

КРЫСТЫНА ПОЖАРЫСКА и АДАМ УРБАНЭК

## ЭВОЛЮЦИЯ *LAGENA SULCATIFORMIS* N. SP. ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА ПОЛЬШИ

**Содержание.** — Предлагаемая работа представляет анализ изменчивости популяции *Lagena sulcatiformis* n. sp. (Foraminifera) разного геологического возраста и задается целью показать изменения, какие происходили в ходе эволюции этого вида в пределах маастрихтского и датского яруса средней Польши.

### ВСТУПЛЕНИЕ

Пробы для исследований были собраны в Казимерже над Вислой и в окрестных местностях: Мэнцмерж, Люцимя, Насилув, Бохотница, Гура Пулавска. Места сбора проб соответствуют преимущественно естественным обнажениям на берегах долины Вислы. Слои, из которых были взяты пробы, геологически точно датированы главным образом благодаря работам по стратиграфии, выполненным В. Пожарыским на основании макрофауны (1938), и К. Пожарыской — на основании микрофауны (1954). Кроме того для исследований добавлен материал, полученный из бурений в Бoryшеве близ Сохачева, где на глубине 198–210 м встречено верхние слои датского яруса (содержащие *Crania tuberculata*)<sup>1</sup>, восполняя таким образом имеющийся профиль, охватывающий более древние геологические горизонты.

В совокупности исследовано пробы четырех стратиграфически определенных горизонтов верхнего мела, относящихся к маастрихтскому и датскому ярусам. Эти пробы, каждая весом кг в 10, взяты из мергелистых прослоев, находящихся в рассматриваемых комплексах пород. Обе пробы из датского яруса взяты из бурения в Пулавской Гуре (нижние слои датского яруса) и в Бoryшеве (верхние слои датского яруса). Горизонты, из которых взяты пробы, разделены слоями отложений следующей мощности: горизонты I и II отделены слоем около 90 м, II и III отделяет слой около 30 м, а III и IV — 100 м.

В отрезке от Казимержа до Пулав долина Вислы прорезывает крайне северную часть средне-польского плато, образуя разрез, представляющий на своих склонах естественные обнажения. Эта часть

<sup>1</sup> По Ф. Броцену (устное сообщение) *C. tuberculata* проходит до палеоцена и следовательно слои эти можно считать уже как палеоцен. Решение вопроса требует однако дополнительных исследований.

плато создана моноклинально залегающими отложениями, падающими по направлению к северу под углом нескольких градусов. Таким образом, в направлении с юга к северу, встречаются выходы все более молодых меловых отложений, среди которых наиболее молодыми являются отложения датского яруса (местное название „сивак“).

Обнажения наиболее древних из имеющихся здесь меловых отложений находятся в юго-западных окрестностях Казимержа. Это мягкие, белые, пачкающие мергели средне-маастрихтского возраста. Они обнажены в окрестностях Мэнцмержа и Люцими. В нескольких километрах далее к северу выступают породы верхнего маастрихта, более молодые, чем мергели Мэнцмержа, а именно серия казимерской „опоки“. Это твердая, пористая порода, устойчивая на выветривание, благодаря кремнеземистой цементации. Среди них встречаются тонкие прослои мергелистых пород.

Далее к северу (4 км от Казимержа) проходит граница между породами маастрихтского и датского яруса. Породы основания датского яруса представлены твердыми известняками и кремнеземисто-известковыми породами (т. наз. гезы). Выступают они вплоть до северной окраины средне-польского плато, где исчезают под четвертичными отложениями. При бурении в Гуре Пулавской среди свиты нижних слоев датского яруса, по местному „сивака“, встречено 5-ти метровый слой мягких мергелей, использованных для микропалеонтологических исследований. Наконец проба из буровой скважины в Борышеве представляет собой известковые глауконитовые пески.

Верхнемеловые породы Польши составляют полный седиментационный цикл, начиная с трансгрессирующих отложений альба и ценомана, кончая осадками маастрихтского и датского ярусов.

Свита „опоки“ и „сивака“ (маастрихтский и датский ярусы), в обнажениях между Казимержем и Пулавами, являются осадками регрессивного моря. Они соответствуют одному последовательному седиментационному циклу. В составе пород обоих этих серий принимают участие все те же составные части, но в различных пропорциях. Вообще можно установить, что среди пород серии „опоки“ проявляется меньшее количество обломочного материала по сравнению с карбонатами кальция, а среди пород „сивака“ — наоборот.

Породы датского яруса окрестностей Борышева, образованные известковыми глауконитовыми песками, представляют собой литоральные осадки, содержащие относительно большое количество обломочного кварца. Вся серия маастрихта и датского ярусов соответствует полностью условиям непрерывной седиментации и лишена стратиграфических пробелов.

Эти породы являются осадками одного морского бассейна, постепенно мелеющего, начиная от максимальной глубины около 1000 м. Характер отложений постепенно меняется, начиная с мелкопелитового до осадков, содержащих все больше примеси терригенного минерального материала. Открытое море превращается в прибрежное с глубиной, не превышающей вероятно 100 м.

## ОПИСАНИЕ

### *Lagena sulcatiformis* n. sp.

Голотип (фиг. 6 а, форма „а”).

Паратипы (фиг. 6 б-г).

Stratum turicum. — Верхний маастрихт (нижний мергелистый слой).

Locus turicus. — Казимерж над Вислой, городская каменоломня.

*Диагноз.* — Раковина каплеобразная, от почти шарообразной до более или менее удлинённой. Апертура круглая, единичная на конце длинной шейки, возвышающейся на верхнем конце раковины, переходя постепенно, без отчетливого разграничения в остальную часть раковины. Скульптура состоит из прямолинейных, продольных ребрышек, доходящих до основания шейки. Нижняя часть раковины закончена коротким, тупым носиком. Мукрон отсутствует.

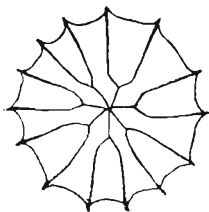
*Материал.* — Около 2000 образцов из маастрихтского и датского яруса, разной сохранности. Для статистического анализа использовано 916 образцов сравнительно хорошей сохранности.

*Морфология.* — Форма однокамерная с известковой, стекловидной раковинной. Стенки раковины очень тонкие. Форма раковины каплеобразная, изменчивая — от почти шарообразной (форма „а”) до более или менее удлинённой (форма „б”). Верхняя часть раковины вытянута в виде тонкой шейки, на конце которой, на незначительном расширении, находится круглая апертура. Длина шейки бывает вдвое больше чем высота раковины. Вообще же шейка сохраняется только в исключительных случаях, подвергаясь, вследствие своей хрупкости, отламыванию. Нижняя часть раковины округленная и оканчивается маленьким, тупым носиком. Поверхность покрыта продольными ребрышками, протягивающимися от нижнего полюса раковины до основания шейки; у удлинённых форм они заходят на шейку. У форм из верхнего маастрихта обыкновенно 12 ребрышек; из низов датского яруса — 10. Ребрышки представлены в виде полос, более широких у основания раковины, но суживающихся и остро заканчивающихся на верху. Промежутки между ребрышками в среднем втрое больше,

чем поверхность раковины, занятая ребрышками. На нижнем полюсе первоначально появляется меньшее количество ребрышек, которые затем разветвляются дихотомически (фиг. 1). Иногда ребрышко разветвляется на большее число ребрышек, иногда же не разветвляется.

Длина раковин (без шейки) колеблется в пределах от 0,64 до 0,10 мм, а ширина — от 0,34 до 0,08 мм.

*Систематическая позиция.* — Этот вид, в высшей степени изменчивый, принадлежит к группе *Lagena sulcata* (Walter & Jacob, 1798). Исследуемые формы отличаются однако от этого вида окончанием нижней части раковины. Кроме того ребрышки *Lagena sulcata* имеют вид округленных валиков, в то время как у *Lagena sulcatiformis* n. sp. снабжены острой гранью. Подобные отличия проявляются во многих других близких видах, отличающихся характером скульптуры, расположением ребрышек, их отношением к шейке и мукрону, строением шейки и тому



Фиг. 1. — Форма ребрышек у нижнего полюса раковины (схема).

подобными признаками. Хотя эти формы нельзя считать тождественными с описанной нами, однако они являются весьма близко филогенетически связанными видами. Поэтому можно было бы, по нашему мнению, говорить о „группе“ *Lagena sulcata*, вместо весьма широко понимаемого вида *Lagena sulcata* s. l.

До сих пор с видом *Lagena sulcata* отождествлялись почти всякие однокамерные, ребристые фораминиферы, описывая многочисленные разновидности. Однако такого рода прием следовало бы считать необоснованным, ибо при столь широком понимании вида *Lagena sulcata* охватывает он, по некоторым авторам, так формы с непрерывными ребрышками, протягивающимися вдоль всей раковины, равно как и формы с ребрышками, обрывающимися на некоторой, определенной высоте, или же — с прерывистыми ребрышками, заканчивающимися у основания шейки, так и продолжающимися на шейке спирально или прямолинейно, формы законченные мукроном, или лишенные последнего. Относились сюда равным образом формы обусторонне симметрические, как и обладающие радиальной симметрией, включая таким образом к виду *Lagena sulcata* не только другие виды, но даже представителей совершенно другого рода (*Entosolenia*).

При современном положении систематики рода *Lagena* кажется необоснованным поддерживать столь широко понимаемый вид. Более правильным следует признать заключение, что в данном случае имеется группа видов, находящихся в весьма близком родстве, из которых только один заслуживает на название *Lagena sulcata* (Walter &

Jacob). Прочие же, вне всякого сомнения, являются особыми видами или даже должны быть исключены из группы *sulcata*.

Судя по описанию и рисункам разных авторов, наша форма вовсе не тождественна с *L. sulcata*, равно как с никаким другим видом в пределах этой группы. Она отличается как и от современных образцов, описанных Бреди по материалам, добытым „Челенджером” (H. V. Brady, 1884), равно как Матесом (H. W. Matthes, 1939). Хотя много видов, описанных этими авторами, близки нашему, тем не менее отождествление их невозможно. Бреди (H. V. Brady, 1884) толковал этот вид чрезвычайно широко, объединяя формы относящиеся, по крайней мере, к двум разным видам. Поэтому кажется наиболее правильным выделить описываемые формы как новый вид. Действительное отношение этого вида к другим в пределах группы *sulcata* можно будет выяснить основываясь на более полном материале.

#### ОПИСАНИЕ КРИВЫХ ИЗМЕНЧИВОСТИ

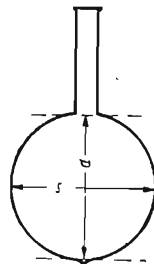
Собранный нами материал *Lagena sulcatiformis* n. sp. анализировался подразделяя его по отдельным стратиграфическим горизонтам. Уже при поверхностном осмотре материала бросается в глаза чрезвычайная изменчивость общих очертаний (изменчивость пропорции), количества ребрышек и формы шейки.

Основным элементом, определяющим внешний вид ляген, повидимому следует считать соотношение между длиной и шириной раковины, так как это соотношение определяет степень „сферичности” или „эллипсоидальности” и этому отношению уделяется больше всего внимания.

Под словом длина подразумевается размер раковины от основания короткого шипа до основания шейки (фиг. 2). Под шириною подразумевается наибольший размер диаметра, измеряемого перпендикулярно к длине и в ее пределах ( $s$ ).

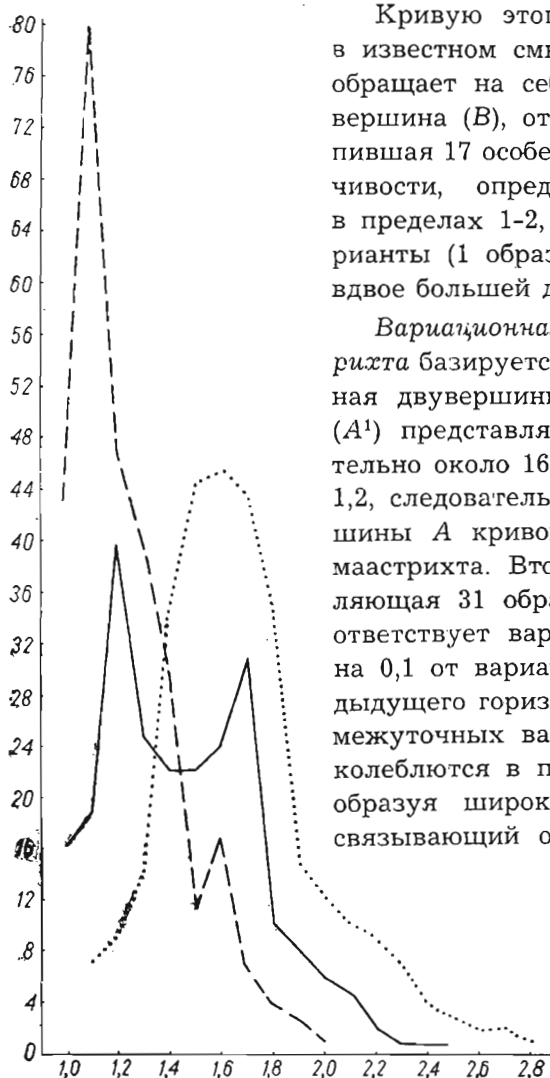
Для каждого горизонта составлена отдельная вариационная кривая отношения: длина/ширина. Ниже будут вкратце рассмотрены составленные таким образом кривые и полученная на их основании процентная кривая, послужившая для их сравнения (фиг. 3, 4, 5).

Вариационная кривая для среднего маастрихта основана на 286 образцах. Это кривая с двумя максимумами (вершинами). Модальная величина ( $A^1$ ), суммирующая 80 особей, составляющих 28,07%, расположена



Фиг. 2. — Схема измерений раковины:  $d$  длина,  $s$  ширина.

весьма асимметрично и соответствует варианту с отношением 1,1. Следовательно, раковины этих образцов почти сферические, с длинной осью, лишь на 0,1 длиннее короткой.



Фиг. 3. — Вариационные кривые отношения длина/ширина раковины для трех горизонтов верхнего мела. Линия прерывистая — средний маастрихт, линия сплошная — верхний маастрихт, линия пунктирная — нижние слои датского яруса.

Кривую этого горизонта можно считать в известном смысле двугорбной, так как обращает на себя внимание незначительная вершина (B), отвечающая варианту 1,6, скопившая 17 особей, т.е. 5,90%. Границы изменчивости, определяемые кривой, остаются в пределах 1-2, иными словами крайние варианты (1 образец) обладают длинной осью вдвое большей длины чем ширина раковины.

Вариационная кривая для верхнего маастрихта базируется на 230 образцах. Это типичная двугорбная кривая. Одна вершина (A<sup>1</sup>) представляющая 40 образцов, следовательно около 16,65%, соответствует варианту 1,2, следовательно отличается на 0,1 от вершины A кривой для образцов из среднего маастрихта. Вторая вершина (B<sup>1</sup>), представляющая 31 образцов, т.е. около 13,40%, соответствует варианту 1,7, отличаясь только на 0,1 от варианта вершины B кривой предыдущего горизонта. Величины частоты промежуточных вариантов между вершинными колеблются в пределах от 9,16% до 10,41% образуя широкий соединительный помост, связывающий обе вершины. Размах изменчивости, охватываемый кривой для горизонта верхнего маастрихта, составляет 1 до 2,5, следовательно стал более широким по отношению к кривой нижнего горизонта

в направлении к более эллипсоидальным формам, которые проявляются в 2,80% до 0,43%, однако круглые формы постоянно выступают в сравнительно значи-

тельном количестве от 6,58% — для форм с индексом 1, до 7,91% — для форм, индекс которых равен 1,1.

Вариационная кривая для нижних слоев датского яруса основана на 300 особях. Это кривая с одной вершиной. Модальная величина представляющая 46 образцов, т.е. около 15,33%, соответствует варианту 1,6. Соседние варианты отличаются только незначительной величиной частоты, а именно вариант 1,5 представляет 18%, вариант 1,7—14,66%. Эта территория вариантов, с наибольшими частотами, представляющих итого почти 45% всех особей, находится в пределах вариантов для вершин *B* и *B*<sup>1</sup> кривых для предыдущих горизонтов.

Пределы изменчивости кривой в дальнейшем возрастают, достигая размаха 1,1 до 2,8. На ряду с почти сферическими особями (1,1), составляющими тут лишь 2,33%, появляются немногочисленные особи, у которых размер длины почти втрое превышает ширину (2,7 с 0,66%, 2,8 с 0,33%).

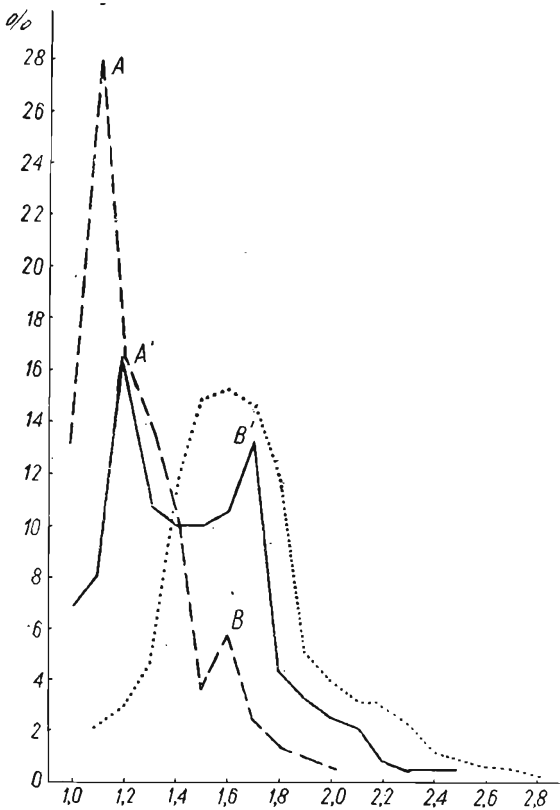
Кривая для верхних слоев датского яруса базируется на 106 образцах; модальная величина, представляющая около 30 особей, отвечает классу 1,5 до 1,6. Это более лептокуртическая кривая (узкая) по сравнению с кривой предыдущего горизонта. Однако распределение изменчивости возможно считать близким кривой для нижних слоев датского яруса. Ввиду сравнительно менее обильного количественно материала, построенная для этого горизонта кривая (см. фиг. 5) имеет большие классы (0,2) чтобы ориентироваться в общей картине изменчивости, независимо от случайных колебаний частоты.

*Сравнение кривых изменчивости индекса: длина/ширина.* — Хотя кривые построены на неодинаковых количествах особей, тем не менее сравнение их является возможным благодаря пересчету на процентные соотношения, выражающие только участие отдельных морфологических типов в популяциях.

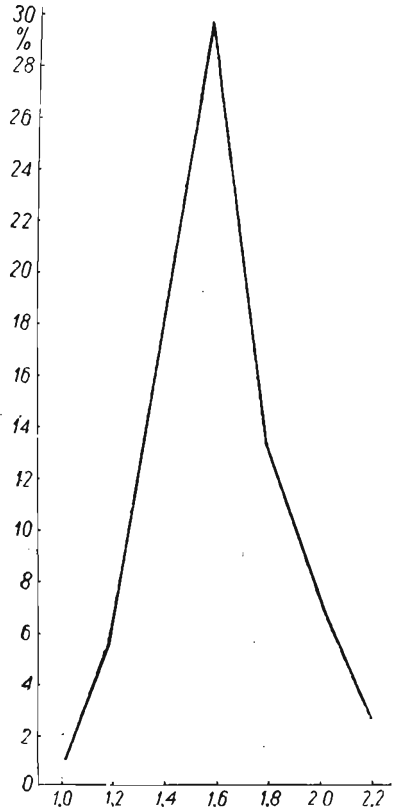
Наиболее заметным моментом является хотя и медленная, но постоянная трансгрессия изменчивости в направлении к удлинению раковины. Благодаря этому, со временем возрастает участие несферических форм в популяции. Процесс этот проявляется двумя явлениями.

Первое — это медленное перемещение модальных величин, представляющих первоначально особи почти сферические, в направлении удлинения раковины. В первом горизонте (самом низком) модальная величина представляет особи с отношением 1,1, во втором горизонте двувершинная кривая в одной вершине — почти сферические особи с отношением 1,2, во второй же — удлинённые с отношением 1,7. Участие отдельных вариантов почти одинаково. Заслуживает внимания незначительное перемещение вершин второй кривой относительно первой, равное так для *A*<sup>1</sup>, как и для *B*<sup>1</sup> — 0,1. Вершина третьей кривой совпадает с вариантом вершины *B* и передвинута на 0,1 по от-

ношению к  $B^1$ . Это перемещение не является существенным, ибо соседние варианты обладают такими же частотами и перемещение находится полностью в пределах погрешности. Но существенными для третьей кривой являются значительные изменения в частоте отдель-



Фиг. 4. — Вариационная кривая в процентах отношения длина/ширина раковины для трех горизонтов верхнего мела (обозначения как на фиг. 3).



Фиг. 5. — Вариационная кривая отношения длина/ширина раковины для верхних слоев датского яруса из Борльшева.

ных вариантов. Частота варианта 1,1 составляющего вершину  $A$  первой кривой равняется 23,07%, во второй кривой — уже только 7,91%, а в третьей — едва 2,33%. Вариант же 1,6 представляющий в первой кривой (вершина  $B$ ) только 5,92% особей, во второй кривой объединяет 10,34%, т.е. почти вдвое больше, а в третьей кривой — 15,33%.

Кроме этого имеет место другое явление, а именно увеличение размаха изменчивости вследствие постепенного появления вариантов с увеличивающимся соотношением: длина/ширина. Таким образом



размах изменчивости увеличивается на право от 2 до 2,8. Например, вариант, имеющий отношение 2,2, в первой кривой совершенно отсутствует, между тем во второй кривой проявляется он в числе двух особей (0,83%), в третьей имеет девять образцов, т.е. 3,00%.

На этом месте стоило бы совокупность этого процесса представить таким образом:

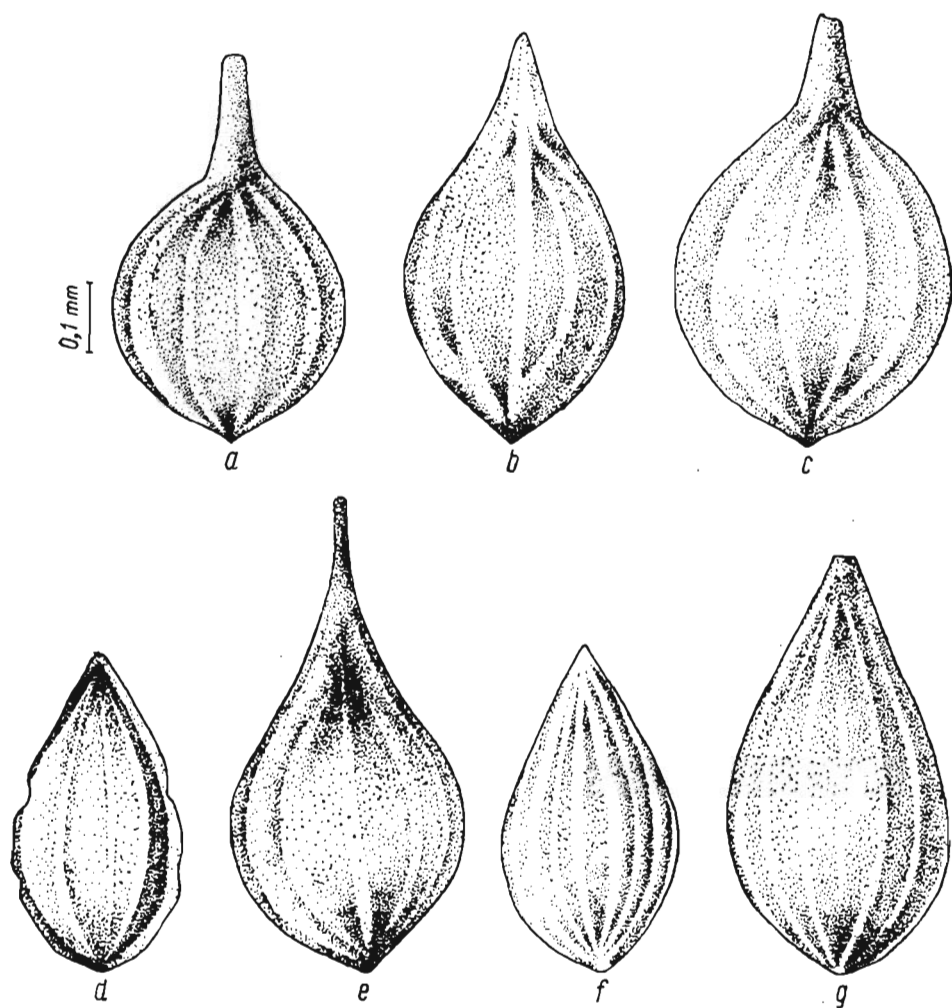
Если размах изменчивости *Lagena sulcatiformis* n. sp. из первого горизонта расчленить на две симметрические половины, причем в одной из них сосредоточиваются особи скорее сферические (1-1,5), а во второй — скорее удлинённые (эллипсоидальные) (1,5-2), то после пересчета частоты вариантов (частоты вариантов 1,5 делаются симметрически пополам), получим, что в первом сегменте первой кривой заключается 87,96%, во втором же лишь 12,04%. В аналогических сегментах второй кривой получим 57,55% и 42,45% а для третьей кривой — 29,15% и 70,85%. Это ясно показывает, что произошли очень глубокие изменения в морфологическом составе популяции, а вместе с тем, по всей вероятности, соответственно и во всей генетической структуре.

*Попытка статистической оценки расхождения кривых.* — Совокупность представленных нами результатов, дающих картину постепенных изменений в составе отдельных морфологических форм в популяции, представляется в достаточной степени правдоподобным и убедительным. Тем не менее произведена попытка оценки статистической достоверности полученных различий. Применялся самый простой метод оценки по средним арифметическим и средним погрешностям.

Удовлетворение условию:  $\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} \geq 3$  (где  $M_1, M_2$  = соответ-

ственные средние арифметические, а  $m_1, m_2$  = соответственные средние погрешностей) является вполне достаточным доказательством, что полученные расхождения не являются случайными. Этим методом произведена была оценка расхождений первой кривой (для среднего маастрихта) и третьей (для нижних слоев датского яруса). (Средние арифметические равны 0,0566 и 0,1203, а средние погрешностей последовательно: 0,0701 и 0,0283). Полученный результат 0,0697 : 0,0754 следует признать весьма неудовлетворительным, ибо он  $< 1$ .

Отсутствие установленной этим методом статистической реальности не имеет, очевидно, абсолютного значения. В данном случае это повидимому является подтверждением факта, что расхожимости по существу незначительны и касаются тонких расхождений в генетическом составе популяции, скорее не достигая нормального уровня



Фиг. 6. — Типичные варианты *Lagena sulcatiformis* n. sp. из отдельных горизонтов: *a, b* образцы из среднего маастрихта (Люцимья), *c, d* образцы из верхнего маастрихта (Казимерж), *e, f* образцы из нижних слоев датского яруса (Гура Пулавска), *g* образец из верхних слоев датского яруса (Борышев). Образцы эти находятся в коллекции Палеозоол. Лаборатории Польской Академии Наук № F/1-7.

систематики. Это, повидимому, проявления весьма далеко продвинутого внутривидового полиморфизма.

#### ИЗМЕНЕНИЯ ОСТАЛЬНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Прилагаемые рисунки, изображающие наиболее частые формы в четырех последовательных горизонтах, обращают вместе с тем внимание на связь между формой и орнаментировкой раковины (фиг. 6).

Формы горизонта 2 имели многочисленные ребрышки. Наиболее частое их число (модальная величина), вычисленное для этого горизонта, составляет 12. По мере удлинения раковины, это число несколько уменьшается, так что модальная величина для популяции из верхних слоев датского яруса равна 10. Помимо числа ребрышек изменяется также их форма. Ребрышки, оканчивающиеся у шарообразных форм почти у самого основания шейки, у удлиненных форм продолжают отчасти и на нижний ей участок. Однако вид раковины повидимому не находится в тесной корреляционной связи с числом ребрышек, что подтверждает факт, что пределы изменчивости числа ребрышек для форм шарообразных и удлиненных одни и те же (от 7 до 17 ребрышек).

#### ИСТОЛКОВАНИЕ КРИВЫХ

Основной картиной, иллюстрируемой кривыми, является постепенная трансгрессия изменчивости, приводящая в конце концов к преобладанию раковин удлиненной формы. Необходимо равным образом разобрать возможные причины, следствием которых могли бы быть такого рода явления, чтобы критическим их разбором подойти к существенным причинам этого в высшей степени интересного явления. Представляются следующие возможности:

1° Весьма возможно, что тут имеем дело с диморфизмом раковин, хорошо изученным у других фораминифер. У ляген, для которых пока он неизвестен, мог бы он выражаться именно в дифференциации на шарообразные и удлиненные раковины. Одни из них отвечали бы мегалосферическим, другие — микросферическим. Так как известны факторы, ведущие к изменению их взаимного процентного отношения (это температурные колебания воды — J. Le Calvez, 1938 — определяющие отношение гамонтов к шизонтам), эта гипотеза кажется весьма правдоподобной. Этим путем могло бы проходить количественное увеличение числа одного типа раковин относительно другого.

2° Не исключается возможность, что вся картина поступающей изменчивости является случайной и обусловленной действием законов тафономии. Шарообразные раковины обладают другими свойствами чем удлиненные и вследствие этого во время транспорта могла бы произойти механическая сортировка. При известных условиях такой процесс может действительно довести к полному разделению раковин одного и другого типа. Подобного рода факты хорошо известны напр. для пластинчатожаберных (R. Richter, 1922) и следует их рассмотреть для фораминифер, ибо могли бы они дать картину близкую описанной.

3° Быть может это есть процесс непрерывного возникновения новых видов, благодаря постепенной трансгрессии модальных величин под влиянием отбора в направлении лучшей приспособленности. Следовало бы предположить, что в связи с изменениями среды, удлиненная форма раковины является приспособительным признаком. Среда индуцирует вариации, из них некоторые являются оптимальными. Последние и закрепляются путем отбора.

4° Кажется равным образом правдоподобным, что *Lagena sulcatiformis* n. sp. была уже в среднем маастрихте сложным видом в генетическом отношении и состояла в пулавском биотопе по меньшей мере из двух „элементарных видов”: шарообразного *a* и удлиненного *b*. Вследствие некоторых изменений среды, или же лучшей приспособительности одного из них, в составе популяции верхнемелового моря средней Польши начинает преобладать в известное время удлиненная форма (*b*), переходя этап количественного равновесия с формой *a*.

Рассмотрим последовательно приведенные возможности.

*Ad 1°*. — Пока до сих пор не были описаны явления диморфизма, или же полиморфизма у однокамерных фораминифер, вызванные метагенезисом. Повидимому рост раковины идет путем ресорбции эмбриональной (начальной) камеры (*proloculum*). Однако не исключается возможность, что метагенез может приводить к некой морфологической дифференциации, даже в пределах рода *Lagena*. Однако неизвестен фактор, вызывающий выделение одной из полиморфных форм в филогенетическом масштабе. До сих пор описаны лишь случаи (Le Calvez, 1938), что среди фораминифер с известным чередованием поколений летом выступают по преимуществу гамонты, а зимой — шизонты. Эмилиани и Эпштейн (С. Emiliani & S. Epstein, 1953) установили даже в плейстоценовых отложениях в Калифорнии, что отдельные слои, как осадки сравнительно коротких промежутков времени, отличаются соотношениями микро- и мегалосферических форм у разных видов фораминифер. Это относится однако к весьма недавно отложенным осадкам и образцам из очень ограниченного отрезка профиля (несколько сантиметров), что может соответствовать промежутку 100 - 300 лет. В более старых отложениях и при больших мощностях, учитываемых при отборе проб, возможные влияния такого рода факторов взаимно бы уничтожались. Это вероятно вызвано меньшей амплитудой сезонных колебаний во время мела и циклическим характером этих изменений вообще. Необходимо подчеркнуть, что тафоценозы<sup>1</sup> и ориктоценозы<sup>2</sup> не дают истинного отображения популяционной изменчивости в данный момент, но являются скорее нечто в роде суммарной изменчивости за относительно довольно продолжительные

Сноски 1 и 2 — см. стр. 125.

промежутки времени. Ввиду этого, по нашему мнению, нет возможности сохранения в ископаемом материале подобного рода проявлений колебаний в полиморфическом составе фораминифер. В конце концов возможность первого рода можно признать несущественной.

Ad 2. — Несомненно, что при исследованиях изменчивости ископаемых животных необходимо учитывать участие тафономических агентов. Эти процессы, таким или иным способом, всегда видоизменяют образ изменчивости. Вопрос состоит лишь в приближенной оценке их значения. Благодаря деятельности морских течений и специфически выборочному действию водного транспорта, состав танатоценоз может установиться совсем искусственно, а вслед за сим и тафоценоз (И. А. Ефремов, 1950). Интересным примером подобного рода явлений есть пластинчатожаберные рода *Муа*, для которых Рихтер (R. Richter, 1922) описал искусственные танатоценозы, состоящие исключительно из левых либо правых створок, отличающихся механическими свойствами. Необходимо подчеркнуть на этом месте однако то обстоятельство, что течения, сортирующие остатки организмов, являются в общем в высшей степени местными, а в связи с этим, относительно изменчивыми. Имея в виду большие мощности, отбираем пробы с эффектами действия течений отчасти либо вполне взаимно уничтожающихся. В рассматриваемом случае как раз это, возможно, и происходит. Укрепить это мнение может факт, что при глубокой скважине в Борышеве возле Сохачева из верхних горизонтов датского яруса получена кривая (фиг. 5) вполне отвечающая кривой данных из Пулав (фиг. 4). Эти отложения различались фациально, образовались в другом районе и нет никакого сомнения, что в обоих случаях отношения течений были совершенно различны. Выявленное здесь совпадение отнюдь не случайное, но зависит от какой то более глубокой закономерности.

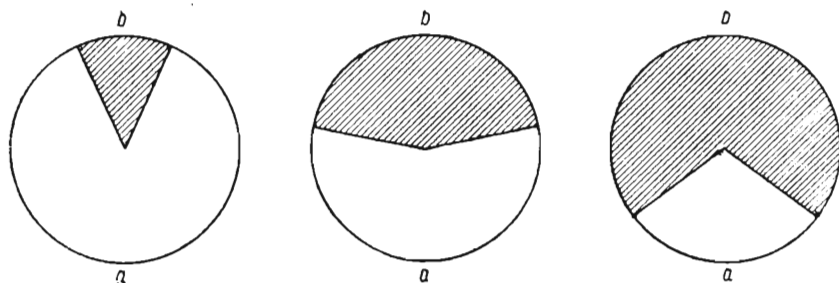
Ad 3. — Мнение, что это явление есть процесс возникновения вида благодаря непрерывной изменчивости, индуцируемой средой, весьма правдоподобно и заманчиво. Однако масштаб получаемого расхождения вариантов несомненно чересчур незначителен, особенно, если принять во внимание, что среди фораминифер имеются весьма полиморфные виды. Таким образом можно было бы это считать каким то отрезком процесса видообразования, но не видообразованием в точном смысле этого слова. Явления изменчивости, изученные нами у *Lagena sulcatiformis* n. sp., вполне согласуются с теоретическим об-

<sup>1</sup> Тафоценоз — погребенный комплекс, т.е. прикрытый осадками. Тафоценозы отличаются по составу от танатоценоз, так как подвержены были процессам сортировки во время транспорта.

<sup>2</sup> Ориктоценоз — совокупность ископаемых данного тафоценоза, не подвергшихся процессам разрушения при диагенезисе и фоссиллизации.

разом непрерывной эволюции. Однако обращают на себя внимание наличие двух вершин в двух первых кривых, что могло бы служить свидетельством генетической неоднородности исходной популяции этих фораминифер. Этим объясняется также и то, что этот процесс не является перемещением вершины А вправо (фиг. 4, 5), равно как и простым количественным ростом крайних вариантов кривой. Также и трансгрессия изменчивости не является в достаточной мере непрерывной чтобы предположить, что имеет здесь место напр. изменчивость, происходящая в определенном направлении. Этот процесс скорее заключается в селекции какой то особой генетической линии среди исходной популяции. Эти соображения решительно говорят в пользу четвертого истолкования.

Ad 4. — Возможно принять, что слабо выраженные две вершины первой кривой являются проявлением генетической сложности популяции *Lagena sulcatiformis* n. sp. среднего маастрихта. Эта популяция состояла бы из двух элементарных генетических единиц (a, b). Такая генетическая сложность возникла, по всей вероятности, на каком то определенном этапе развития этого вида в нижних горизонтах мела. В дальнейшем ходе филогенетического развития, процессы отбора приводят к тому, что вследствие элиминирования особей типа a, а переживания особей типа b, изменяется генетический состав популяции. Это происходит через изменения процентного соотношения этих обоих типов в составе популяции. Иллюстрацией этого процесса является прилагаемая схема (фиг. 7). В итоге, генетический состав



Фиг. 7. — Изменения в процентном составе популяции. Поверхности приблизительно пропорциональны составу популяции *Lagena sulcatiformis* из горизонтов 1-3; a сферические формы, b удлиненные формы. Метод вычисления — как на стр. 121.

изменялся до такой степени, что является как бы противоположностью исходного состава. Процессы такого рода изменяют в корне всю генетику популяции и приводят к полному исключению одного из генетических типов популяции, управляя изменчивостью и течением дальнейшего хода эволюционных изменений.

В том, что подобного рода процессы действительно могли тут иметь место и что приведенное нами истолкование в достаточной степени достоверно, может уделить факт, что существование далеко идущей симпатрической и аллопатрической изменчивости у большинства организмов является повидимому общим явлением (Т. Dobzhansky, E. Mayr, V. Rensch и И. Шмальгаузен). Нам неизвестны, к сожалению, труды, подробнее анализирующие это явление у фораминифер. Однако кажется вполне обоснованным предположение, что таким именно путем можно объяснять столь далеко развитую внутри- и межвидовую изменчивость у фораминифер. Факт необычайного полиморфизма большинства видов у фораминифер, известный уже со времен Вилиамсона (W. C. Williamson, 1858), имел бы в данном случае свое теоретическое обоснование. Большая внутривидовая изменчивость у фораминифер является основой практики „сплиттеров” — *splitters* (как напр. А. А. Герке, 1938, на примере *Miliolidae*) и не менее близоруких „ламперов” — *lumpers* (как напр. Н. В. Brady, 1884, на примере *Lagenidae*). В основе ее повидимому лежит факт действительно весьма значительной генетической и географической дифференциации у фораминифер, что пока не подвергалось детальным исследованиям.

Об явлении аллопатрической (географической) дифференциации у фораминифер сообщил в свое время Э. Тальман (Thalman, 1934). Он пытался, базируясь на теории „кругов рас” (*Rassenkreise*) Б. Ренша (B. Rensch) обосновать выделение их среди этой группы животных. В качестве примера он доказывал это для нижне-эоценовых представителей рода *Cristellaria*, выделяя три круга рас. Подобной точки зрения придерживается, в действительности, Р. Г. Руттен (R. G. Rutten, 1935), но обоих авторов интересовали скорее вопросы формальной таксономии и их труды не представляют анализа самого явления. Однако наличие многочисленных эндемизмов и викарирующих форм среди ископаемых фораминифер повидимому безусловно подтверждает наличие аллопатрической изменчивости у этой группы животных.

В пользу того, что и симпатрические популяции фораминифер равным образом дифференцированы, говорят наши собственные исследования.

Современная популяционная генетика (ср. напр. Т. Dobzhansky, 1951) дает много предпосылок, которые могут служить для общей реконструкции правдоподобного образа изменчивости видов у фораминифер, а в частности у *Lagena sulcatiformis* n. sp. В общем этот образ должен сходиться с образом изменчивости, представляемым такими организмами, как напр. жуки: *Harmonia axyridis* (Т. Dobzhansky, 1951,

р. 142) и *Cincindela scutellaris* (Shelford, *vide* F. A. Schilder, 1952, p. 65). В обоих случаях, основываясь на изменчивости окраски, удалось выделить некоторые аллопатрические подвидовые единицы (расы), отличающиеся степенью участия в популяции определенных форм, следовательно отличающихся, по всей вероятности, своим генетическим составом. Данную расу определяет различный процентный состав её симпатрических вариантов, следовательно количественные признаки, а не непременно качественные различия. Подобную картину дает также дифференциация на хромозомные расы у *Drosophila* (Т. Dobzhansky, 1951, p. 136). Так как взаимоотношение отдельных форм, отражающее генетический состав популяции, не представляется безусловно постоянным, но может подвергаться изменениям, прежде всего под влиянием естественного отбора, поэтому полученная на основании генетических исследований картина вполне удовлетворительно связывается с фактами, доставляемыми палеонтологией.

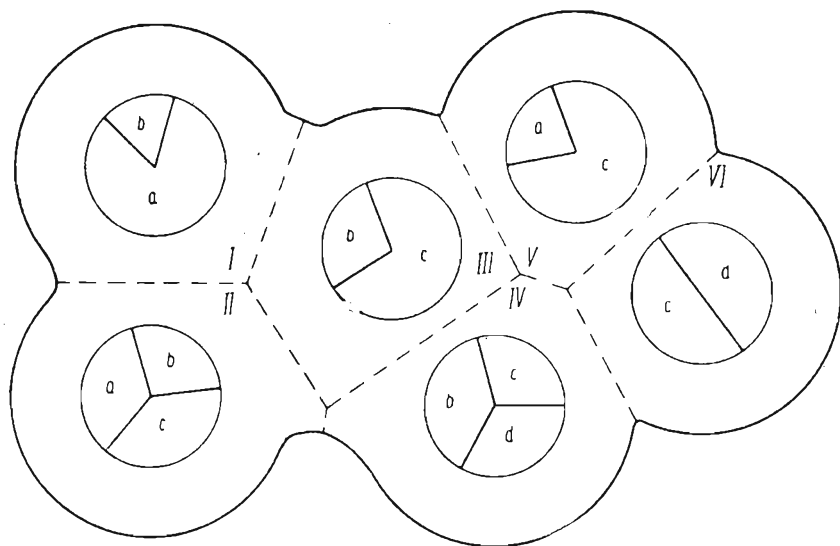
Среди явлений, описанных у современных организмов, можно найти полную аналогию с процессами эволюции *Lagena sulcatiformis* n. sp., проявляющимися в процессе постепенных изменений в участии отдельных форм в составе популяции. Такого рода изменения описаны для многих современных организмов. Иногда они имеют характер циклических изменений („balanced polymorphism“), связанных с сезонными изменениями факторов среды, напр. у жука *Adalia bipunctata* (H. Bauer & N. V. Timoféef-Ressovsky, 1943, p. 403). В других случаях они имеют характер направленных изменений и сравнительно стойких („historical changes in the composition of population“, Т. Dobzhansky, 1951, p. 94). „Механизм“ последних повидимому не отличается от процессов, которые должны были происходить в описанном нами отрезке эволюции *L. sulcatiformis* n. sp. Однако эти последние изменения происходили в значительно более продолжительном отрезке времени, чем какой либо пример, исследованный генетиками.

Учитывая затронутые выше общие директивы можно дать следующую схему эволюции вида *Lagena sulcatiformis* n. sp. (фиг. 8).

В пределах ареала существования этого вида в некоторый определенный момент их истории, иными словами в определенном горизонте, можно бы выделить некоторое число местных рас (I, II; III, IV, V, VI). К этому побуждает нас аналогия с другими видами фораминифер и, сверх того, выдающийся полиморфизм всей группы *sulcata*. Каждая из рас состоит из более мелких генетических единиц, обозначенных тут буквами *a*, *b*, *c*, *d*, участвующих не во всех популяциях, равно как и в неодинаковой степени. В I представлен состав популяции („пулавской“) в первом горизонте. Сложность нынешней группы *sulcata* позволяет сделать весьма правдоподобное допущение, что диф-



ференциация видов происходила различными способами. Например из расы IV могла произойти форма, состоящая исключительно из типа *d*, либо *d* и *e*. Таким образом возникло бы расхождение (дивергенция) среди развивающихся этим путем форм.



Фиг. 8. — Схема предполагаемой аллопатрической и симпатрической внутривидовой дифференциации у фораминифер. Объяснения в тексте.

Современное состояние знаний о фораминиферах не дает возможности делать более точных выводов по причинам описанных нами процессов. Нет возможности хотя бы дать приблизительный ответ, почему удлиненная форма выделилась естественным отбором. Современное состояние изучения биологии фораминифер не дает даже оснований для дискуссии по этому вопросу.

Единственной, повидимому, довольно верной предпосылкой является факт, что изменения *Lagena sulcatiformis* происходили на фоне относительно направленных изменений среды. Это связано с общей регрессией верхне-мелового моря на территории средней Польши и его постепенным мельчанием. С этим должны были быть связаны изменения целого ряда факторов среды, следовательно в тоже время изменения в направлении и напряженности естественного отбора, который мог действовать в данном случае в качестве ортоселекционного фактора. Непрерывность осадкообразования всей серии является предпосылкой, что тут дело не в отдельных волнах иммигрантов, могущих проникнуть сюда, например, из соседних водоемов, но в эво-

люции одной коренной популяции, происходящей на фоне и под влиянием изменений среды.

Следует думать, что подобные описанным процессы, как пример эволюционных изменений у *Lagena sulcatiformis*, имели большое значение для эволюции. Это был бы один из способов видообразования. Примеры такого рода явлений не единственны в палеонтологической литературе. В сущности точно такие же или весьма сходные примеры, касающиеся других систематических групп, описали: напр. Роу (A. W. Rowe, 1899) для морских ежей *Micraster* из меловых отложений (позднее эта работа переработана и пополнена L. Cuénot'ом, 1936), Керратерс (R. G. Carruthers, 1910) для коралла *Zaphrentis* из карбона (пополнена Н. Н. Swinnerton'ом, 1950), Бринкман (C. R. Brinkmann, 1927) для юрайского аммонита *Cosmoceras* (пополнена G. G. Simpson'ом, 1944), Труман (A. E. Trueman, 1922) для юрайских пеллеципод *Gryphaea*, и много других. Для разных видов фораминифер о подобного рода явлениях сообщали: Броцен (F. Brotzen, 1948), Вихер (C. A. Wicher, 1952), Сигаль (J. Sigal, 1949), Ведекинд (R. Wedekind, 1940). Повидимому эти процессы весьма часты и кажется имеют выдающееся значение для эволюции в целом.

Палеозоологическая Лаборатория  
Польской Акад. Наук и Варш. Унив.  
Варшава, в декабре 1955 г.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА — BIBLIOGRAPHIE

- BAUER H. & TIMOFEEF-RESSOVSKY N. V. 1943. Genetik und Evolutionsforschung bei Tieren. In: Heberer J., Evolution der Organismen, 335-429. Jena.
- BRADY H. B. 1884. Report on the Foraminifera dredged by H.M.S. „Challenger“ (1873-76). — Rep. Sci. Res. Voyage H.M.S. „Challenger“, 9/Zool., 1-814. London.
- BRINCKMANN R. 1927. Statistisch-phylogenetische Untersuchungen an Ammoniten. — Verh. V. Int. Kongr. Vererbungswiss.
- BROTZEN F. 1945. De geologiska resultatn fran borringarna vid Höllviken. — Sver. Geol. Undersök., ser. C, 465. Stockholm.
- BUCHNER P. 1940. Die Lagenen des Golfes von Neapel und der marinen Ablagerungen auf Ischia. — N. Acta Leopold., N. F., 9, 62, 363-560. Halle (Saale).
- CALVEZ J. Le. 1938. Recherches sur les Foraminifères. I: Developpement et reproduction. — Arch. Zool. Exper. Gen., 80, 163-333, Paris.
- CARRUTHERS R. G. 1910. On the evolution of *Zaphrentis delanouei* in Lower Carboniferous times. — Quart. J. Geol. Soc. 66, 1-523. London.
- CUÉNOT L. 1936. L'espèce. 1-310. Paris.
- CUSHMAN J. A. 1929 (repr. 1942). Pliocene Lagenas from California. — Contr. Cush. Lab. Foramin. Res., 5, 3, 67-72, Sharon.
- DOBZHANSKY T. 1951. Genetics and the origin of species. 1-364. New York.

- ELLIS F. B. & MESSINA R. A. 1940-1955. Catalogue of Foraminifera. Amer. Mus. Nat. Hist. New York.
- EMILIANI C. & EPSTEIN S. 1953. Temperature variations in the Lower Pleistocene of Southern California. — Journ. Geol., 61, 171-181.
- MATTHES H. W. 1939. Die Lagenen des deutschen Tertiärs. — Palaeontographica, 40 A, 49-104. Stuttgart.
- MAYR E. 1949. Systematics and the origin of species. 1-334. New York.
- POŻARYSKA K. 1952. Zagadnienie sedymentologiczne górnego mastrychtu i danu okolic Puław. — Biul. P. Inst. Geol., 81, 1-104. Warszawa.
- 1954. O przewodnich otwornicach z kredy górnej Polski środkowej (The Upper Cretaceous index Foraminifera from Central Poland). — Acta Geol. Pol., 4, 249-276. Warszawa.
- POZARYSKI W. 1936. Stratygrafia senonu w przelomie Wisły między Rachowem i Puławami. — Biul. P. Inst. Geol., 6, 1-94. Warszawa.
- RENSCH B. 1928. Die Stammesgeschichtliche Bedeutung der Rassenkreise. — Verh. deutsch. zool. Ges., 32, 79-88. Leipzig.
- 1947. Neuere Probleme der Abstammungslehre. 1-407. Stuttgart.
- RICHTER R. 1922. Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie. — Senckenbergiana, 4. Frankfurt a. M.
- ROWE A. W. 1899. An analysis of the genus *Micraster*, as determined by rigid zonal collecting. — Quart. J. Geol. Soc., 55, 1-494. London.
- RUTTEN R. G. 1935. Zur Einführung geographischer Rassenkreise bei fossilen Foraminiferen. — Palaeont. Ztschr., 17, 3/4, 257-262. Stuttgart.
- SCHILDER F. A. 1952. Einführung in die Biotaxonomie (Formenkreislehre). 1-161. Jena.
- SIGAL J. 1949. Un exemple de polyphylétisme et d'évolution parallèle: le genre *Globotruncana* (Foraminifères). 13 Congr. Int. Zool., 548-549. Paris.
- SWINNERTON H. H. 1950. Outlines of Palaeontology. 1-393. London.
- THALMANN H. E. 1934. Über geographische Rassenkreise bei fossilen Foraminiferen. — Palaeont. Ztschr., 16, 1/2, 115-121. Berlin.
- TRUEMAN A. E. 1922. The use of *Gryphaea* in the correlation of the Lower Lias. — Geol. Mag., 59, 258.
- WEDEKIND R. 1940. Die papillaten Flabellinen der Kreide und die Stufengliederung des Senons. — N. Jb. Min. etc., 84(B), 177-204. Stuttgart.
- WICHER C. A. 1952. *Involutina*, *Trocholina* und *Vidalina*-Fossilien des Riffbereichs. — Geol. Jb., 66. Hannover.
- WILLIAMSON W. C. 1858. On the recent Foraminifera of Great Britain. 1-107. London.
- ГЕРКЕ А. А. 1938. Изменчивость *Miliolina ækneriana* (d'Orbigny) и *Sigmoidina tschokrakensis* nov. sp. в чокаракско-эпириалисовых слоях Восточного Предкавказья. — Пробл. Палеонт., 4, 293-324. Москва.
- ЕФРЕМОВ И. А. 1950. Тафonomia и геологическая летопись. — Тр. Палеонт. Инст. А. Н. СССР, 24, 1-176. Москва.
- ШМАЛЬГАУЗЕН И. И. 1946. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). 1-395. Москва—Ленинград.

EWOLUCJA *LAGENA SULCATIFORMIS* N. SP. Z GÓRNEJ KREDEY POLSKI

## Streszczenie

Praca dotyczy różnowiekowych populacji *Lagena sulcatiformis* n. sp. (Foramini-fera) i zmian zachodzących w ewolucji tego gatunku.

*Lagena sulcatiformis* stoi najbliżej *Lagena sulcata* (Walker & Jacob), która jest gatunkiem szeroko rozumianym, grupującym w rzeczywistości pewną liczbę blisko siebie stojących gatunków.

Badania oparto na materiale pochodzącym ze skał górno-kredowych Polski. Zgromadzono ponad 2000 okazów z 4 poziomów, ściśle datowanych stratygraficznie, a mianowicie z mastrychtu środkowego, mastrychtu górnego, danu dolnego i danu górnego; 916 okazów pomierzono i poddano analizie wariacyjno-statystycznej. Analizę wykonano dla ogólnego kształtu skorupki, określonego stosunkiem jej długości do szerokości. Otrzymane dla każdej z tych 4 populacji krzywe dają obraz ciągłej sukcesji morfologicznej, prowadzącej od zdecydowanej przewagi form sferycznych w populacji z poziomu najstarszego — do zdecydowanej przewagi form wydłużonych w poziomach najmłodszych.

Osiągnięte różnice nie leżą jednak jeszcze na „normalnym poziomie systematycznym“. Są to zapewne tylko przejawy dość daleko posuniętego polimorfizmu wewnątrzgatunkowego, którego przyczyny należy się zapewne doszukiwać w mechanizmach genetyczno-populacyjnych, prowadzących do zmiany udziału poszczególnych wariantów (typów genetycznych) w populacji.

Różnowiekowe populacje *Lagena sulcatiformis* n. sp. są zespołami tego samego basenu morskiego, które żyły w różnych momentach jego historii geologicznej. Zasadnicza ciągłość sedimentacji w tej serii osadowej stanowi przesłankę, że mamy tu do czynienia nie z poszczególnymi falami imigrantów z przyległych zbiorników morskich, lecz z ewolucją jednej autochtonicznej populacji, zachodzącą na tle i wskutek zmian reżimu hydrologicznego tego zbiornika.

## OBJASNIENIA DO ILUSTRACJI

Fig. 1 (p. 116)

Ukształtowanie żeberek w okolicach dolnego biegu skorupki (schemat)

Fig. 2 (p. 117)

Schemat pomiarów skorupki;  $d$  długość,  $s$  szerokość.

Fig. 3 (p. 118)

Krzywa zmienności procentowa stosunku długość/szerokość skorupki dla 3 poziomów kredy. Linia przerywana — mastrycht środkowy, linia ciągła — mastrycht górny, linia kropkowana — dan dolny.

Fig. 4 (p. 120)

Krzywa zmienności procentowa stosunku długość/szerokość skorupki dla 3 poziomów górnej kredy (oznaczenia jak na fig. 3).

Fig. 5 (p. 120)

Krzywa zmienności stosunku długość/szerokość skorupki dla danu górnego z Boryszewa.

Fig. 6 (p. 122)

Typowe warianty *Lagena sulcatiformis* n. sp. z poszczególnych poziomów; a, b okazy z masystrichtu środkowego (Lucimia), c, d okazy z masystrichtu górnego (Kazimierz), e, f okazy z danu dolnego (Góra Puławska), g okaz z danu górnego (Boryszew).

Okazy te znajdują się w zbiorach Zakładu Paleozoologii PAN No. F/1-7.

Fig. 7 (p. 126)

Zmiany udziału procentowego w składzie populacji. Pola w przybliżeniu proporcjonalne do składu populacji *Lagena sulcatiformis* z poziomów 1-3; a formy sferyczne, b formy wydłużone. Sposób obliczenia — jak na str. 121.

Fig. 8 (p. 129)

Schemat przypuszczalnego allopatrycznego i sympatrycznego zróżnicowania wewnątrzgatunkowego u otwornic. Objasnienie w tekście.

KRYSZYNA POZARYSKA & ADAM URBANEK

SUR L'ÉVOLUTION DE *LAGENA SULCATIFORMIS* N. SP. DANS LE CRÉTACÉ SUPÉRIEUR EN POLOGNE

Résumé

Les auteurs ont étudié des populations de *Lagena sulcatiformis* n. sp. recueillies dans des horizons successifs du Crétacé supérieur et ont analysé les changements qu'elles ont subis à travers ces horizons.

*L. sulcatiformis* n. sp. se rapproche de *L. sulcata* (Walker & Jacob), espèce composite, correspondant selon toute probabilité à un groupe d'espèces apparentées.

La présente étude est basée sur l'examen de 2000 exemplaires pris dans 4 horizons appartenant respectivement au Maestrichtien moyen, au Maestrichtien supérieur, au Danien inférieur et au Danien supérieur. 916 spécimens furent mesurés et statistiquement analysés. On a pris en considération les variations de la forme du test définie par le rapport entre sa longueur et sa largeur. Les courbes obtenues pour chacune de ces quatre populations ont donné l'image d'une succession morphologique continue, depuis la population la plus ancienne à prédominance nette de formes sphériques jusqu'aux populations plus récentes, où prédominent les formes allongées. Ces différences ne suffisent pas cependant pour ranger les populations extrêmes à des espèces différentes. On y a plutôt à faire à l'expression d'un polymorphisme

intraspécifique dont la cause devait résider dans les mécanismes génétiques des populations conduisant aux changements dans leur sein des proportions de variantes ou types génétiques déterminés.

Les populations successives de *L. sulcatiformis* se développaient dans un même bassin marin à différents moments de son histoire géologique. Etant donné la continuité de sédimentation dans ce bassin, il faut admettre qu'on y a à faire non pas à des venues successives d'immigrants, mais à l'évolution d'une population autochtone en accord et sous l'influence des changements du régime hydrologique de ce bassin.

---