

**ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
CERITHIUM COMPEREI COMPEREI ORB. ИЗ САРМАТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ
МОЛДАВИИ**

Георге ПЛЭМЭДЯЛЭ, канд. наук, доцент,
Бэлцкий государственный университет имени Алеку Руссо

Rezumat: *Prezentul articol este dedicat variabilității individuale și de populație a subspeciei **Cerithium comperei comperei Orb** din depozitele sarmațianului mediu ale R. Moldova, situate mai la est de linia Chișinău-Camenca. Sunt descrise variabilitatea formei cochiliei, formei aperturii, formei turațiilor, gradului de dezvoltare a sculpturii, unghiului apical etc. Se arată că analiza variabilității este absolut necesară în cazul studierii componenței sistematice a ceriților din depozitele sarmațiene.*

Cuvinte-cheie: *depozite sarmațiene, zona de recife, variabilitatea individuală, variabilitatea de populație, parametrii cochiliei, coeficientul de alungire a cochiliei, coeficientul de alungire a aperturii, media aritmetică, media devierii pătrărice, greșeala medie, coeficientul de distincție.*

Подвид *Cerithium comperei comperei Orb*. известен из среднесарматских отложений Молдавии, Румынии и Болгарии. В более ранних наших работах (Пламадяла, 1971, 1973) он рассматривался как подвид *Cerithium rubiginosum comperei Orb*. Однако, учитывая, что представители этого подвида были найдены и в нижнем мэотисе юго-восточной части мэотического бассейна (Ильина и др. 1976: 90), следует согласиться с доводами данного исследователя в том, что описанные под этим названием среднесарматские формы должны быть отнесены к виду *Cerithium comperei*, как это делали и другие авторы, считая их представителями типового подвида.

Из всех сарматских церитов, для которых характерна очень большая изменчивость всех морфологических признаков раковины, этот подвид выделяется особенно, так как у

него проявляется очень хорошо как индивидуальная, так и популяционная изменчивость



Рис. 1. Схема расположения основных месторождений фауны

раковин *C. comperei comperei* Orb.

На каждой раковине измерялись такие параметры, как: высота (В), ширина (Ш), высота последнего оборота (Впо), высота устья (Ву), ширина устья (Шу), апикальный угол (Ау), плевральный угол (Пу), шовный угол и угол устья (рис. 2).

Кроме данных измерений, подсчитывалось также как число аксиальных и спиральных рядов бугорков на обороте, так и число самих оборотов.

Полученные в результате измерений абсолютные величины позволили вычислить ряд

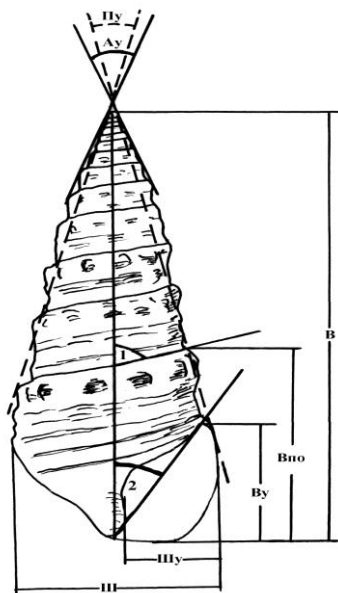


Рис. 2. Схема основных измерений раковины церитов.

В – высота раковины, Впо – высота последнего оборота, Ву – высота устья, Ш – ширина раковины, Шу – ширина устья, Ау – апикальный угол, Пу – плевральный угол, 1 – шовный угол, 2 – угол устья.

большинства внешних особенностей раковины.

Материалом для проведения данного исследования послужила коллекция, насчитывающая более 2800 сравнительно хорошо сохранившихся раковин, происходящих из среднего горизонта среднего сармата. Все эти экземпляры были собраны в месторождениях, расположенных в восточной части Молдавии, то есть несколько восточнее, и в пределах, характерных для этих отложений, Кишинёвско-Каменской рифовой полосы (рис. 1).

Для более полного изучения как индивидуальной, так и популяционной изменчивости, наряду с другими методами, был применен и биометрический метод. Для биометрического изучения брались отдельные пробы (выборки), в состав которых чаще всего входило 25 целых раковин, взятых произвольно из общей массы материала, собранного из одного слоя, как правило, площадки. Всего было измерено 125

коэффициентов, которые, будучи более постоянными, точнее показывают морфологические особенности раковины данного подвида. К таким коэффициентам относятся: удлиненность раковины, т.е. отношение ее ширины к высоте (Ш:В), отношение высоты последнего оборота к общей высоте раковины (Впо:В), удлиненность устья или отношение её ширины к её высоте (Шу:Ву) и отношение плеврального угла к апикальному (Пу:Ау).

Для выяснения пределов изменчивости, представленных выборками популяций, определялись следующие величины: средняя арифметическая (М), среднее квадратическое отклонение (σ) и средняя ошибка (m). Среднее арифметическое является величиной, характерной для выборки, а не для популяции, однако ее вычисление необходимо для определения среднего квадратического отклонения. Дело в том, что среднее квадратическое отклонение служит мерилем среднего квадратического отклонения популяции и, зная его и среднюю арифметическую, можно судить о возможных пределах колебаний величины изучаемого признака. Так $M \pm 3$ охватывает 99,73% популяции. Средняя ошибка (m) характеризует степень близости средней величины вы-

борки к истинной средней величине популяций. Она имеет те же показатели степени вероятности, что и среднее квадратическое отклонение, и характеризуется теми же распределениями; 99,73% наблюдаемых средних величин оказываются в пределах $\pm m$.

С целью выявления степени сходства или различия отдельных популяций вычислялся коэффициент различия (CD). При этом учитывалось, что в качестве подвидового критерия применяется коэффициент различия равный 1,28, т.е. такой коэффициент, когда 75% одной популяции отличается от 97% другой. Вычисление коэффициента различия, как и вычисление остальных упомянутых выше величин, производилось по формулам, указанным в работе Э. Майра, Э. Линсли и Р. Юзингера (1956).

У данного подвида наблюдается, в первую очередь, определённая возрастная изменчивость, которая затрагивает форму устья и характер скульптуры.

Изменчивость формы устья выражается в том, что в процессе роста раковины меняется её очертание. У молодых, недоразвитых экземпляров оно имеет овально-удлинённую форму, без внутренней губы и с направленным вниз желобкообразным сифональным каналом.

Изменчивость скульптуры проявляется в том, что некоторые её элементы развиваются слабее или совсем не появляются. Так, с самых верхних оборотов нижняя часть только что возникших аксиальных валиков развивается слабее, отчего их верхняя половина очень быстро выделяется в самостоятельные бугорки. Кроме того, за некоторым исключением, на предпоследнем обороте не появляется нижний ряд бугорков.

Что касается индивидуальной изменчивости, то она затрагивает форму раковины, форму последнего оборота, форму сифонального канала устья и скульптуру.

Форма раковины может стать почти конической или удлинённо-башенковидной, что влечет за собой изменение формы оборотов и скульптуры. В первом случае обороты становятся плоскими, а нижний ряд бугорков располагается около нижнего шва; во втором случае обороты становятся сильновыпуклыми, а скульптура почти полностью сглаживается.

Последний оборот, который занимает чуть больше половины общей высоты раковины, в некоторых случаях может быть вздутым по отношению к завитку, а в других, наоборот, его вторая половина может быть как бы вытянутой под ним. В таких случаях сам оборот становится слабо ступенчатым, а наружная губа – угловатой.

Сифональный канал, который, как правило, наклонён, короткий и неглубокий, иногда выпрямляется, расширяется и становится желобкообразным, а иногда, наоборот, сильно наклоняется и становится почти горизонтальным, огибая нижнее окончание столбика.

Скульптура типичных форм данного подвида представлена двумя спиральными рядами округлённых бугорков и тонкими спиральными струйками, расположенными между ними. Её изменчивость выражается в том, что на некоторых раковинах ниже второго ряда появляется одно небольшое рёбрышко, иногда покрывающееся мелкими бугорками. Оно соответствует нижней струйке, появляющейся ещё на протоконхе, которая на средних оборотах обычно исчезает.

Кроме того, иногда второй ряд бугорков разделяется неглубокой бороздкой на две равные части, а в некоторых случаях верхний ряд бугорков сильно сглажен или отсутствует. Это особенно характерно для стройных форм.

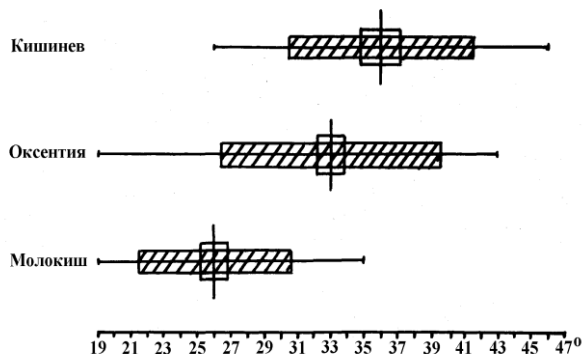


Рис. 3. Популяционная изменчивость апикального угла у *Cerithium comperei comperei* Orb.

В диаграммах горизонтальная линия указывает общий размах изменчивости, вертикальная линия – среднюю арифметическую, длина заштрихованного прямоугольника соответствует расстоянию $1,5\sigma$ (в каждую сторону от средней), а белого прямоугольника – $2m$ в каждую сторону от средней.

У более приземистых форм бугорки второго ряда, которые, как правило, являются округлёнными, могут быть шиповидными или широкими и плоскими, а бугорки второго ряда могут быть намного меньше и более часто расположенными, чем обычно.

У данного подвида очень развита также популяционная изменчивость, которая в данном случае соответствует географической изменчивости. Она заключается в том, что у разных исследованных популяций наблюдается определенная тенденция к изменению апикального угла, удлинённости раковины, формы раковины, формы оборотов, формы устья и др.

Ярким примером этого могут служить популяции из Молокиша (Рыбницкий р-н), Оксентии (Орхейский р-н), Крикова (Криуленский р-н) и Кишинёва (Петрикань).

У *Cerithium comperrei comperrei* величина апикального угла колеблется в пределах от 19 до 46°, средний показатель имея 31°. При этом популяции из северо-восточной части республики (Молокиша) имеют меньший апикальный угол (19-35°), чем популяции из ее центральной части (Кишинёва), где этот показатель имеет 26-46°. Коэффициент различия между молокишской и кишинёвской популяцией весьма значителен, достигая 1,1, приближаясь, таким образом, к подвиговому показателю (1,28) (рис. 3).

Удлиненность раковины у рассматриваемого подвида увеличивается с северо-востока на юг и юго-запад, то есть в том же направлении, в котором меняется и апикальный угол. Так, если у молкишской популяции этот показатель колеблется в пределах от 0,25 до 0,47, то у кишинёвской – от 0,39 до 0,59 (рис. 4).

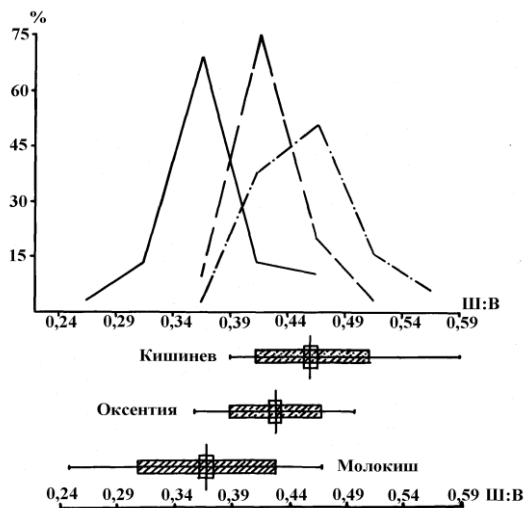


Рис. 4. Популяционная изменчивость удлинённости раковины

Cerithium comperrei comperrei Orb.

Вверху – кривые, внизу – диаграммы изменчивости.

Обозначения те же, что и на рис. 2

— Молокиш, — — Оксентия, — · — Кишинёв.

В Молокише экземпляры имеют очень стройную удлинённо-башенковидную, слабо скульптурированную, иногда почти гладкую раковину с сильновыпуклыми оборотами. В Оксентии, наряду со стройными раковинами "молокишского типа" наблюдаются и более приземистые экземпляры с отчетливой скульптурой. В Крикова процент приземистых форм увеличивается, а в Кишинёве почти все раковины низкие, конусовидные, толстостенные, с отчетливо выраженной скульптурой и со слабовыпуклыми оборотами (рис. 5).

Таким образом, по направлению от Молокиша к Кишинёву форма раковины изменяется, причем так сильно, что если бы не было промежуточных популяций из Оксентии и Крикова, то очень трудно было бы представить, что все эти экземпляры принадлежат к одному виду, не то что подвиду.

Следует отметить, что популяции со стройной раковиной встречаются также в Дойбанах и Ташлыке, причем в Ташлыке наряду со стройными формами очень много и приземистых. Отсюда можно сделать вывод, что в северо-восточных частях Молдавии, то есть в районах, расположенных в прибрежных участках Галицийского залива, церитиумы имели более стройную раковину, чем в южных и центральных, более отдаленных от берега, районах.

Та же закономерность наблюдается и в изменении формы устья. Так, в Молокише представители этого подвида имеют устье и сифональный канал, развитые нормально, а в Кишинёве, наряду с нормальными формами, встречаются и такие, которые имеют устье, заметно вытянутое под завитком.



Рис. 5. Изменение формы раковины в пределах одной выборки у популяций из Кншинёва, Оксентии и Молюкши

Столь значительная популяционная изменчивость объясняется, по всей вероятности, приспособлением популяций данного подвида к определённым условиям среды. Дело в том, что в течение среднесарматского времени произошли несколько морских трансгрессий и регрессий (Лунгу 1971: 201). Изученные популяции существовали во время последней трансгрессии, произошедшей в конце среднесарматского времени. Молокишская популяция находилась ближе всего к береговой линии Галицийского залива, который, по мнению некоторых авторов (Саянов, Макареску 1965: 114-115), был более опреснён на окраинах, чем в его центральной части, где ныне находится город Кишинёв.

Исходя из вышеизложенного материала, можно сделать следующие выводы:

1. Индивидуальная и популяционная изменчивость *C. comperei comperei* Orb. настолько значительна, что если не было постепенных переходов между отдельными формами вариационного ряда, то их крайние экземпляры можно было свободно принять за принадлежащими не то что к разным подвидам, но даже к разным видам.

2. Учитывая особенности географической изменчивости *C. comperei comperei*, считаем целесообразным выделить в составе данного подвида две морфы: морфу α – для стройных, тонкостенных, частично сглаженных форм молокишского типа, распространенных на северо-востоке изученной области и морфу β – для более приземистых, толстостенных, хорошо скульптурированных форм кишинёвского типа, распространенных в ее центральной и южной частях. От выделения этих форм в качестве подвидов мы воздерживаемся, поскольку указанные изменения являются, скорее всего, не наследственными, а результатом приспособления к определенным условиям среды.

3. При изучении изменчивости количественных показателей отдельных видов и подвидов следует очень осторожно применять «подвидовой критерий 1,28», так как без внимательного изучения их скульптуры, фациальной приуроченности и особенностей вертикального и географического распространения формы, принадлежащие к одному и тому подвиду, могут быть отнесены к разным подвидам и наоборот. Дело в том, что такие признаки, как отдельные черты скульптуры, а также географическое и вертикальное распространение не поддаются измерениям и не могут быть учтены в «критерии 1,28».

4. При разработке систематики сарматских церитов должны учитываться, по мере возможности, все признаки, однако для установления значения каждого из них следует очень тщательно изучать их изменчивость.

Литература:

1. Ильина Л.Б., Невеская Л.А., Парамонова Н.П. *Закономерности развития моллюсков в опреснённых бассейнах неогена Евразии (поздний миоцен – ранний плиоцен)*. Москва, издательство «Наука», 1976. Стр. 1-288.
2. Лунгу А.Н. *Местонахождения гиппарионовой фауны среднего сармата Молдавии и условия их образования*. В сб. «Вопросы палеонтологии и стратиграфии верхнего мела и неогена южных окраин Русской платформы». Вып. 1. Кишинёв, издательство «Картя Молдовеняскэ», 1971. Стр. 185-210.
3. Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. *Методы и принципы зоологической систематики*. Москва, издательство «Иностранная литература», 1956. Стр. 1-352.
4. Пламадяла Г.С.. *Особенности вертикального распространения церитов в сарматских отложениях Молдавии*. В сб. «Вопросы палеонтологии и стратиграфии верхнего мела и неогена южных окраин Русской платформы». Вып. 1. Кишинёв, издательство «Картя Молдовеняскэ», 1971. Стр. 105-110.
5. Пламадяла Г.С.. *Систематический состав сарматских Cerithiidae Молдавии*. В сб. «Палеонтология и стратиграфия мезокайнозоя южных окраин Русской платформы». Кишинёв, издательство «Штиинца», 1973. Стр. 19-32.
6. Саянов В.С., Макареску В.С. *Среднесарматское время*. В кн. «Палеогеография Молдвии». Кишинёв, издательство «Картя Молдовеняскэ», 1965. Стр. 110-115.