

LIBRARY
LOS ANGELES COUNTY MUSEUM
EXPOSITION PARK

O. V. AMITROV

O. B. АМИТРОВ

О ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ У НОВОГО ВИДА ТРОХИД

В карьере на левом берегу р. Збруч, возле г. Сатанова Хмельницкой области УССР, на силурийских известняках залегает маломощная толща песков и глин, содержащая богатый комплекс верхнетортонской морской фауны. Помимо широко распространенных видов, здесь встречаются более редкие формы. В массовом количестве присутствуют крупные *Gibbula* прекрасной сохранности, с прижизненной окраской, отнесенные нами к новому виду. При хорошей изученности тортонских отложений Западной Украины и их фауны кажется удивительным, что этот вид не был обнаружен ранее. Но он, по-видимому, не встречается ни в одном из классических местонахождений, указанных в работах Э. Эйхвальда (1850; Eichwald, 1853), Ф. Дюбуа де Монпере (Dubois de Montperre, 1831), А. Анджейовского (Andrzejowski, 1833), В. Фридберга (Friedberg, 1911—1928) и других палеонтологов; из окрестностей же г. Сатанова тортонская фауна ими не была описана.

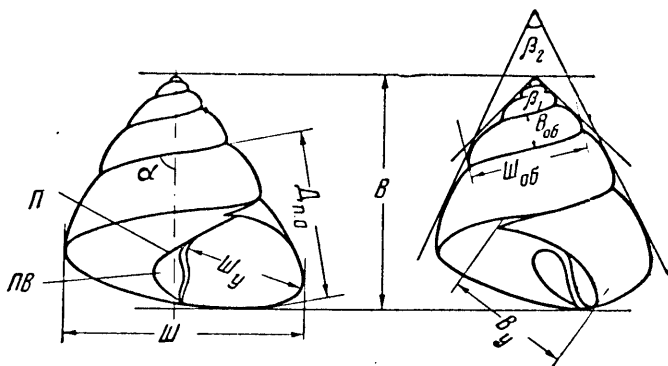
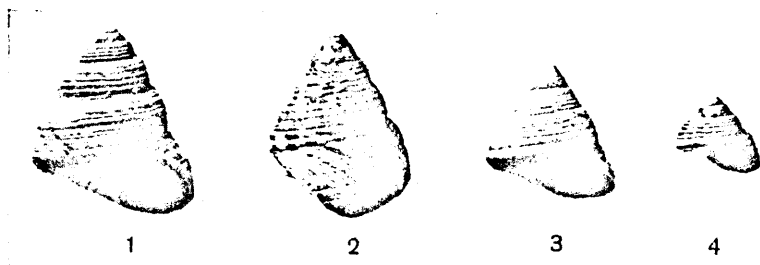


Рис. 1. Общая морфология раковины *Gibbula*: В — высота раковины; Ш — ширина раковины; Дп.о — длина последнего оборота; В_у — высота устья; Ш_у — ширина устья; В_{об} — высота оборота; Ш_{об} — ширина оборота; ПВ — пупковая воронка; П — пупочное отверстие; α — шовный угол; β₁ — апикальный угол; β₂ — угол нарастания последнего оборота

Новый вид оказался благоприятным объектом для изучения возрастной изменчивости; на нашем материале видно, что многие признаки, меняясь в зависимости от размеров раковины, обнаруживают между собой корреляцию. При этом, хотя развитие каждого признака, безусловно, регулируется потребностями организмов и естественным отбором, для объяснения корреляции между признаками не всегда надо искать особые биологические причины, так как иногда признаки просто не могут не коррелировать в силу самой геометрии раковины.

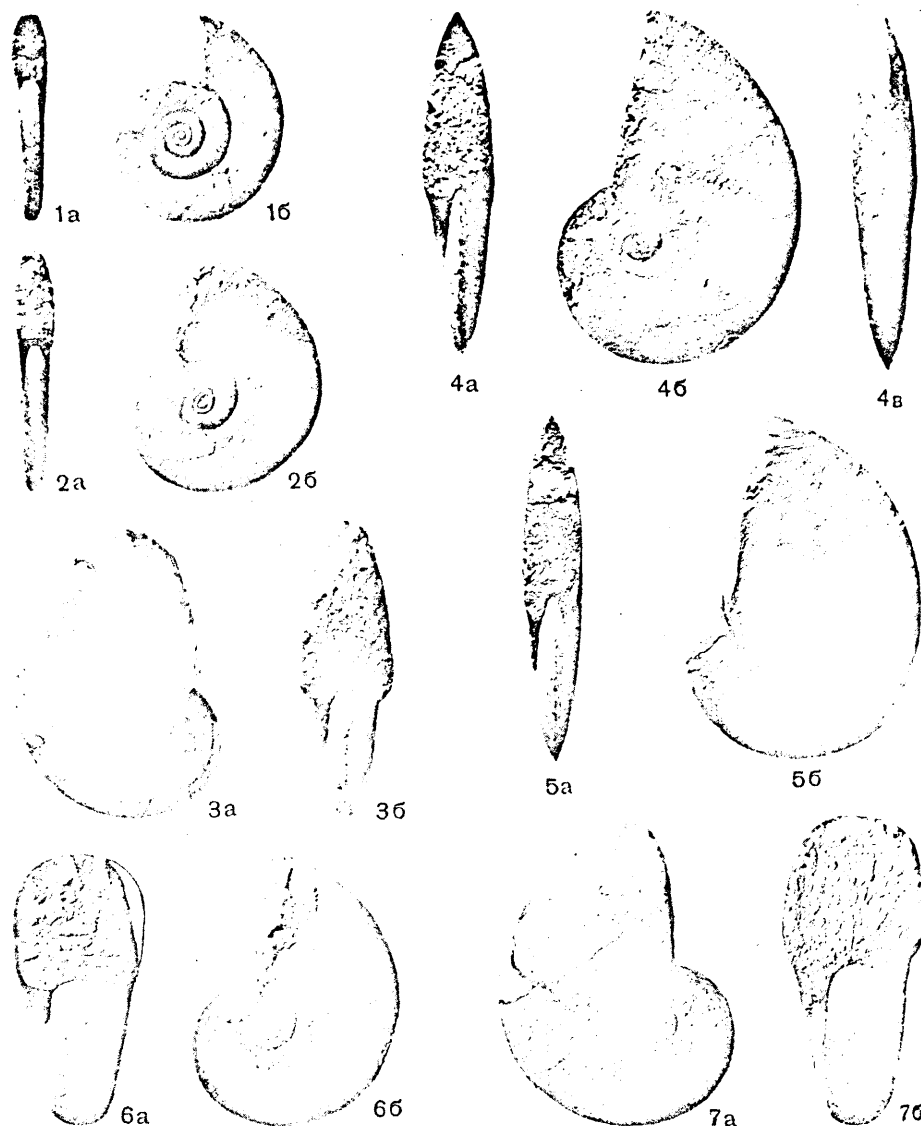
При описании вида мы пользуемся общепринятой терминологией, внося лишь некоторые дополнения, связанные со спецификой данн



Фиг. 1—4. *Gibbula sytovae* sp. nov.: 1 — голотип № 1467/500, вид со стороны устья (1,1); 2 — экз. № 1467/501, вид со стороны, противоположной устью ($\times 1,3$); снято опыления, чтобы показать полосатую окраску раковины; 3 — экз. № 1467/502, вид со стороны устья ($\times 1,4$); 4 — экз. № 1467/503, вид со стороны устья, молодой экземп- ($\times 1,4$); Хмельницкая обл., окрестности г. Сатапова; верхний тортон.

К статье Ф. А. Журавлевой





Объяснение к таблице VII

Во всех случаях, кроме фиг. 3, увеличение 1.

Фиг. 1. *Gyroceratites* (*Gyroceratites*) *glaber* sp. nov.; голотип № 1869/7: 1а — с вентральной стороны; 1б — с боковой стороны; восточный склон Северного Урала, р. Кама; эйфельский ярус.

Фиг. 2. *Laganites tenuis* gen. et sp. nov.; голотип № 1869/9: 2а — с вентральной стороны; 2б — с боковой стороны; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 3. *Parentites praecursor* gen. et sp. nov.; голотип № 1869/13 ($\times 1,5$): 3а — с боковой стороны; 3б — с вентральной стороны; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 4—5. *Augurites mirandus* gen. et sp. nov.; 4 — голотип № 1869/10: 4а — вентральная сторона; 4б — боковая сторона; 4в — дорсальная сторона; 5 — паратип № 1869/1: 5а — с вентральной стороны; 5б — с боковой стороны; местонахождение и возраст те же.

Фиг. 6. *Latanarcestes kakvensis* sp. nov.; 6 — паратип № 1869/22: 6а — с вентральной стороны; 6б — с боковой стороны; 7 — голотип № 1869/20: 7а — с боковой стороны; 7б — с вентральной стороны; местонахождение и возраст те же.

пы гастропод. Например, у раковин в форме конуса с выпуклой об-
 оющей, помимо апикального угла, важно измерять угол нараста-
 последнего оборота. Для пояснения приводится рис. 1.

СЕМЕЙСТВО TROCHIDAE ORBIGNY, 1837

Род *Gibbula* Leach in Risso, 1826

иповой вид — *Trochus tagus* Linné, 1766; современный; Средне-
 море, Атлантический океан.

и агноз. Раковина более или менее высокая, коническая или ку-
 видная, с умеренно высокими оборотами; основание умеренно-
 крое, устье округленно-четыреугольное, с несплошной перистой.
 ренная губа с узким отворотом. Пупок глубокий, ограничен спи-
 ным ребрышком. Раковины обычно со спиральной скульптурой,
 да с бугорками, редко гладкие.

идовой состав. Род содержит несколько сотен видов; существ-
 с верхнего мела поныне.

равнение. От широко распространенного рода *Calliostoma* Swain-
 данный род отличается главным образом строением мягкого тела и
 лы; раковины у *Gibbula* отличаются присутствием ясно выраженно-
 лпка (у *Calliostoma* он очень узкий или отсутствует) и большей ок-
 енностью оборотов, в том числе последнего, который у *Calliostoma*
 а образует резкий киль. От родов *Monodonta* Lamarck и *Oxvsteler-*
pri описываемый род отличается отсутствием умбонального каллуса
 ьшей высотой раковин.

Gibbula sytovae Amitrov, sp. nov.

олотип ПИН, № 1467/500; СССР, Хмельницкая обл., окрестно-
 Сатанова, р. Збруч; средний миоцен, верхний тортон¹.

и агноз. Раковины высотой до 27 мм, в форме конуса со слабо вы-
 ой образующей. Оборотов до семи-восьми, они тоже слабо выпук-
 Основание отделено ясным перегибом. Четко обособлена пупковая
 ка; пупок довольно узкий. Устье округленно-ромбическое. Скульп-
 оборотов в виде неоднородных спиральных ребер; на основании —
 ь — восемь плоских ребер. Окраска в виде красных и белых непра-
 ю изломанных осевых полос.

писание. Крупные раковины, высотой 23—27 мм, отношение вы-
 к ширине 117—123%. Апикальный угол меняется от 63 до 92°, но
 чем у 2/3 экземпляров он составляет 74—85°. Его изменчивость в
 ие от изменчивости угла нарастания не коррелирована с размера-
 раковин.

ротоконх ни у одной из крупных раковин не сохранился. На мелких
 плярах видно, что первые два оборота — гладкие, формой мало от-
 отся от остальных; в начале третьего оборота, при диаметре около
 м, появляются скульптура и характерный рисунок. Резкой границы
 у протоконхом и постэмбриональной раковинной нет.

ороты в целом слабо выпуклые, но форма их у разных экземпляров
 рует. Выпуклость либо равномерна, либо обороты в нижней части
 плоские, а под швом имеют более или менее четко обособленную
 овную площадку. Шов ясно выражен, несмотря на маскирующую
 спиральную скульптуру. Шовный угол около 80°. Отношение высоты
 та к ширине 35—40%. Длина последнего оборота у крупных рако-
 оставляет 66—74% высоты раковины. Верхняя часть последнего
 та по форме не отличается от остальных оборотов. Основание по-

вид назван именем палеонтолога В. А. Сытовой.

чти плоское. У многих крупных раковин последний оборот «сползает», продолжение перегиба, отделяющего основание, оказывается под швом. Резкий перегиб отделяет пупковую воронку. Пупок узкий, но заметный, истинный.

Устье имеет форму четырехугольника, стороны которого лежат не одной плоскости. Верхний угол образован наружной губой и верхней частью внутренней губы, имеющей вид очень слабого (иногда совсем отсутствующего) наплыва на продолжении основания, так как каждый оборот «пристраивается» к предыдущему, почти или совсем не отлагая в границе с ним дополнительного известкового слоя (это хорошо видно в осевых шлифовках). От пупочного отверстия, возле которого образуется второй угол устья, вниз до периферии пупковой воронки внутренняя губа продолжается в виде приподнятой складочки, отделяющей воронку от устья; складочка имеет слабую выпуклость в сторону устья. Третий угол — внизу, на перегибе между пупковой воронкой и основанием. Четвертый угол (на периферии основания) у крупных раковин сильно сглажен, так как у них сглажен и сам перегиб, отделяющий основание. Отношение высоты устья к его ширине у большинства раковин составляет 112—120%.

На первых постэмбриональных оборотах возникают шесть — девять спиральных ребер, вначале более или менее однородных; ширина ребер примерно равна ширине межреберного промежутка. На более поздних оборотах характер ребер сильно варьирует у разных экземпляров. Обычно ребра разной ширины, плоские, лентовидные, причем верхний край ребра образует четкий уступчик, а нижний — расплывчатый, так что верхность оборота как бы ступенчатая, но это хорошо видно лишь вооруженным глазом. В межреберных промежутках, которые на последних оборотах обычно шире ребер, часто возникает по одному или по несколько ребрышек второго порядка; у крупных раковин возле устья они иногда становятся довольно резкими, но всегда значительно слабее ребер первого порядка. У некоторых экземпляров отдельные ребра первого порядка раздваиваются. Крупное ребро, иногда разрезанное несколькими раздвигами, проходит по перегибу, отделяющему основание. На основании ребра еще более уплощенные, чем на остальной поверхности раковины, они разделены узкими промежутками. Обычно ширина ребер постепенно уменьшается от периферии основания к пупковой воронке, но иногда этот порядок нарушается. Часто в межреберных промежутках возникает по одному тонкому ребрышку второго порядка.

В таблице измерений приводятся данные наиболее важных изменений для нескольких крупных экземпляров и нескольких относительно мелких; при этом видно, что $V:Ш$, $D_{п.о}:V$, $V_y:V$ и угол нарастают к последнему обороту, меняются в зависимости от размеров раковины. Такие же соотношения и апикальный угол не обнаруживают определенной изменчивости.

Объяснение к таблице VI

К статье Ф. А. Журавлевой

Фиг. 1. *Eridites astrovae* sp. nov.; голотип № 1793/5, продольный дорсовентральный разрез раковины через сифон ($\times 1$); Подолия, р. Днестр; силур, малиновецкий горизонт.

Фиг. 2—4. *Paroocerina podolskensis* sp. nov.; 2 — голотип № 1793/1 ($\times 1$); 2а — латеральная сторона; 2б — вентральная сторона, виден синус воронки; 3 — паратип № 1793/2, продольный дорсовентральный разрез раковины через сифон ($\times 1$); 4 — паратип № 1793/4, продольный разрез сифона с вентральной стороны ($\times 1,5$); Подолия, р. Члава; силур, чортковский горизонт.

Фиг. 5. *Dnestroceras incertum* sp. nov.; голотип № 1793/10; 5а — поверхность скульптура ($\times 6$); 5б, 5в — продольный дорсовентральный разрез одного и того же экземпляра ($\times 1$); Подолия, р. Серет; силур, чортковский горизонт.

№ экз.	В	Ш	В : Ш	Д _{п.о}	Д _{п.о} : В	В _у	Ш _у	В _у : Ш _у	В _у : В	В _у : Ш	Апикаль- ный угол	Угол на- растания
1467/499	27,2	22,7	120	18,4	68	15,5	12,5	124	57	68	82	49
1467/498	26,8	21,8	123	18,9	71	14,7	13,3	110	55	68	74	53
Голотип												
1467/500	25,6	21,4	120	18,0	70	15,3	12,6	121	60	72	90	57
1467/501	24,0	19,8	121	16,2	68	13,1	11,9	110	55	66	77	54
1467/502	18,0	17,0	106	13,1	73	11,3	9,4	120	63	67	66	60
1467/497	10,6	11,3	94	8,5	80	7,6	6,3	120	72	67	85	82
1467/503	10,3	11,2	92	8,0	78	7,5	6,6	114	73	66	91	85

Примечание. Линейные величины даны в миллиметрах, отношения — в процентах, углы в градусах.

Анализ возрастной изменчивости. Термин «возрастная изменчивость» применяется здесь несколько условно, для краткости; точнее было бы говорить об «изменчивости признаков в зависимости от размеров раковины», так как мы не знаем, насколько велика степень корреляции между возрастом особи и размерами раковины.

На наших графиках для сравнения приводятся данные и по *Gibbula zukowcense* (Andrzejowski) — виду, встречаемому в небольшом количестве экземпляров вместе с *Gibbula tovae*.

Как видно на графиках (рис. 3—10), некоторые пары признаков у *G. syrovat* дают высокую степень корреляции (мы не касаемся здесь корреляции между линейными величинами — В и Ш, В и В_у и т. д.: зависимость между ними в целом близка к прямо пропорциональной; исследуя изменения соотношений этих признаков, мы фактически изучаем отклонения от пропорциональности). В некоторых случаях сразу понятно, что корреляция объясняется простой формой раковины. Например, у раковин в форме конуса с выпуклой образующей высота, естественно, растет быстрее, чем ширина, т. е. В : Ш увеличивается с возрастанием В, а угол нарастания с ростом раковины уменьшается. Но для других признаков математическая необходимость корреляции не так очевидна. Чтобы выявить ее, отвлечемся на время от фактического материала и рассмотрим максимально упрощенную модель раковины (рис. 2). На этой схеме отрезок ОА — высота раковины, ВС — ширина, АА₁ и АС можно считать соответственно высотой и шириной устья, А₁А₂ и В₁С₁ — высотой и шириной какого-то оборота, АА₂ — длиной последнего оборота. При этом отношение высоты оборота к его ширине принимается за постоянное (на нашем материале это допустить можно, так как если В_{об} : Ш_{об} и меняется с ростом раковины, то эта изменчивость очень слабая и замаскирована изменчивостью «неопределенной»). Таким образом:

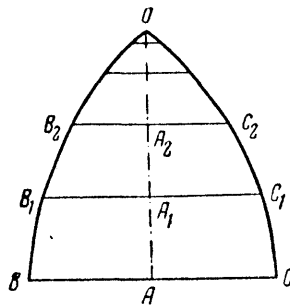


Рис. 2. Максимально упрощенная схема раковины

$$\begin{cases} \frac{OA}{BC} > \frac{OA_1}{B_1C_1} \\ \frac{AA_1}{BC} = \frac{A_1A_2}{B_1C_1} \end{cases}$$

сюда:

$$\frac{AA_1}{OA} < \frac{A_1A_2}{OA_1}, \text{ т. е. } В_у : В \text{ уменьшается с увеличением } В.$$

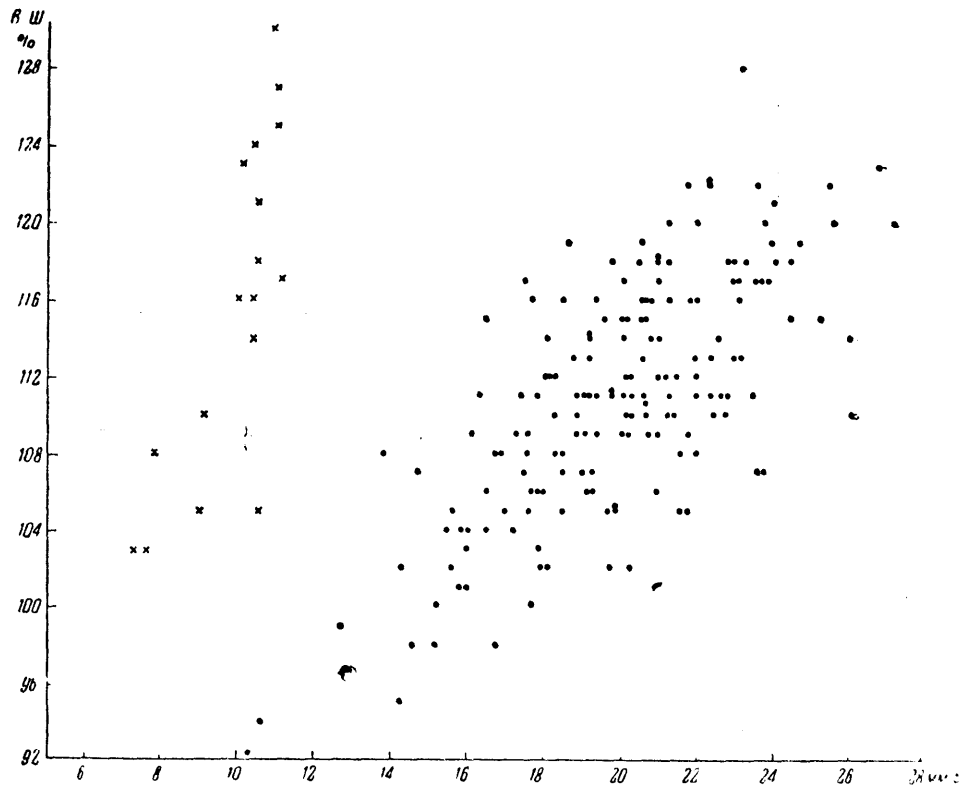


Рис. 3. Зависимость между $B : Ш$ и L у *Gibbula sylvatica* и *Gibbula zukowcense*. Здесь и в последующих графиках (рис. 4—9) вид *Gibbula sylvatica* показан точкой, *Gibbula zukowcense* — крестиком

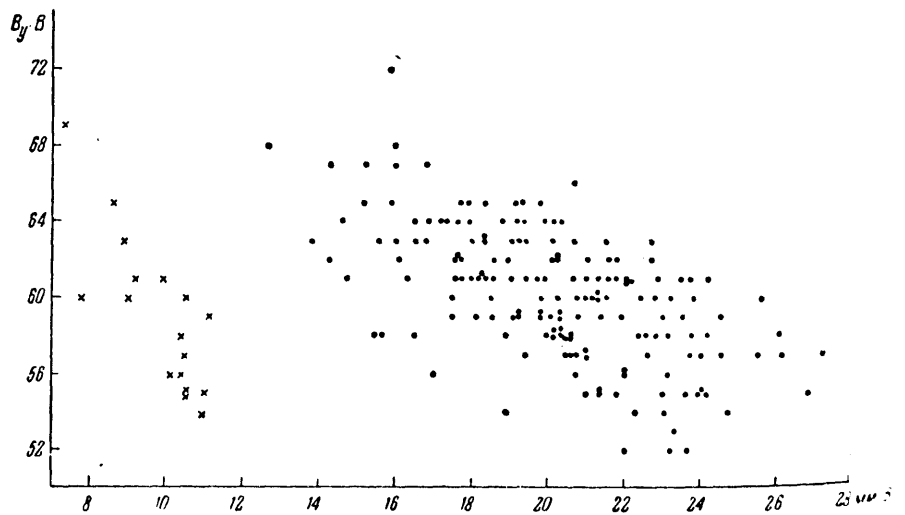


Рис. 4. Зависимость между $B_y : B$ и L

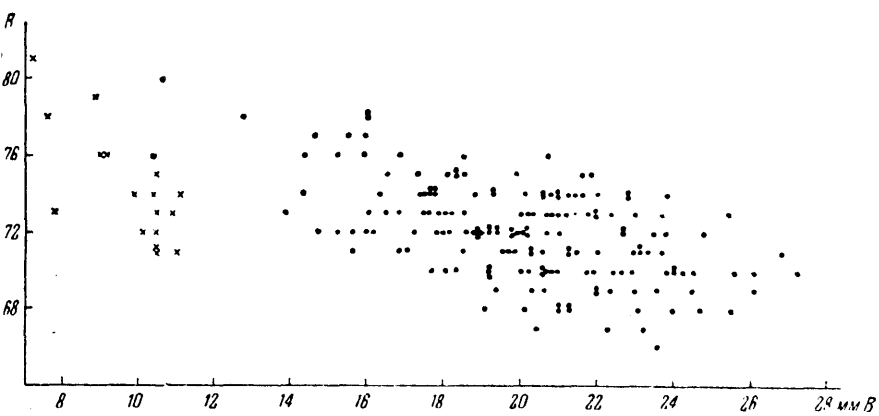


Рис. 5. Зависимость между $D_{п.о.}$: В и В

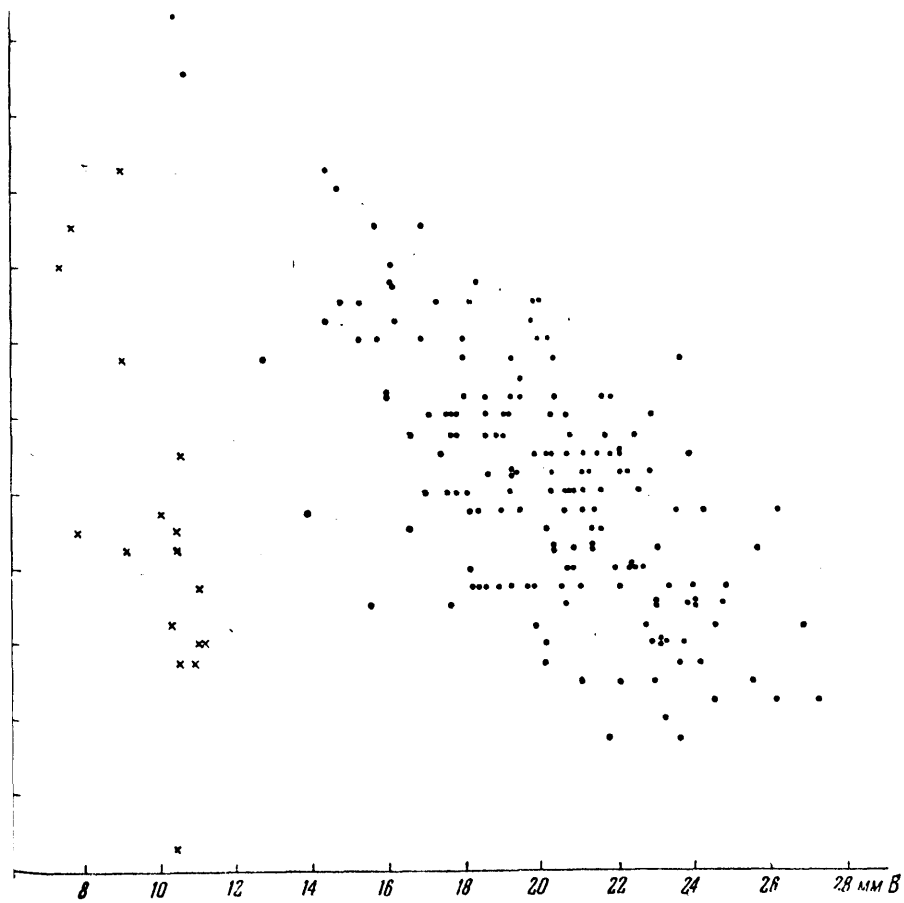
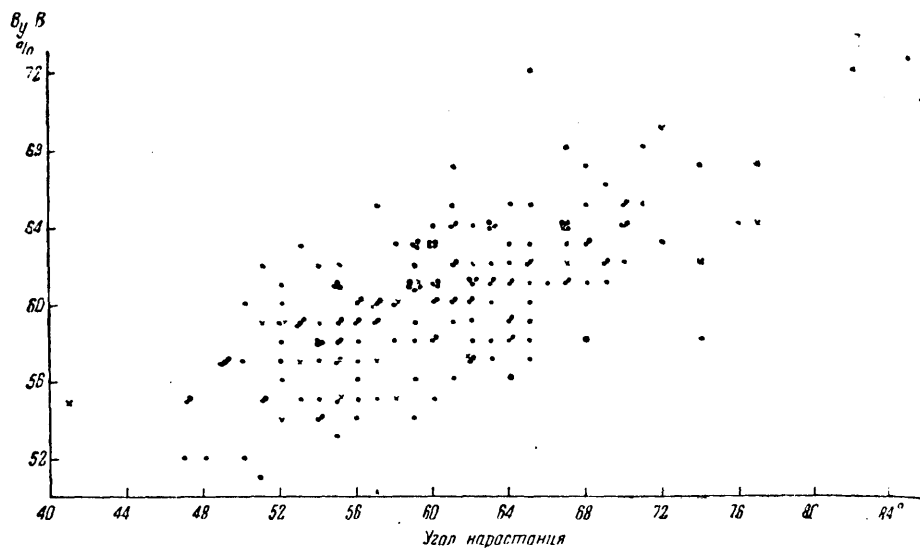
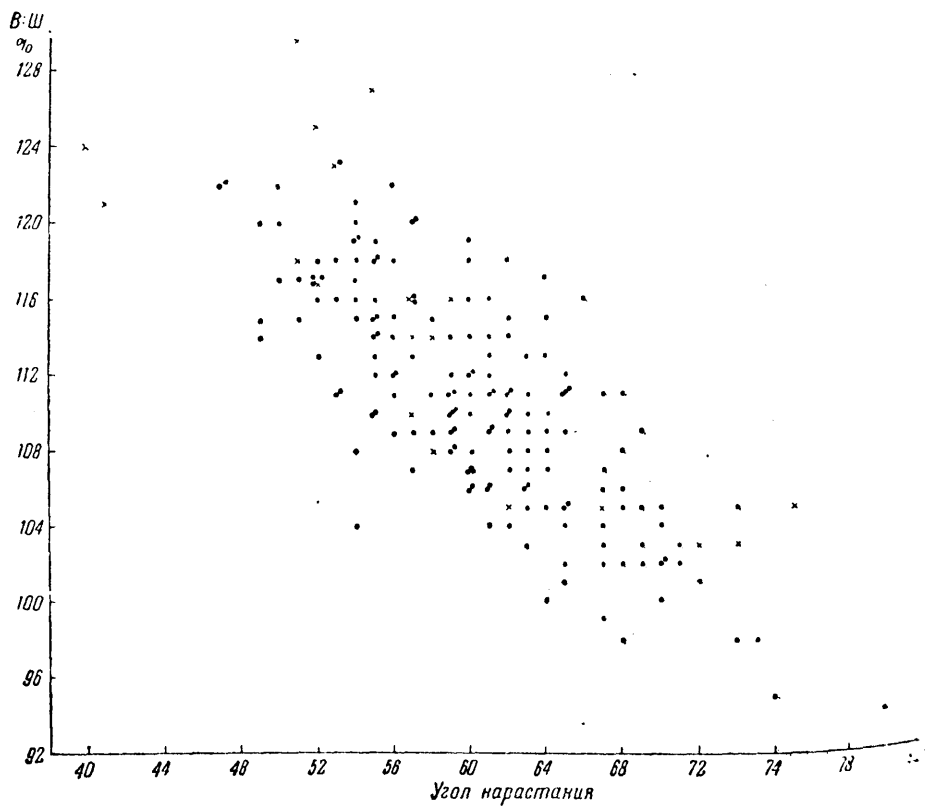


Рис. 6. Зависимость между углом нарастания и В

Рис. 7. Зависимость между углом нарастания и $V_y : V$ Рис. 8. Зависимость между углом нарастания и $V : Ш$

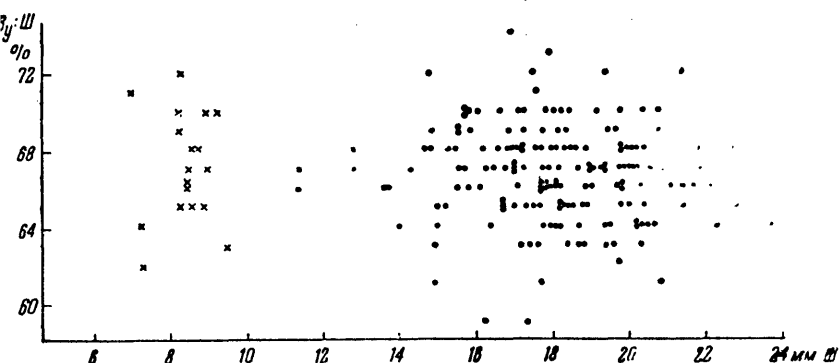


Рис. 9. Зависимость между $V_y : Ш$ и $Ш$

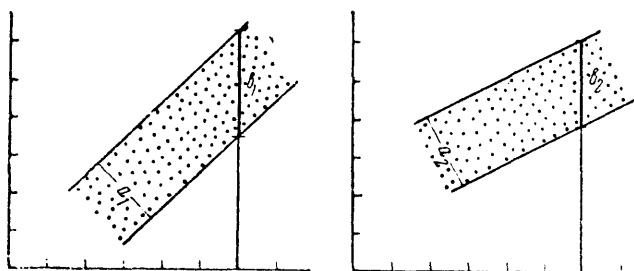


Рис. 10. Зависимость амплитуды (b) изменчивости признака при данном размере раковины от степени возрастной изменчивости в случае одинаковой фактической амплитуды «неопределенной» изменчивости ($a_1 = a_2$): по осям абсцисс откладываются размеры раковины, по осям ординат — значения какого-то признака

Подобным же образом можно доказать, что с увеличением высоты уменьшается отношение к ней длины последнего оборота. В то же время другие признаки, например $V_y : Ш$, по этой схеме с ростом раковины не меняются. Но если и $Ш : V$, и $V_y : V$, и $D_{п.о} : V$, и угол нарастания уменьшаются с увеличением высоты раковины, то значит уменьшение (или увеличение) одной из этих четырех величин всегда связано с уменьшением (или увеличением) трех остальных².

Эти закономерности, выведенные на самой грубой схеме, без учета определенной изменчивости, тем не менее хорошо подтверждаются на фактическом материале.

С возрастанием V : а) возрастает $V : Ш$ (рис. 3), коэффициент корреляции $r = 87\%$; б) понижается $V_y : V$ (рис. 4); в) понижается $D_{п.о} : V$ (рис. 5), $r = -62\%$; г) понижается угол нарастания (рис. 6), $r = -64\%$.

С возрастанием угла нарастания: а) возрастает $V_y : V$ (рис. 7), $r = 70\%$; б) понижается $V : Ш$ (рис. 8), $r = -80\%$.

С возрастанием $Ш$ практически не меняется $V_y : Ш$ (рис. 9).

Таким образом, изменения всех признаков объясняются лишь вынужденно образующей конуса при неизменном $V_{об} : Ш_{об}$. Математически можно доказать, что при постоянном шовном угле отношение высоты

² Для упрощения рассуждений мы заменили вычислявшуюся величину $V : Ш$ на такую ей $Ш : V$, которая, естественно, уменьшается с возрастанием $V : Ш$ и наоборот.

оборота к его ширине должно несколько возрастать с уменьшением угла нарастания. Это действительно видно на некоторых трохидах, у которых «неопределенная» изменчивость не слишком маскирует возрастную изменчивость. Речь здесь идет о фактически измеряемой высоте оборота, которая на нашей схеме (рис. 3) скорее соответствует $V_1V_2 (= C_1C_2)VV_1 (= CC_1)$, чем A_1A_2 и AA_1 , а значит отношение к ширине оборота отрезков A_1A_2 и AA_1 будет возрастать еще быстрее. Это тормозит уменьшение $V_y : V$ и $D_{п.о} : V$, но именно характер изменения этих признаков промеренных нами трохид, церитинд и насид показывает, что небольшое увеличение $V_{ос} : Ш_{об}$ не нарушает указанных закономерностей.

Мы не будем специально разбирать вопрос о «неопределенной» изменчивости, которая не зависит от размеров раковин, но, очевидно, связана с возрастной изменчивостью. Так, если у двух видов фактическая амплитуда изменчивости признака одинакова ($a_1 = a_2$, рис. 10), но у одного из видов возрастная изменчивость больше, то формально амплитуда изменчивости данного признака при определенных размерах раковин у него тоже будет больше ($b_1 > b_2$).

Сравнение. Описываемый вид похож на упомянутую *Gibbula zukowcense* (Andrz.): раковины *G. sytovaе* имеют такой же апикальный угол, а взрослые *G. sytovaе* — такой же угол нарастания последнего оборота и те же соотношения $V : Ш$, $V_y : V$ и другие, как у взрослых *G. zukowcense*, хотя максимальные размеры у *G. sytovaе* вдвое больше. Знак раковины двух видов по форме математически подобны, и их отличия в большей кривизне образующей конуса и большей скорости изменения угла нарастания у *G. zukowcense* (соответственно и остальные признаки изменяются быстрее). Таким образом, юные *G. sytovaе*, соответствующие по размерам взрослым *G. zukowcense*, отличаются от взрослых *G. sytovaе* размерами, и формой, а взрослые раковины двух видов отличаются размерами, имея сходную форму. Возможность таких «парадоксов» не учитывают, особенно при наличии небольшого материала, который трудно подвергнуть статистической обработке. У взрослых экземпляров *zukowcense*, как и у *G. sytovaе*, «сползает» последний оборот; даже окантовка раковин у данных видов сходная. Основные различия, помимо размеров, следующие: 1) пупочное отверстие у *G. zukowcense* значительно больше, чем у *G. sytovaе*, или отсутствует; 2) если отверстие и есть, оно связано непосредственно с основанием, пупковой воронки нет; 3) нижняя перистомы у *G. zukowcense* утолщена и развернута перламутровым цветом вперед.

Эти отличия на первый взгляд кажутся настолько большими, что возникает сомнение, принадлежат ли виды к одному роду. У Фриша *G. zukowcense* относится к роду *Calliostoma*, т. е. к другому подсемейству. Но трудно допустить, что эти виды настолько далеки, так как: 1) юные лодые экземпляры (менее 10 мм высотой) очень похожи; у *G. sytovaе* в этих размерах пупковая воронка почти не выражена; 2) хотя пупочное отверстие у *G. zukowcense* почти нет, на осевых шлифовках видно, что столбик у них полый, имеется извилистый истинный пупок, такой как у *G. sytovaе*.

Все миоценовые *Gibbula* Юга СССР, сколько-нибудь напоминающие формой раковины *G. sytovaе*, имеют значительно меньшие размеры, с исключением *G. bichi* (Dub.), резко отличающейся по скульптуре. Миоценовых видов Западной Европы *G. sytovaе* больше всего напоминает *G. subscalata* (Boettger), но размеры этого и других сходных видов в крайнем мере в шесть раз меньше.

Геологическое и географическое распространение. Описанный вид встречен только в отложениях верхнего тортона в г. Сатанова Хмельницкой обл. УССР.

Материал. Более 200 раковин хорошей сохранности.

* * *

заключение можно сделать некоторые замечания об экологии фауны Сатановского местонахождения. Оно находится в полосе верхнеторных прибрежных песков, к которой приурочены классические местонахождения в Подгорцах, Старом Почаеве, Шушковцах, Варовцах и других местах, и в целом комплексе фауны в Сатанове тот же. Присутствие характер захоронения *Ostrea digitalina* Dub., *Chlamys elegans* (Andrz.), *oides columbella* (Lam.), *Lucina borealis* (L.), шестилучевых кораллов и т. д. говорит о мелководности бассейна (глубина не более 10 м), шей аэрации, о солености, близкой к нормальной; грунт был илистым, но иногда становился более илистым, о чем говорят глинисто-илитистые прослойки с *Turritella pythagoraica* Hilb., *Argorhais pes-pele-alatus* (Eichw.) и др. Для данного местонахождения характерны те смены фауны по простиранию и по разрезу, хотя длина обнажения около 1 км, а мощность тортонских отложений не превышает 6 м. На отдельных участках вдруг начинает резко преобладать *Chione cinctaw.*), или *Barbatia barbatia* (L.), или *Bittium deforme* (Eichw.). Описанный вид *Gibbula sytovaе* в массовом количестве встречен в нижней части обнажения, а выше на протяжении нескольких метров мы не нашли ни одного экземпляра этого вида. Это говорит о изменчивом ландшафте морского дна, что характерно для небольших мелководных участков.

Кроме нового вида *G. sytovaе*, в данном обнажении встречена в большом количестве экземпляров редкая форма *Clanculus araconis tuberculatus* w.), а также присутствует *Clanculus granifer* (Doderlein) — вид, который несколько нам известно, не был описан с Западной Украины. В трохид и *Bittium deforme* (Eichw.) указывает на наличие богатой и разнообразной растительности. Присутствие нового и редких видов говорит о своеобразии местных условий.

ЛИТЕРАТУРА

- Вальд Э. 1850. Палеонтология России. Новый период. СПб., стр. 1—286.
 Zejowski A. 1833. Coquilles fossiles de Volhynia et de Podolie. Bull. Soc. Sci. Nat. Moscou, t. 6, p. 437—451.
 Deshayes de Montpéroux F. 1831. Conchologie fossile et aperçu géognostique des mollusques du plateau Wolhyni—Podolien. Berlin, p. 1—76.
 Wald E. 1853. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie, vol. 3, Stuttgart, p. 1—534.
 Berg W. 1911—1928. Mieczaki Miocenske ziem Polskich (Mollusca miocenica poloniae), t. 1, Gastropoda. Lwów, Poznań, str. 1—632.

Зоологический институт
 Академии наук СССР

Статья поступила в редакцию
 5 V 1961

Aleo Inst
 Akademia Nauk USSR