичного экземпляра *Gryphus hilarionis* (Men.) в нижнем эоцене Лечхуми). И это пространство не было тесно заселено, можно сказать, что оно было почти свободно, так как сосуществующие с ними в среднем эоцене сравнительно в большом количестве представленные нуммулитиды не представляли соперников за жизненное пространство. Таким образом, отсутствие живых барьеров в виде соперников, а также наличие для развития индивидуумов определенного вида благоприятных условий существования: фация, характер морского дна, пища, температура, химизм воды и др. способствовали распространению их по всей полосе развития среднеэоценовых отложений данной территории, а затем их необычному развитию. Правда, ареал этот не очень больших масштабов, но и не очень мал и незначителен».

Однако, следует отметить, что помимо нуммулитид здесь обитали двустворчатые моллюски, брюхоногие, морские лилии и морские ежи, но не в большом количестве и значительными были лишь нуммулитиды.

Как видно, свободное жизненное пространство среднего эоцена Рачи и Лечхуми было весьма благоприятно для обоснования здесь этой группы плеченогих. И в этой благоприятной среде индивидуумы *Gryphus hilarionis* (Men.) размножались, и при обилии испытывали некоторые изменения, непосредственным результатом чего явилось образование его подвидов. Вот что пишет о видеообразовании известный исследователь плеченогих Е. А. Иванова: «В современную эпоху особое значение при видеообразовании имеет наличие свободных экологических ниш и борьба с конкурентами за вытеснение из занятых ниш» (Е. А. Иванова, 1949, стр. 137).

Для обоснования того, что обилие индивидуумов наход-

дится в непосредственной связи с видообразованием приведу высказывание Ч. Дарвина: «... именно виды наиболее процветающие или как их можно назвать господствующие — те, которые широко расселены, наиболее широко распространены в своей области и наиболее богаты особями — чаще всего дают начало ясно выраженным разновидностям или с моей точки зрения зачаточным видам и это пожалуй можно было предвидеть: так как разновидности, для того, чтобы упрочиться, по необходимости должны выдерживать борьбу с другими обитателями страны, то виды господствующие, всего вероятнее произведут потомство хотя и слегка отличное, но все же унаследовавшие от своих предков те преимущества, которые обеспечили за ними господство над их соотечественниками (Ч. Дарвин, 1936, стр. 16). Из этих высказываний Ч. Дарвина видно, что одним из важных факторов для формообразования является — обилие индивидуумов.

Как и выше было отмечено, в разных разрезах, но с одинаковой литологией количество индивидуумов одного и того же вида или подвида в некоторых случаях неодинаково: в некоторых разрезах замечается чрезмерное обилие индивидуумов, в некоторых их умеренное количество, а в некоторых же их бедность. Можно предположить, что несмотря на благоприятные абиотические условия существования, в некоторых местообитаниях существовали какие то неблагоприятные условия для их развития. Например, на жизненном пространстве, где плеченогие представлены относительно в умеренном количестве, вероятно, обитали более высокой организации организмы или же они вторглись в эту область позднее, и в результате своего преимущества превратились в опасные соперники за жизненные пространства и частично вытеснили оттуда плеченогих. Возможно и то, что здесь появились не только опасные соперники, но и хищники, которые сразу не смогли их преодолеть и уничтожить, но все же ограничили их развитие. А там, где количество индивидуумов очень бедно представлено, вероятно, соперники одолели плеченогих и почти вытеснили их из занятых ими экологических ниш, или же чувствительный натиск хищников вызвал их частичное уничтожение.

Э. Майр в своей работе — «Зоологический вид и эволюция» — о конкуренции пишет следующее: «Единодушия в точном определении понятия «конкуренция» еще не достигнуто, однако под конкурирующими видами всегда понимают виды одновременно нуждающиеся в одних и тех же жизненно важных, но ограниченных ресурсах (например, пища, жизненное пространство, убежище или места размножения. Следовательно, конкуренция обостряется с увеличением численности любого из конкурирующих видов (Н. Майр, 1968, стр. 68). Затем Э. Майр развивая свои соображения о конкуренции заключает: «... Сосуществование двух экологически близких видов допускает возможности: 1) эти два вида настолько сходны в своих требованиях и способностях, что один из двух вымирает либо потому, что он «слабее», как конкурент, либо потому, что он обладает меньшей начальной численности; 2) существует достаточно широкая зона неперекрывания (область, в которой конкуренция ослаблена или отсутствует), допускающая длительное сосуществование двух видов» и т. д. (Э. Майр, 1968, стр. 68).

Можно предположить, что такая конкуренция имела место и в геологическом прошлом, и не только между двумя сходными видами, но и между двумя большими группами организмов, которые экологически близки, и они по ограниченности жизненного пространства или жизненных ресурсов не могли долго сосуществовать в одной местности.

В геологическом прошлом допустимо также существование для разных групп организмов — зон совместимости, т. е. существование условий для мирного сосуществования. Такими группами в среднем эоцене Лечхуми, по всей вероятности, являются плеченогие и нуммулитиды, как видно между ними не было конкуренции ни за жизненное пространство, ни за жизненные ресурсы, доказательством чего является многочисленность индивидуумов обеих групп. Здесь ничего не говорим о представителях других групп организмов, так как по сравнению с нуммулитидами и плеченогими они представлены в незначительном количестве, а потому в то время они не могли быть опасными конкурентами.

Не исключена также возможность существования в неко-

торых местонахождениях плеченогих, неблагоприятных абиотических условий, препятствующих развитию и размножению плеченогих, но главной причиной, препятствующей интенсивному развитию и размножению плеченогих, по нашему мнению, все таки являются биотические факторы, так как историческое развитие плеченогих показывает, что сокращение популяций вида, а также их постепенное вымирание в течение большого отрезка геологического времени в основном вызвано тем, что плеченогие вследствие сравнительно невысокой своей организации и прикрепленного (с помощью пожки) образа жизни, не сумели устоять перед напором тех конкурентов и хищников, которые все шире и шире распространялись в экологических нишах, занятых плеченогими (М. В. Полхадзе, 1967, стр. 87—88).

Поэтому, главной причиной многочисленности индивидуумов среднеэоценовых плеченогих в некоторых местонахождениях Рачи и Лечхуми, по всей вероятности, является — отсутствие опасных конкурентов и хищников на этих участках среднего эоцена.

Таким образом, в результате изучения богатого материала среднеэоценовых плеченогих можно сказать, что развитию, размножению и распространению представителей одной группы плеченогих способствовало с одной стороны то, что на жизненном пространстве занятом плеченогими отсутствовали опасные соперники и хищники, а с другой стороны абиотические условия существующие на этих участках среднего эоцена были благоприятны для плеченогих. Количественное же богатство индивидуумов плеченогих и их относительно широкое распространение на других аналогичных жизненных пространствах определили их изменчивость и формообразование.

Изменчивость признаков *Gryphus hilarionis* (Men.), как это было показано при рассмотрении каждого его подвида, постоянна для множества индивидуумов из разных местообитаний, что и является показателем направленной изменчивости.

Отложения нижнего и среднего эоцена Рачи и Лечхуми везде представлены известняками, но возможно, в среднем

эоцене имело место некоторое изменение химизма воды, что и могло вызвать частичное изменение обитающих здесь организмов. Возможно и то, что в среднем эоцене возраст привнос растительного детритуса, чем мог улучшиться режим питания, а в конечном результате за этим мог последовать расцвет организмов, увеличение количества индивидуумов, изменение их разных признаков и возникновение подвидов. И если здесь не наблюдаются случаи видообразования, лишь по той причине, что в среднем эоцене, за этот сравнительно короткий срок, не закончился процесс видообразования. А некоторые отклонения от обычных абиотических условий обитания, вероятно, также обусловили их изменчивость и появление только подвидов. По мнению Л. Ш. Давиташвили — «Относительно медленное изменение абиотических условий водной среды морей, связанных с мировым океаном и имеющих соленость нормальную или близкую к нормальной, вполне согласуется с относительно медленной эволюцией морских животных, в частности беспозвоночных...» (Л. Ш. Давиташвили, 1970, стр. 97). Позднее же по всей вероятности, к худшему изменились как биотические, так и абиотические условия существования этих организмов, вследствие чего эти формы не встречаются в верхнем эоцене.

Таким образом, изучение среднеэоценовой фауны плеченогих Рачи и Лечхуми показывает, что обилие индивидуумов подвидов *Gryphus hilarionis* (Мен.) объясняется следующими биотическими и абиотическими условиями среды обитания:

Во всех местообитаниях среднеэоценовых плеченогих — Сарецкела, Мурис-Хиди, Табори, Орбели, Гвардиа, Чквиши, Тола плеченогие и нуммулитиды являются сопутствующими друг другу организмами и они приурочены к известнякам и мергелистым известнякам. При этом плеченогие количественно богаче представлены: Особи *Gryphus hilarionis* (Мен.) обнаруживают чрезвычайно большую изменчивость, с чем, повидимому, и связано интенсивное образование его подвидов. Как видно, плеченогие и нуммулитиды не являлись соперниками ни за жизненное пространство, ни за пищевые ресурсы, доказательством чего является обилие представителей обеих групп организмов.

Остальные организмы — морские ежи, криноидеи, дву-

створчатые моллюски и другие в таком малом количестве представлены здесь, что они не могли препятствовать интенсивному развитию, размножению и распространению плеченогих.

В среднем эоцене Рачи и Лечхуми существовали также благоприятные абиотические условия для развития плеченогих, а именно — нормально-соленое море с умеренной температурой и твердым грунтом морского дна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В морях нормальной солености, как известно, изменчивость организмов вообще и в частности бентонных — менее интенсивна, так как она обусловлена тем, что в таких морях изменения абиотических условий протекают медленно. Несмотря на это, на определенных участках морей, где «абиотические условия несколько отклоняются хотя бы на короткое время от условий нормальных морских бассейнов», изменчивость организмов наблюдается нередко (Л. Ш. Давиташвили, 1970, стр. 97).

Такую изменчивость обнаруживают изученные нами раннемеловые, позднемеловые и палеогеновые (среднеэоценовые) плеченогие. Индивидуальной модификационной изменчивости подвержены многие раннемеловые плеченогие, их изменчивость многообразна и проявляется в меняющихся очертаниях раковины и в изменении разных признаков. Иногда она возрастного характера, нередко является результатом благоприятных абиотических условий, нередко вызвана характером прикрепления или же особенностями грунта морского дна, обилием вместе обитающих особей и т. д. Таким изменениям подвержены следующие виды: *Cyclothyris lata* (d'Orb.), *Monticarella sexplicata* (Kapak), *Lacunosella colchidaensis* (Moiss.), «*Rhynchonella*» *nuciformis* Sow., *Sellithyris biplicata* (Sow.), *Tulipina koutaisiensis* (Loriol.), *Dziurulina favrei* (Loriol), *Zeilleria walkeri* (Davidson). По материалам Н. Н. Квахадзе — *Cyclothyris gibbsiana bedouliensis* (Jac. et Fall.), *Monticarella lineolata* (Phill.), *Orbirhynchia paludensis* (Jac. et Fall.), *Rhyonorhynchia popkhadzeae* Kam. et Kvakh. *Praelongithyris kentugajensis* (Moiss.), *Musculina acuta* (Quenst.).

Iberithyris tolaensis Kvakh., *Nucleata jacobi* Kill., *Nucleata strombecki* Schloenb., *Dzirulina regularis* (Smirnova), *Dsirulina znakvensis* Kvakh.

Помимо индивидуальной модификационной изменчивости раннемеловые плеченогие Грузии обнаруживают и массовую наследственную изменчивость. Например, среди изученных К. Ш. Нуцубидзе и Н. Н. Квахадзе раннемеловых плеченогих Грузии такими формами являются — «*Rhynchonella*» *corallina* *neocomiensis* Jac. et Fall. происшедшая от лузитанской «*Rhynchonella*» *corallina*. От рода *Lacunosella* в верхней части нижнего баррема по Н. Н. Квахадзе произошел род *Orbirhynchia* с видами — *Orbirhynchia askensis* Kvakh., *Orbirhynchia loriol* и др., по материалам этого же автора из группы базилиолид выделен новый род *Rhyonirhynchia* Kvakh. gen. п. с новыми видами: *Rhyonirhynchia tsesiensis* Kvakh. и *Rhyonirhynchia popkhadszeae* Kam. et Kvakh. По данным К. Ш. Нуцубидзе от портландской «*Rhynchonella*» *malbosi* Pict. происходит барремская форма — «*Rhynchonella*» *malbosi tenuicostata* Nouts., которая впоследствии Н. Н. Квахадзе была описана как *Lacunosella malbosi tenuicostata* (Mouts.).

Изучение позднемеловых плеченогих выявило, что некоторые из них обнаруживают большую индивидуальную изменчивость, например, особи *Cretirhynchia lebardensis* (Popkh.) представлены морфологически разнообразными формами, но их изменчивость не массовая, не направленная, здесь имеем дело с индивидуальной модификационной изменчивостью, которая вызвана реакцией приспособления организмов на изменившиеся условия среды обитания. Так как изменчивость эта ограниченная, не массового характера, то она не может быть показателем формообразования.

По изученным материалам можно было привести и другие примеры индивидуальной, модификационной изменчивости позднемеловых плеченогих, но во избежание повторения почти однообразных данных, они в работе не приводятся.

К числу позднемеловых видов, обнаруживающих массовую наследственную измечивость относятся: *Orbirhynchia rionensis* (Anth.), «*Rhynchonella*» *contorta* d'Orb., *Cretirhynchia limbata*

(Schloth.), *Cyclothyris magna* Pettitt, *Corneithyris carnea* (Sow.) и др. Во многих случаях усиленная массовая изменчивость этих видов приводит к возникновению новых подвидов, а то и видов. Например, по морфологическим признакам *Orbirhynchia rionensis* (Anth.) включает: 1. Плоские формы, 2. Сильно выпуклые формы и 3. Формы тождественные формам выделенным Антула. На основании указанных изменчивых признаков их массовости и постоянству из *Orbirhynchia rionensis* (Anth.) выделены подвиды: *Orbirhynchia rionensis lata* (Popkh.) и *Orbirhynchia globulosa* (Popkh.). Индивидуумы этих подвидов в довольно большом количестве распространены в разных местонахождениях датского яруса Грузии (Сахарбедио, Дзвели Сенаки, Еки и др.). Во всех этих местонахождениях особи этого вида представлены в большом количестве и их изменяющиеся признаки везде постоянны.

Формы «*Rhynchonella*» *contorta* d'Orb. Из разных местонахождений и из разных ярусов позднего мела, начиная с сантон до маастрихта, выявляют большую изменчивость и именно среди них выделяются: 1. Сравнительно малой выпуклости, неширокие, асимметричные и двудольные у лобного края образцы с острыми, средней толщины ребрами. 2. Сильно выпуклые, крупные, широкие, асимметричные образцы с острыми ребрами особенно на переднем крае.

Характерные для второй группы индивидуумов изменившиеся признаки выявлены на более высоком стратиграфическом уровне, например, в кампане слабее и менее ясно, сильнее и яснее в нижнем маастрихте, а еще отчетливее в верхнем маастрихте. По изменившимся признакам нижнемаастрихтские формы выделены в новый подвид под названием *«Rh. contorta rengarteni* ssp. п. следовательно, здесь в результате изменчивости, имеем дело с возникновением нового подвида.

Образцы из маастрихта Мардакерта и Мингрельское (Азербайджан) по сильно изменившимся признакам возможно и принадлежат к новому виду, но об этом пока нельзя говорить из за ограниченности материала.

В результате изменчивости коньякской *Cretirhynchia limbata* (Schloth.) из Грузии и Азербайджана, обнаружено нали-

чие трех уже известных подвидов: *Cretirhynchia limbata limbata* (Schloth.), *Cretirhynchia limbata undulata* (Pusch.) и *Cretirhynchia limbata mangyschlakensis* Makrid. et Katz.

Несмотря на то, что изученный материал не богат индивидуумами, а их малое количество не дает возможности шаг за шагом проследить за появлением изменившихся признаков, все таки обнаруженные в этих индивидуумах изменения показывают правильность выделения этих подвидов, тем более, что изменчивость индивидуумов в данном случае отмечена не только в пределах одного яруса, а и последующих ярусов. Например: *Cretirhynchia limbata* (Schloth.) отмечена в коньяке: *Cretirhynchia limbata limbata* (Schloth.) в коньяк-сантоне; *Cretirhynchia limbata undulata* (Pusch.) и *Cretirhynchia limbata mangyschlakensis* Makrid. et Katz в маастрихте.

Из коллекции, переданной В. П. Ренгартеном определены: *Cyclothyris magna* Pettitt из Нарденвальского маастрихта и *Cyclothyris magna magna* из верхнего маастрихта Мардакерта; этот же подвид В. П. Макридиным и Ю. И. Кацем отмечен из верхнего маастрихта Крыма. Они же в верхнем маастрихте Закаспия отмечают еще новый подвид *Cyclothyris magna bullata* Mekrid. et Katz, который по их данным дал начало эндемическому виду *Cyclothyris samodurovi* Makrid. et Katz, т. е. здесь имеются факты возникновения не только новых подвидов, но и нового вида.

Изменчивость палеогеновых, точнее среднезоценовых плеченогих Грузии в работе в основном рассмотрена по развитию *Gryphus hilarionis* (Men.), широко и обильно представленного в среднем эоцене Рачи и Лечхуми.

Среднезоценовый бассейн Рачи и Лечхуми представлен мелководным теплым морем с нормальным солевым режимом. Море неглубокое, однако оно неприбрежное на что указывают и наличие хорошей сохранности раковин плеченогих и нуммулитид.

В среднезоценовых отложениях Рачи и Лечхуми плеченогие по родовому и видовому составу немногочисленны, но количественно они обильно представлены. Плеченогие здесь встречаются в полосе распространения палеогеновых отложений — во всех разрезах среднего эоцена. Количественное обилие плеченогих яв-

ляется показателем того, что среднеэоценовое море Рачи и Лечхуми было благоприятной средой обитания для этих организмов и обилие особей подвидов *Gryphus hilarionis* (Men.) объясняется воздействием на них биотических и абиотических условий окружающей среды.

Во всех местообитаниях плеченогих среднего эоцена Грузии: Рачи, Лечхуми, Навенахеви, с. Симонети (Зап. Грузия) и с. Урбниси, Гориджвари, Телети (Восточная Грузия), а также Абхазии спутниками плеченогих являются нуммулитиды. Представители обеих групп организмов, в особенности плеченогих, в этих отложениях представлены количественно обильно, следовательно эти сопутствующие плеченогим организмы не являлись их соперниками и не мешали их развитию. Встречающиеся с ним в малом количестве некоторые группы других организмов, как например, морские ежи, криоиды, двустворчатые моллюски тоже не могли быть в то время соперниками плеченогих, вследствие малочисленности, и не могли препятствовать их интенсивному развитию, размножению и расселению в отложениях этой полосы палеогена.

Следовательно, благоприятные абиотические условия среды (мелководное море при умеренной температуре и солености и обилие пищи) и отсутствие на жизненном пространстве опасных соперников и хищников способствовало размножению и распространению плеченогих на данном участке среднего эоцена.

Появление столь большого количества новых подвидов одной группы плеченогих и быстрый рост количества их индивидуумов, за такой короткий срок геологического времени является показателем повышенной массовой изменчивости, вызванной изменениями условий окружающей среды и наличия свободных экологических ниш что, вероятно, и способствовало образованию новых форм, как это отмечено Л. Ш. Давиташвили, для других организмов других геологических времен (Л. Ш. Давиташвили, 1970, стр. 164).

Столь быстрое и пышное развитие *Gryphus hilarionis* (Men.) и его подвидов в среднем эоцене Лечхуми можно объяснить и тем фактом, что он появился немного раньше среднего эоцена, на

это указывает его нахождение в нижнем эоцене Лечхуми, хотя и в единственном экземпляре. К этому следует добавить, что по данным Н. И. Нехриковой *Gryphus hilarionis* (Men.) в Закаспии встречается в нижнем эоцене вместе с другими видами этого рода, а в среднем эоцене он отсутствует.

Об изменчивости верхнеэоценовых плеченогих в работе нет никаких данных по той причине, что по изученным материалам, плеченогие в разных местонахождениях верхнего эоцена Грузии встречаются лишь двумя-тремя экземплярами и то — разных видов.

POPKHADZE M. V.

THE VARIABILITY AND SPECIATION OF THE UPPER MESOZOIC AND PALEOGENE BRACHIOPODA OF GEORGIA

Summary

On the basis of study of the Cretaceous and paleogene brachiopods of Georgia the autor reveals both their modificational and hereditary variability caused by the influence of biotic and abiotic factors of the environments.

The cases of speciation caused by the mass hereditary variability are established for brachiopods, especially for the Middle Eocene forms.

ЛИТЕРАТУРА

- Антула - Дим. 1900. *Aanthula* J. Dim. Über die Kreidefossilien des Kaukasus... Beitrag zur Pal. und Geol. Österreich — Ungarns und des Orient. Band. XII, Wien und Leipzig.
- Алиев М. М., Нехрикова Н. И. 1970. Брахиоподы из верхнепалеогеновых и нижнеэоценовых отложений Закаспия. Инст. геол. и разр. горючих ископаемых. Изд. Наука.
- Бончев Г. 1933. Еоцент в Провадийско. Списание на Българското геол. Дружество, год. 5, кн. 3, София.
- Гочев П. 1933. Списание на Българското геол. Дружество Год 5, кн. I. София.
- Давиташвили: Л. Ш. 1936. К изучению закономерностей изменения величины тела в филог. ветвях. Палеонт. лаб. Моск. Гос. Унив. Пробл. пал.

- Давиташвили Л. Ш. 1956. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе Изд. АН СССР. Москва.
- Давиташвили Л. Ш. 1965. Некот. вопросы изменчивости и видообразования в свете палеобиологической истории населения Паратетиса. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. геол. I.
- Давиташвили Л. Ш. 1968. Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира. Изд. «Мецниереба». Тбилиси.
- Давиташвили Л. Ш. 1970. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Изд. «Мецниереба», Тбилиси.
- Давиташвили Л. Ш. 1972. Учение об эволюционном прогрессе (теория Ароморфоза). Изд. «Мецниереба». Тбилиси.
- Дарвин Ч. 1935. Происхождение видов Изд. Сельхозгиз.
- Дэвидсон Т. 1851—1855 (Davidson Th.) *Britisch fossil Brachiopoda v. I, part II*, London.
- Дэвидсон Т. 1852. Davidson Th. *The Britisch Tertiari Brachipoda London*.
- Дэвидсон Т. 1877. Davidson Th. *On Italien tertiary Brachiopoda London*.
- Дэвидсон Т. 1874. Davidson Th. *On the tertiary Brachiopoda of Belgicum Geol. mag. dec. 2, v. X*.
- Дэвидсон Т. 1874. Davidson Th. *Brachiopoda Suppl. v. 4, part I*, London.
- Эллиот Г. Ф. 1948. (Elliot G. F.) *The evolutionary significance of brachial development in terebratuloid Brachiopods Ann. en ma^c. of Nat. Hist. ser. 12, vol. X, № 5*.
- Зелинская В. А. 1971. Условия существования и распространения брахиопод в палеогеновых морях Украины. Экология беспозвоночных третичных морей Украины.
- Жакоб Ч. и Фалло П. 1913. Jacob et Fallot *Etude sur les Rhynchonelles Portl., Neo-com. et Mésocrét. Mem. de la Soc. Paleont. suisse vol. 39*, Geneve.
- Иванова Е. А. 1949. Условия существования, образ жизни и история развития некот. брахиопод среднего и верхнего карбона подмосковной котловины.
- Каракаш Н. 1907. Ниж. мел. отл. Крыма и их фауна. Тр. Петерб. общества испыт. природы. Том 32, вып. 5.
- Качараша И. В. 1944. Рачинско-Лечхумский бассейн и смежные районы в палеогеновое время. Тр. геол. инст. АН ГССР, серия геол. II (VII). Тбилиси (на груз. яз.).
- Качараша И. В. 1955. Палеоген Картлинской депрессии и смежных с нею районов, на груз. яз. Тр. геол. инст. АН ГССР, т. IX (XIV).
- Качараша И. В. 1964. Палеоген. Геология СССР, т. X, Грузинская ССР. Москва.
- Квахадзе Н. Н. 1972. Раннемеловые брахиоподы бассейна среднего течения р. Риони (Зап. Грузия) и их стратиграфическое значение. Диссерт. работа.

- Ковалева Н. П. 1951. Новые данные о видовом составе брахиопод верхнемеловых и палеогеновых отложений Мангышлака. Вестн. Лен. Ун-та № 6, серия геол. и геогр., вып. I.
- Ковалева Н. П. 1961. Новые данные о видовом составе брахиопод нижне-палеог. отлож. Крыма (Бахчисарайский район) и Закавказья (Сухумский район) ДАН СССР т. 149, № 3.
- Ковалева Н. П. 1964. Значение замковых брахиопод для стратиграфии датских и палеогеновых отложений Крыма, Закавказья, Мангышлака. Автореферат диссерт. работы. Ленинград.
- Ковалевский В. О. 1975. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных. Изв. Общества любит. естествознания, антроп. и этногр., т. 15, вып. I.
- Козловский Р. 1929. Koslovski R. — Les Brachiopodes Gothlandiens de la Podolie Polonaise. Paleontol. Polonica, vol. I.
- Майр Э. 1938. Зоэлогический вид и эзэология.
- Макридин В. П. и Кац Ю. И. 1963. История развития некоторых полиморфных видов позднемеловых брахиопод (автор. докл.) Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. геол. 4.
- Макридин В. П. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилежащих к ней областей. Москва.
- Макридин В. П. и Кац Ю. И. 1966. Некоторые вопросы методики палеогеографических исследований. Организм и среда в геол. прошлом. Изд. «Наука», Москва.
- Моисеев А. С. 1934. Брахиоподы юрских отложений Крыма и Кавказа. Тр. всесоюз. геол.-разв. объединения НКТП СССР. Ленинград—Москва—Новосибирск.
- Моисеев А. С. 1939. О стратиграфии и брахиоподах ниж. мела Гагринского района (Абхазия). Ученые записки Ленингр. Госунта. Серия геол.-почв. наук. Вып. 7. Ленинград.
- Мефферт Б. Ф. 1930. Геол. исслед. в Рачинском уезде Зап. Грузии в 1928 г. Мат. по общ. и прикл. геол., вып. 140.
- Международный Кодекс зоологической номенклатуры. 1966. АН СССР отделение общей биологии. Изд. «Наука», Москва-Ленинград.
- Мефферт Б. Ф. 1930. Геологический очерк. Лечхуми. Мат., по общей и приклад. геологии, вып. 140.
- Некристикова Н. И. 1964. Стратиграфическое распространение брахиопод в верхнемеловых и палеогеновых отложениях Зап. Туркмении и Казахстана. Бюлл. Моск. о-ва Испыт. природы, отд. геол., т. 69, вып. 5.
- Некристикова Н. И. 1965. Стратиграфическое и географическое распространение брахиопод верхнего мела и палеогена Закаспия. Сборник «Биостратиграфия и палеонтология мезозоя». Изд. «Наука», Москва.
- Некристикова Н. И. 1966. Новые данные о систематическом составе рин-

- хонелидных брахиопод верхнемеловых и палеогеновых отложений Закаспия. Сборник «Мезоййоские отложения Юга СССР». Изд. «Наука», Москва.
- Нуцубидзе К. Ш. 1945. Брахиоподы нижнего мела Западной Грузии. Тр. Геол. Инст. АН ГССР, серия геол. II (VII) 2 Тбилиси, на груз. языке.
- Основы палеонтологии. 1960. Мшанки, Брахиоподы. Изд. АН СССР.
- Общие вопросы эволюционной палеобиологии. 1968. Сбор. тр. Инст. палеобиологии АН ГССР.
- Попгадзе М. В. 1943. Среднеэоценовые плеченогие Лечхуми. Вестн. Музея Грузии, е. XII-А на груз. яз.
- Попгадзе М. В. 1949. Меловые и третичные плеченогие Грузии. Вестн. Музея Грузии, т. XIV-А. На груз. яз.
- Попгадзе М. В. 1959. Диморфизм у плеченогих. Сообщ. АН ГССР, т. XXIII, № 3.
- Попгадзе М. В. 1960. Некоторые нижнемеловые плеченогие. Труды Института палеобиологии АН ГССР.
- Ренгартен В. П. 1959. Стратиграфия мел. отл. Кавказа. Региональная стратиграфия СССР, т. 6.
- Сарычева Т. Г. 1948. Об одном новом роде продуктид. Бюлл. Моск. об-ва исп. природы Отд. геол., т. XXII (3) стр. 45—49.
- Симоневич С. Бацевич Л., Сорокин А. 1895. Геол. описание частей Кутансского, Лечхумского, Зугдидского и Сенакского уездов Мат. геол. Кавказа Серия I, кн. 6.
- Смирнова Т. Н. 1962. Новые данные по нижнемеловым Даллинидам (Брахиоподы). Палеонт. журнал № 2.
- Смирнова Т. Н. 1972. Раннемеловые брахиоподы Крыма и Северного Кавказа. Изд. «Наука», Москва.
- Эристави М. С. 1955. Нижнемеловая фауна Грузии. Монография № 6.
- Яковлев Н. Н. 1907. О прирастании раковин некоторых *Strophomenaceae*. Изв. геол. ком., т. XXVI.
- Яковлев Н. Н. 1908. Прикрепление брахиопод, как основа видов и родов. Тр. геол. ком. нов. серия. вып. 48.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ И СХЕМАМ

Таб. I. Изменчивость форм *Gryphus hilarionis* (Men.) из среднего эоцене Лечхуми и рачи.

- 1, 1а, б — *Gryphus hilarionis* (Men.);
- 2, 2а, б — *Gr. hilarionis carneaeformis* Popkh.;
- 3, 3а, б — *Gr. hilarionis gibba* (Popkh.);
- 4, 4а, б — *Gr. hilarionis falax* Popkh.

Таб II. Развитие представителей рода *Gryphus* редко встречающихся в среднем эоцене Рачи и Лечхуми, но показывающих многообразие видов и подвидов данного рода.

- 1, 1а, б — *Gr. hilarionis sarezkelaensis* ssp. n.
- 2, 2а, б — *Gr. hilarionis tkvischiensis* ssp. n.
- 3, 3а, б — *Gr. fumanensis rhomboidea* (Bionei)
- 4, 4а, б — *Gr. fumanensis orbelianus* ssp. n.

Таб. III. 1, 1а, б — *Gr. fumanensis subvitrea* mt. sulucapensis Kovaleva.

Внутривидовая ненаследственная изменчивость *Lacunosella colchida ensis* (Moiss.) 2, 2а, б; 3, 3а, б; 4, 4а, б.

Таб. IV, V, VI — Схематические рисунки, показывающие изменчивость очертаний представителей *Gryphus hilarionis* (Men.), его подвидов и *Gr. fumanensis* (Men.).

Схемы 1, 2, 3, 4, показывающие развитие *Orbirhynchia rionensis* (Anth.) *Cretirhynchia limbata limbata* (Schloth.), *Cyclothiris magna magna* Pettitt, *Carneithyris carnea carnea* (Sow.).

ТАБЛИЦЫ

Таблица I

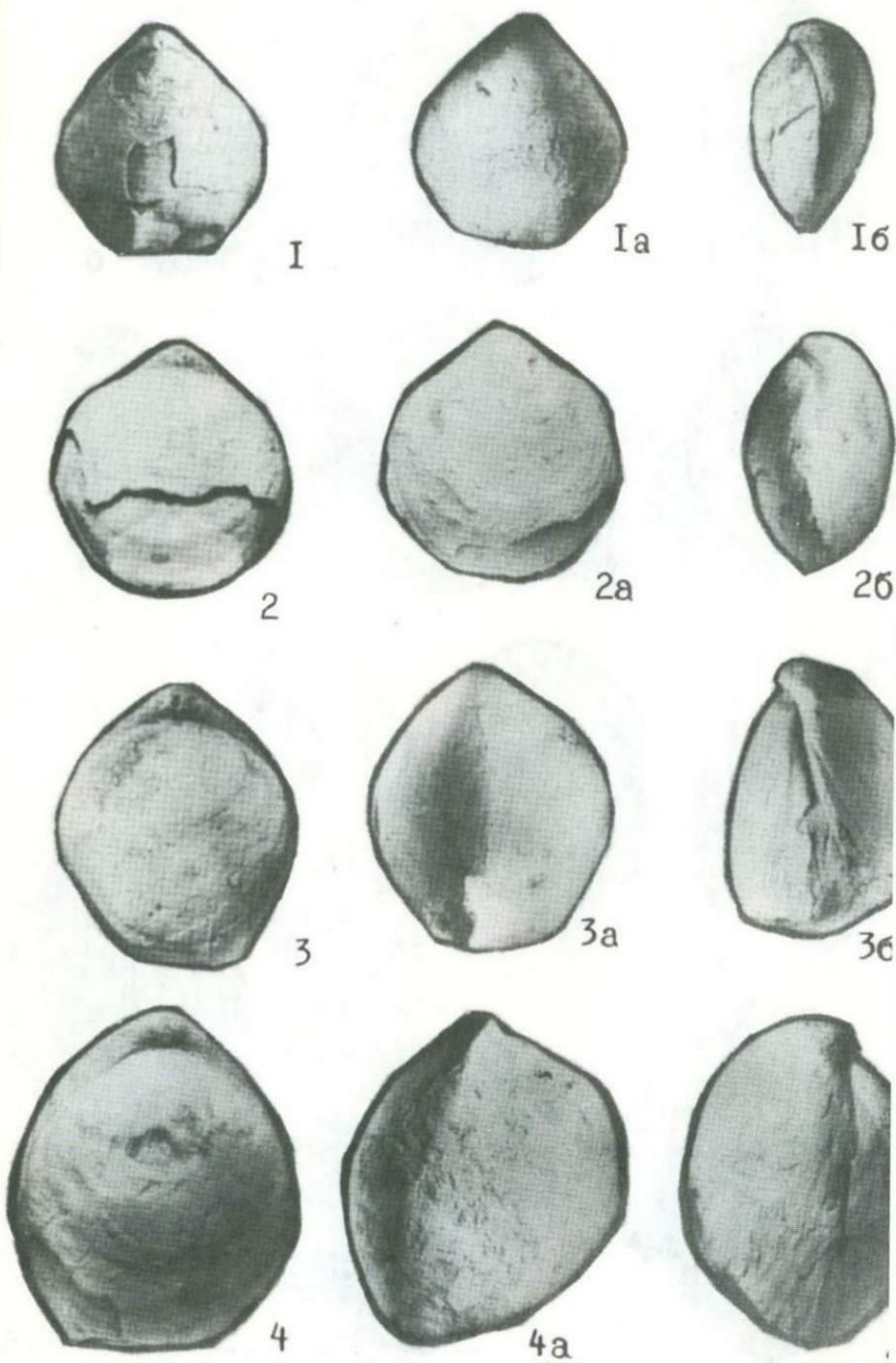


Таблица II

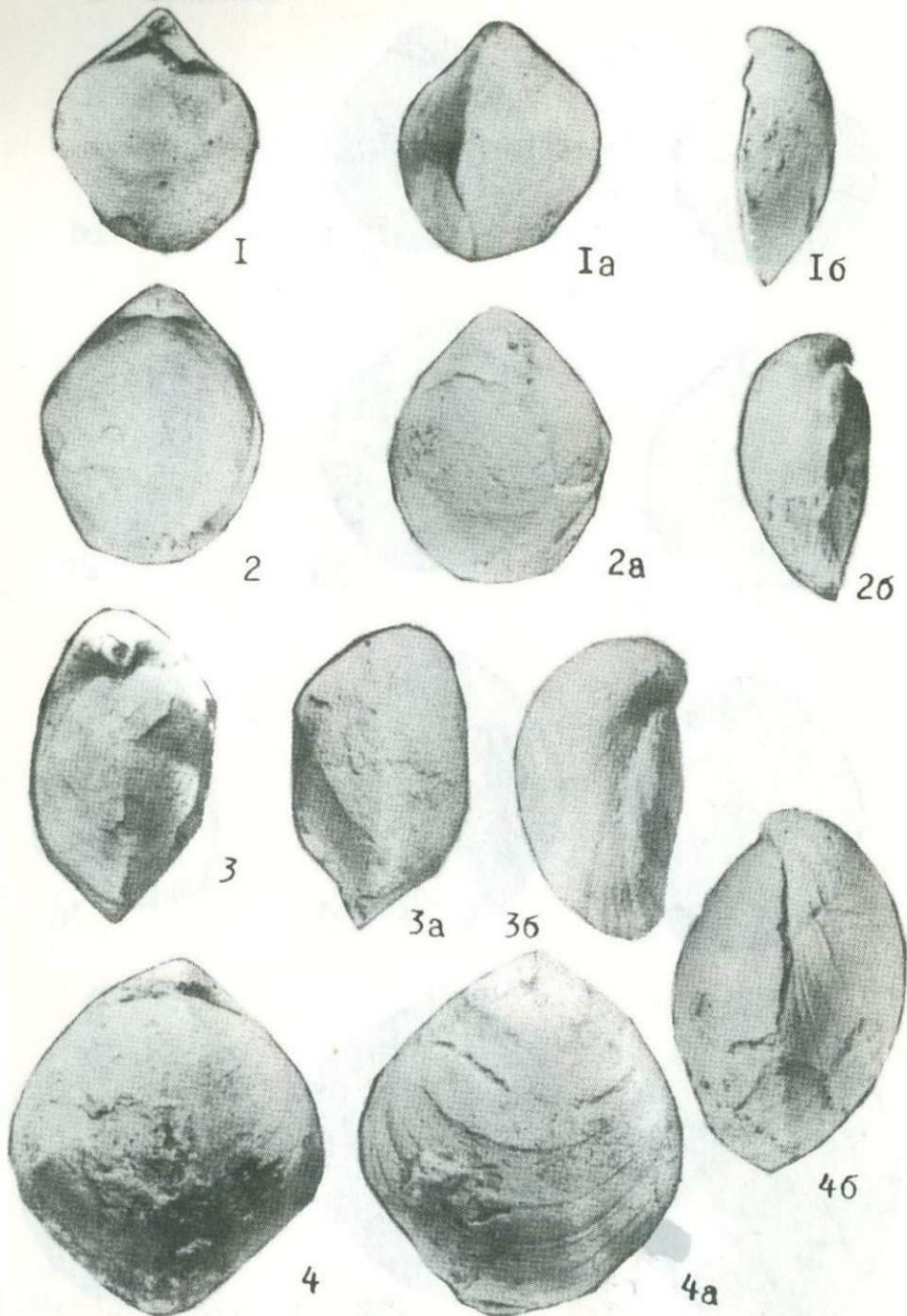


Таблица III

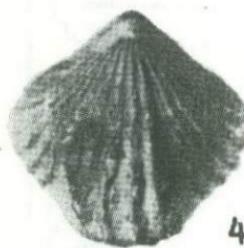
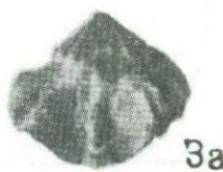


Таблица IV

*Gryphus
hilarionis
(Men.)*

*Gryphus
hilarionis
fallax
Popkch.*

*Gryphus
hilarionis
carneae-
formis
Popkch.*

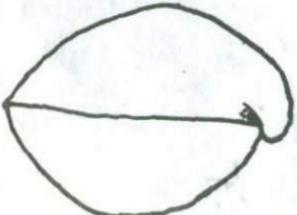
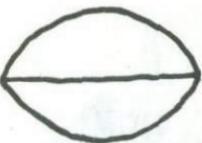
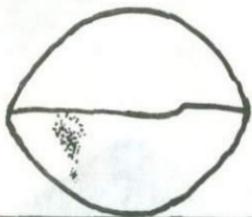
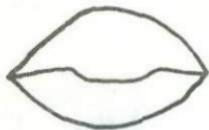
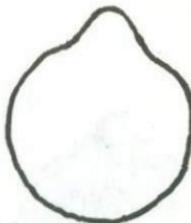
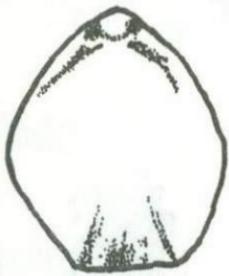
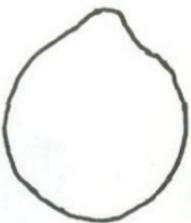
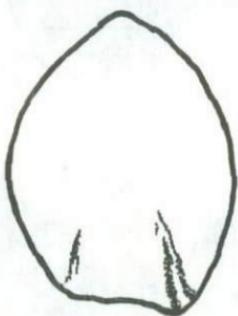


Таблица V

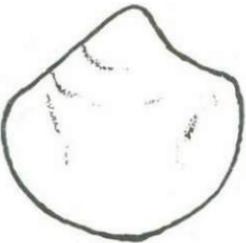
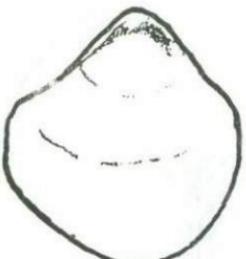
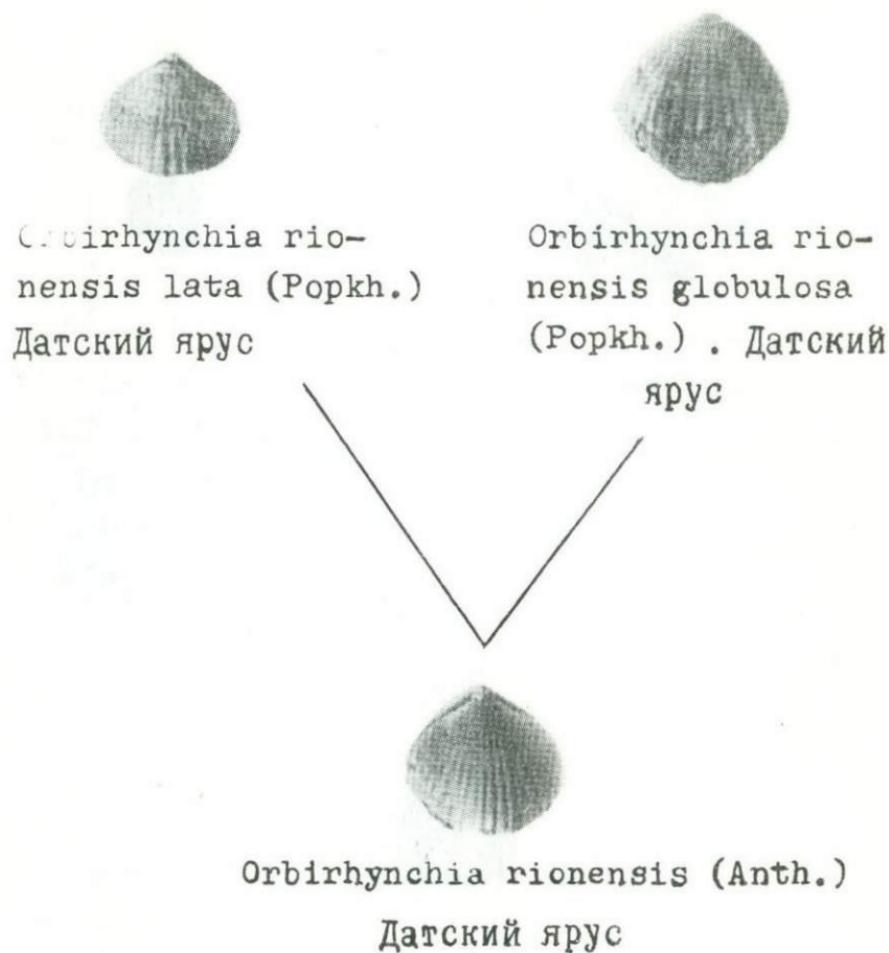
<i>Gryphus hilarionis gibba Popkch.</i>	<i>Gryphus kicksii trilobata (Gall.)</i>	<i>Gryphus hilarionis tschkvischi- ensis subsp. nov.</i>
		
		
		
		

Таблица VI

<i>Gryphus hilarionis sarezkelaen- sis subsp.n.</i>	<i>Gryphus fumanensis orbeliensis subsp.nov.</i>	<i>Gryphus fumensis rhomboidea (Bione)</i>

Схема 1



(По данным М.В.Попхадзе)

Схема 2



*Cretirhynchia limbata
undulata* (Pusch).
Поздн.маастрихт



*Cretirhynchia lim-
bata mangyschlaken-
sis* Makrid. et Katz.
Поздн.маастрихт



*Cretirhynchia limbata
limbata* (Schlotheim).
Поздн.кампан

(По данным В.П.Макридина и Ю.И.Каца)

Схема 3



Cyclothyris samodurovi Makrid.
et Katz. Верхний маастрихт



Cyclothyris magna bullata Mak-
rid. et Katz. Верхи верхнего
маастрихта



Cyclothyris magna magna (Pet-
titt). Верхний маастрихт

(По данным В.П.Макридина и Ю.И.Каца)

Схема 4



Carneithyris carnea
lwowensis Makr. et
Katz. B.маастрихт



Carneithyris carnea
orientalis Makr. et
Katz. B.маастрихт



Carneithyris carnea carnea (Sow.)
Н.маастрихт

(ПО данным В.П.Макридина, Ю.И.Каца и
М.В.Попгадзе)

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение
Изменчивость раннемеловых плеченогих Грузии
Наследственная изменчивость раннемеловых плеченогих Грузии
Изменчивость позднемеловых плеченогих Грузии
Изменчивость палеогеновых плеченогих Грузии
Палеоэкологические данные среднезоценовых плеченогих Рачи и Лечхуми
Заключение
Abstract
Литература
Объяснения к таблицам и схемам

Мария Владимировна Попхадзе

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФОРМООБРАЗОВАНИЕ ВЕРХНЕМЕЗОЗОЙСКИХ
И ПАЛЕОГЕНОВЫХ ПЛЕЧЕНОГИХ ГРУЗИИ**

Напечатано по постановлению Редакционно-издательского
совета Академии наук Грузинской ССР

Редактор О. Джаниэлидзе

Редактор издательства Л. К. Кобидзе

Техредактор Н. А. Эбралидзе

Корректор Ц. Г. Девдарiani

Сдано в набор 18.2.1977; Подписано к печати 31.5.1977; Формат
бумаги 60×90¹/₁₆; Бумага № 2; Печатных л. 5.25; Уч.-издат. л. 3.97;
УЭ 01105; Тираж 600; Заказ 615;
Цена 60 коп.

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

საქ. სსრ მეცნ. აკადემიის სტამბა, თბილისი, 380060, კუტუზოვის ქ., 19
Типография АН Груз. ССР, Тбилиси, 380060, ул. Кутузова, 19

Цена 60 коп.

2212