

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР

Саратовский ордена Трудового Красного Знамени
государственный университет им. Н. Г. Чернышевского

В. В. МОЗГОВОЙ

**БИОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
КАМПАНСКИХ
И МААСТРИХТСКИХ
БЕЛЕМНИТЕЛЛИД ЮГО-ВОСТОКА
РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ**

(128. Палеонтология и стратиграфия)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Саратов
1969 г.

*Глубокоуважаемому
Владимиру Викторовичу
Б. В. 69*

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР

Саратовский филиал Трудового Красного Знамени
государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского

В. В. МОЗГОВОЙ

БИОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КАМΠΑНСКИХ И МААСТРИХТСКИХ БЕЛЕМНИТЕЛЛИД ЮГО-ВОСТОКА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

(128. Палеонтология и стратиграфия)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Саратов
1969 г.

Работа выполнена на кафедре исторической геологии и палеонтологии Саратовского ордена Трудового Красного Знамени государственного университета им. Н. Г. Чернышевского.

Научный руководитель — кандидат геолого-минералогических наук, доцент *Г. Г. Пославская*.

Официальные оппоненты:

Доктор геолого-минералогических наук профессор *Д. П. Найдин*.

Кандидат геолого-минералогических наук *В. Я. Воробьев*.

Ведущее предприятие — Нижневолжское территориальное геологическое управление.

Автореферат разослан „____“ _____ 196 г.

Защита диссертации состоится „28“ мая 1969 г. на заседании Ученого Совета геологического факультета Саратовского государственного университета. Отзывы в двух экземплярах просим направлять Ученому секретарю по адресу: г. Саратов, ул. Астраханская, 83, СГУ.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке СГУ.

Ученый секретарь

(Ю. Ю. Аркадакский)

Ответственный за выпуск кандидат геолого-минералогических наук *В. П. Николаева*.

Белемниты чрезвычайно широко распространены в кампанских и маастрихтских отложениях верхнего мела и являются важнейшей группой ископаемых при детальном стратиграфическом расчленении и корреляции разрезов. Особенно возрастает их роль в юго-восточных районах Русской платформы, где аммониты почти отсутствуют.

За более чем полуторавековую историю изучения белемнителлид накопилось много спорных и нерешенных проблем, для выяснения которых необходимо привлечение новых методов. Среди них наиболее мощными для современного научного познания являются математические. Реферируемая работа представляет попытку использования методов математической статистики в палеонтологических и биостратиграфических исследованиях.

Работа состоит из текста и приложений. Кроме введения и заключения в ней содержатся следующие главы:

1. Применение методов математической статистики в палеонтологических исследованиях (обзор основных положений и методов).
2. Материал и методика исследований.
3. Филогения и систематика.
4. Описание видов и подвидов.
5. Основные направления в эволюционном развитии белемнителлид.
6. Некоторые вопросы стратиграфии.

В приложениях приведен фактический материал (результаты обмеров ростов, рассчитанные критерии различия).

1. ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДОВ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ СТАТИСТИКИ В ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ (обзор основных положений и методов)

С позиций политипической концепции вид рассматривается как сложная развивающаяся динамическая система, каждый индивидуум которой отличается от любого другого, если только они не являются идентичными близнецами. Эта огромная изменчивость в пределах вида, подвида или популяции выражается известной степенью видимой морфологической изменчивости. Поэтому основ-

ним принципом современной систематики является сравнение проб из популяций (подвидов, видов), а не индивидуумов.

Проба представляет ограниченное число (n) экземпляров из популяции исследуемого вида (подвида) и может быть количественно охарактеризована: средним значением

$\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$ исследуемого признака (или признаков); его дисперсией $S^2 = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n-1}$ — мерой рассеяния значений признака относительно средней; стандартным отклонением $S = \sqrt{S^2}$, являющимся мерилом абсолютной изменчивости и коэффициентом вариации $v = \frac{S}{\bar{x}} \cdot 100\%$, позволяющим сравнивать изменчивость признаков, имеющих различные абсолютные размеры или различную разность.

Полученные в результате замеров значения признака составляют статистическую совокупность, характеризующуюся объёмом n и рассчитанными параметрами \bar{x}, S^2, S, v , являющимися оценками этого признака в генеральной совокупности (гипотетической сумме всех существовавших индивидуумов изучаемой популяции, подвида, вида).

Статистическую совокупность можно представить графически, отложив по оси абсцисс значения признака, а по оси ординат частоту его встречаемости в совокупности. Кривая, соединяющая точки графика называется кривой распределения. Между значением признака и частотой его встречаемости (вероятностью появления) существует связь, определяемая законом распределения.

Как показывает практика биологических и палеонтологических исследований, распределение значений большинства морфологических признаков подчинено нормальному закону распределения, а в сравнительно малочисленных пробах (от нескольких единиц до нескольких десятков) — распределению Стьюдента. Нормальность распределения может быть проверена расчётом коэффициентов асимметрии (A) и эксцесса (E):

$$A = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^3}{n \cdot S^3} \quad \text{и} \quad E = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^4}{n \cdot S^4}$$

и сравнением их с их ошибками $m_A = \sqrt{\frac{6}{n}}$ и $m_E = 2\sqrt{\frac{6}{n}}$

Если $A : m_A$ и $E : m_E$ превосходят допустимые для данного объема значения критерия Стьюдента t при выбранной вероятности (95 или 99%), то распределение отличается от нормального.

При нормальном распределении 68,3% всей изменчивости признака находится в пределах $\bar{x} \pm 1S$; 95,4% - в пределах $\bar{x} \pm 2S$ и 99,7% - $\bar{x} \pm 3S$, а среднее значение генеральной совокупности соответственно в пределах $\bar{x} \pm 1m_x$; $\bar{x} \pm 2m_x$ и $\bar{x} \pm 3m_x$, где $m_x = S/\sqrt{n}$ - ошибка средней, которая допускается, когда среднее значение пробы рассматривается в качестве оценки средней генеральной совокупности. Указанные пределы соответствуют 68, 95 и 99% уровням значимости безошибочного определения границ, вмещающих всё распределение.

Применению методов математической статистики всегда обязательно должен предшествовать глубокий палеонтолого-биологический анализ материала, после чего они могут использоваться для:

1. Получения объективной статистической характеристики морфологических признаков популяции (вида, подвида).
2. Изучения и количественного описания изменчивости для познания внутривидового и межвидового многообразия.
3. Решения вопроса о взаимосвязях морфологических признаков в их изменчивости.
4. Решения вопроса о сходстве или различии двух или более популяций (подвидов, видов) по одному, двум или совместного рассматриваемым многим признакам.
5. Выяснения влияния различных сред обитания на развитие морфологических признаков у одного вида (подвида) в пределах различных экологических популяций.
6. Отнесения отдельного экземпляра к одной из двух математически охарактеризованных популяций.
7. Построения математических моделей онто- и филогенети-

ческого развития.

8. Использование данных о количественном распределении ископаемых для расчленения и корреляции разрезов.

Перечисленные задачи не исчерпывают всех случаев возможного применения методов математической статистики в палеонтологии.

Статистическая характеристика морфологических признаков включает набор оценок основных параметров - n, \bar{x}, s, m_x, r - для каждого из исследуемых признаков, позволяющих рассчитать пределы изменчивости: $\bar{x} \pm t_{\alpha} \cdot s$ и генеральную среднюю: $\bar{x} \pm t_{\alpha} \cdot m_x$; здесь (и далее) t - значение критерия Стьюдента; α - уровень значимости.

Связь изменчивости морфологических признаков определяется расчетом коэффициента корреляции:

$$r_{xy} = \frac{S_{xy}}{S_x \cdot S_y} ; S_{xy} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{n - 1}$$

$$\text{или } r_{xy} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \cdot \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}}$$

где r_{xy} - коэффициент корреляции признаков x и y ; x_i и y_i - значения признаков i -го экземпляра; \bar{x} и \bar{y} - оценки средних; S_x и S_y - стандартные отклонения; S_{xy} - коэффициент ковариации (совместной изменчивости) признаков x и y

Выделяются существенные (значимые) и несущественные (незначимые) связи.

При сравнении проб популяций (подвидов, видов) необходимо различать статистическое и таксономическое разделение. Первое устанавливает лишь факт различия. Каков его ранг - популяционное, подвидовое или видовое - палеонтолог должен решать с учетом всех морфологических, географических и стратиграфических доказательств.

Необходимо учитывать, что для большинства палеонтологических коллекций (возможно, за исключением некоторых микропалеонтологических) термин популяция трудно применим, т.к. эти

коллекции не представляют синхронные популяции, а являются пробами из суммы временных и географических популяций, т.е. пробами соответствующих видов и подвидов.

В зависимости от количества рассматриваемых признаков (факторов) методы математической статистики подразделяются на однофакторный, двухфакторный и многофакторный (многомерный) анализы.

При однофакторном анализе различие или сходство проб устанавливается по одному признаку. Наиболее часто используется критерий Стьюдента:

$$t_{\alpha} = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|}{m_d}; \quad m_d = \sqrt{m_{x_1}^2 + m_{x_2}^2},$$

где $|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|$ - абсолютная разница оценок средних сравниваемых проб; m_d - ошибка равенности.

Сравнение изменчивости признака осуществляется по критерию Фишера: $F = S_1^2 : S_2^2$,

где S_1^2 - большая из дисперсий.

Качественные признаки или частота встречаемости значений признака сравниваются по критерию χ^2 (хи-квадрат)

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^k \frac{(\bar{f}_i' - \bar{f}_i'')^2}{\bar{f}_i' + \bar{f}_i''} \quad \text{для проб одинакового объема}$$

$$\chi^2 = \frac{1}{n_1 n_2} \cdot \sum_{i=1}^k \frac{(\bar{f}_i' n_2 - \bar{f}_i'' n_1)^2}{\bar{f}_i' + \bar{f}_i''} \quad \text{для проб разного объема,}$$

где: k - количество классов (разрядов) наблюдений;

n_1 и n_2 - объемы проб; \bar{f}_i' и \bar{f}_i'' - частоты встречаемости значений исследуемого признака в i -ом классе для первой (\bar{f}_i') и второй (\bar{f}_i'') проб.

Различие считается достоверным, если полученные значения t , F или χ^2 превосходят табличные для данного объема проб и выбранного уровня значимости - α

При двухфакторном анализе одновременно используются два признака и решение о сходстве или различии основывается на сравнении линий роста - пути относительного роста данных морфологических признаков. Линия роста может быть представлена сокращенной главной осью или линиями регрессии и отражать аллометрический ($y = bx^a$), гетерогенический ($y = c + bx^a$) или изогонический ($y = b + ax$) рост. Первый и второй путем логарифмирования могут быть приведены к изогоническому виду. Уравнение последнего рассчитывается:

1. Для сокращенной главной оси:

$$a = \frac{S_y}{S_x} \quad m_a = a \sqrt{\frac{1-z^2}{n-2}} \quad b = \bar{y} - \bar{x}a$$

2. Для линий регрессии (y по x):

$$\beta = z \frac{S_y}{S_x} \quad S^2 = \frac{\sum y^2 \cdot (1-z^2)}{n-2} \quad m_\beta = \sqrt{\frac{\sum y^2 \cdot (1-z^2)}{\sum x^2 \cdot n(n-2)}}$$

где: a - отношение роста; β - коэффициент регрессии; \bar{x} и \bar{y} - оценки средних и S_x и S_y их стандартные отклонения; S^2 - дисперсия линии регрессии; m_a и m_β - ошибки a и β ; z - коэффициент корреляции;

$$\sum_{yy}^2 = \sum_{i=1}^n y_i^2 - \frac{(\sum_{i=1}^n y_i)^2}{n}$$

\sum_{xx}^2 - то же для x_i

Сравнение двух проб может быть осуществлено по углам наклона их осей или линий регрессии:

$$t_a = \frac{|\alpha_1 - \alpha_2|}{\sqrt{m_{\alpha_1}^2 + m_{\alpha_2}^2}} \quad t_\beta = \frac{|\beta_1 - \beta_2|}{\sqrt{m_{\beta_1}^2 + m_{\beta_2}^2}}$$

или по размерам исследуемых признаков:

$$t_{\alpha} = \frac{x_0(a_1 - a_2) + (b_1 - b_2)}{\sqrt{m_{a_1}^2 (x_0 - \bar{x}_1)^2 + m_{a_2}^2 (x_0 - \bar{x}_2)^2}} \quad \begin{array}{l} \text{для сокращен-} \\ \text{ной главной} \\ \text{оси} \end{array}$$

$$t_{\alpha} = \frac{|\bar{\beta} - \beta|}{m_{\bar{\beta} - \beta}} \quad \text{— для линии регрессии } y \text{ по } x$$

$$\text{где: } \bar{\beta} = \frac{\bar{y}_1 - \bar{y}_2}{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}; \quad \beta = \frac{\beta_1 \sum x x_1 + \beta_2 \sum x x_2}{\sum x x_1 + \sum x x_2};$$

$$m_{\bar{\beta} - \beta} = \sqrt{\bar{m}^2 + \bar{m}^2} \quad \bar{m}^2 = \frac{\bar{S}^2}{\sum x x_1 + \sum x x_2}$$

$$\bar{m}^2 = \frac{\bar{S}^2}{(\bar{x}_1 - \bar{x}_2)^2} \left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right); \quad \bar{S}^2 = \frac{(n_1 - 2)S_1^2 + (n_2 - 2)S_2^2}{n_1 + n_2 - 4}$$

\bar{S}^2 — общая дисперсия;

\bar{m} — ошибка общей дисперсии; \bar{m} — ошибка величины $\bar{\beta}$

При многофакторном (многомерном) анализе рассматриваются одновременно более двух признаков, что приводит к анализу ковариационных матриц и матриц оценок средних в m -мерном пространстве.

Из методов многомерного анализа наиболее перспективными в палеонтологических исследованиях являются многомерное сравнение, метод обобщенного расстояния, исследование дискриминантных функций.

При использовании любого из методов математической статистики необходимо учитывать его возможности, преимущества и недостатки и никогда не выпускать из вида биологическую сущность изучаемых палеонтологических объектов.

II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для диссертации послужили в основном сборы автора, проведенные в 1963–1967 гг. при изучении опорных раз-

резов верхнего мела юго-востока Русской платформы (правобережье Волги в Ульяновской и Саратовской областях; междуречье Урала и Эмбы; северо-восточная окраина Донбасса). Использованы также коллекции кафедры исторической геологии и палеонтологии Саратовского госуниверситета, материалы стратиграфической партии Актюбинской комплексной экспедиции и Донских экспедиций НИИ Геологии СГУ. Шведские маммилляты были любезно предоставлены в наше распоряжение Д.П.Найдиным. Всего было исследовано около 15 тысяч ростров белемнителлид.

По каждому из известных или предполагаемых видов или подвидов были отобраны пробы по 20-30 экзemplаров. На каждом ростре изучались и замерялись 16 морфологических признаков. Весь цифровой материал был нанесен на перфокарты для машинной обработки на ЭВМ "Урал-2".

По всем признакам для каждой пробы были получены \bar{x} , s , $\pi\pi\bar{x}$, π , а также рассчитаны все из C_{16}^2 возможных парных коэффициентов корреляции и проведено исследование информативности различных морфологических признаков. Затем на основе выявленных наиболее информативных признаков осуществлено математическое моделирование филогенетических связей белемнителлид кампана и маастрихта и определены основные направления их эволюционного развития. Для этого использован графический способ и сравнение средних по критерию χ^2

$$\chi^2 = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|^2}{(s_1^2 : \pi_1) + (s_2^2 : \pi_2)}$$

Математическая обработка цифрового материала проведена на ЭВМ "Урал-2" в вычислительном центре СГУ.

III. ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМАТИКА

В главе изложен опыт математического моделирования филогенетических связей кампанских и маастрихтских белемнителлид. При построении модели филогенетических связей желательно получение объективного критерия, который, с учетом стратиграфического диапазона распространения исследуемых видов и подви-дов, характеризовал бы "таксономическое расстояние" (Р.Миллер,

Дж.Кан, 1965) каждого вида или подвида от всех остальных. Такой критерий должен быть числовым показателем, основанным на результатах измерения признаков в пробах исследуемых видов и подвидов. Одним из возможных решений этой задачи может быть использование в качестве такого показателя обобщенного расстояния Махаланоби-са (1927).

Предварительно нами была исследована информативность 16 морфологических признаков роста всех проб. Применен метод корреляционных плеяд П.В.Терентьева (1959) и рассмотрены связи на граничных и на $r \geq 0,700$; $r \geq 0,800$ и $r \geq 0,900$ уровнях. Выявлено, что на различных уровнях выделяются независимые признаки и группы (плеяды) взаимозависимых признаков, каждый из которых содержит примерно одинаковую информацию о виде (подвиде). В дальнейшем использовано лишь шесть признаков - условная длина роста, длина первого видимого роста, индекс Шатского, альвеолярный и апикальный углы и коэффициент бокового утолщения - являющихся независимыми относительно друг друга.

По этим шести признакам для 32 проб предполагаемых видов и подвидов рассчитаны значения обобщенного расстояния (D^2) каждой из проб от всех остальных, т.е. C_{32}^2 оценок D^2 .

Значения D^2 получены из уравнения:

$$D_{AB}^2 = (x_A'' - x_B'')^2 + (y_A'' - y_B'')^2 + \dots + (q_A'' - q_B'')^2,$$

где: D_{AB}^2 - обобщенное расстояние между пробами А и В;
 $x_A'', y_A'', \dots, q_A''$ - преобразованные средние значения признаков пробы А с оценками средних, равными нулю, коэффициентами корреляции, равными нулю и дисперсиями, равными единице; $x_B'', y_B'', \dots, q_B''$ - то же для пробы В. Получены эти величины путем решения матриц оценок ковариации, корреляции и средних значений признаков всех исследуемых проб по методике, предложенной С.Р.Рас (1955) и Р.Миллером и Дж.Каном (1965).

Достоверность (значимость) D^2 проверялась путем расчета многомерного критерия различия T^2 Готеллинга, связанного с D^2 отношением: $T^2 = \frac{n_1 \cdot n_2}{n} D^2$

где; π_1 и π_2 - объемы сравниваемых проб.

Значимость T^2 при рассмотрении одновременно q проб определялась по критерию Фишера с P и $\sum_{i=1}^q \pi_i - q$ степенями свободы, где $\sum_{i=1}^q \pi_i$ - количество всех исследуемых экземпляров во всех пробах; P - количество исследуемых признаков (Андерсон, 1963).

Обобщенное расстояние D^2 использовано в качестве меры родственной близости или удаленности изученных форм: наименьшие значения D^2 (с учетом времени существования) рассматривались в качестве указателя наиболее вероятного родства изучаемых видов (подвидов).

По данным D^2 намечается следующая схема родственных связей белемнителлид, начиная от *Belemnitella praecursor praecursor* Stolley.

В позднем сандоне ("птериевые слои") отчетливо выделяется филогенетический ряд: *B.p.praecursor* - *B.p.media* - *B.p.mucronatiformis* - *B.p.kazakhstanica*.

B.p.media (а не *B.p.mucronatiformis*) явилась предковой формой для ряда: *B.m.mucronata* - *B.m.ponderosa* - *B.m.senior* в раннем кампане. Продолжением ряда в позднем кампане, по-видимому, была *B.postsenior* sp.n.

От *B.m.mucronata* в самом начале кампанского века ответвился ряд: *B.m.elongata* - *B.langei minor* - *B.l.langei* - *B.l.najdini*, с ответвлением от *B.l.langei* подвида *B.l.sublangei*.

Связующим звеном между белемнителлами и белемнеллами явились *B.l.sublangei* - *Bel.karsensis* - *Bel.subabbreviata* sp.n.

У белемнеллы раннего маастрихта прослеживается ряд: *Bel.subabbreviata* sp.n. - *Bel.licharewi*, *Bel.denensis*. У остальных белемнелл отчетливо выделяются две параллельные ветви развития, отдельные звенья которых четко отделяются друг от друга и им в зависимости от "таксономической удаленности" (величины D^2) придан видовой или подвидовой ранг.

Bel.subabbreviata явилась предковой формой аббревиатовой ветви, в пределах которой прослеживается ряд *Bel.subabbreviata* - *Bel.abbréviata abbreviata* - *Bel.ab.praearkhangelskii* - *Bel.ab.rostabbreviata*. От *Bel.ab.praearkhangelskii* на рубеже ранне-

го и позднего маастрихта отделилась *Bel.arkhangelskii*. В начале маастрихтского века от *Bel.ab.abbreviata* отделился ряд *Bel.inflata* - *Bel.angusta volgenica* - *Bel.angusta angusta*.

Bel.licharewi явилась родоначальной формой ланцеолятовой ветви: *Bel.licharewi* - *Bel.lanceolata lanceolata* - *Bel.sumensis sumensis* - *Bel.s.occidentalis* - *Bel.s.actulagensis*. От *Bel.licharewi* также отделились *Bel.gracilis* и *Bel.lanceotoides*.

Математическое моделирование подтвердило существование у белемнителл рядов развития, выделенных ранее (К.А.Елещкий, 1955; Р.Конгель, 1962; Д.П.Найдин, 1965), внося лишь некоторые уточнения. У белемнителл выявлено две одновременно существовавшие и параллельно развивавшиеся ветви.

Белемнителлиды кампана и маастрихта по значениям D^2 внутри "белемнителл" и "белемнителл" и между ними отчетливо подразделяются на две группы, соответствующие рядам *Belemnitella* и *Belemnella*. Удаленность представителей обоих рядов от *Belemnelloca maxima mamillatus* (Nilsson) настолько велика, что непосредственная генетическая связь между первыми и последними вряд ли возможна.

В процессе эволюционного развития у белемнителлид на рубеже кампанского и маастрихтского веков появляются качественные и количественные различия в характере изменчивости и развитии отдельных признаков ростра. И представляется вполне обоснованным независимо от моно- или полифилетического пути их развития зафиксировать эти различия выделением родов *Belemnella* и *Belemnitella*.

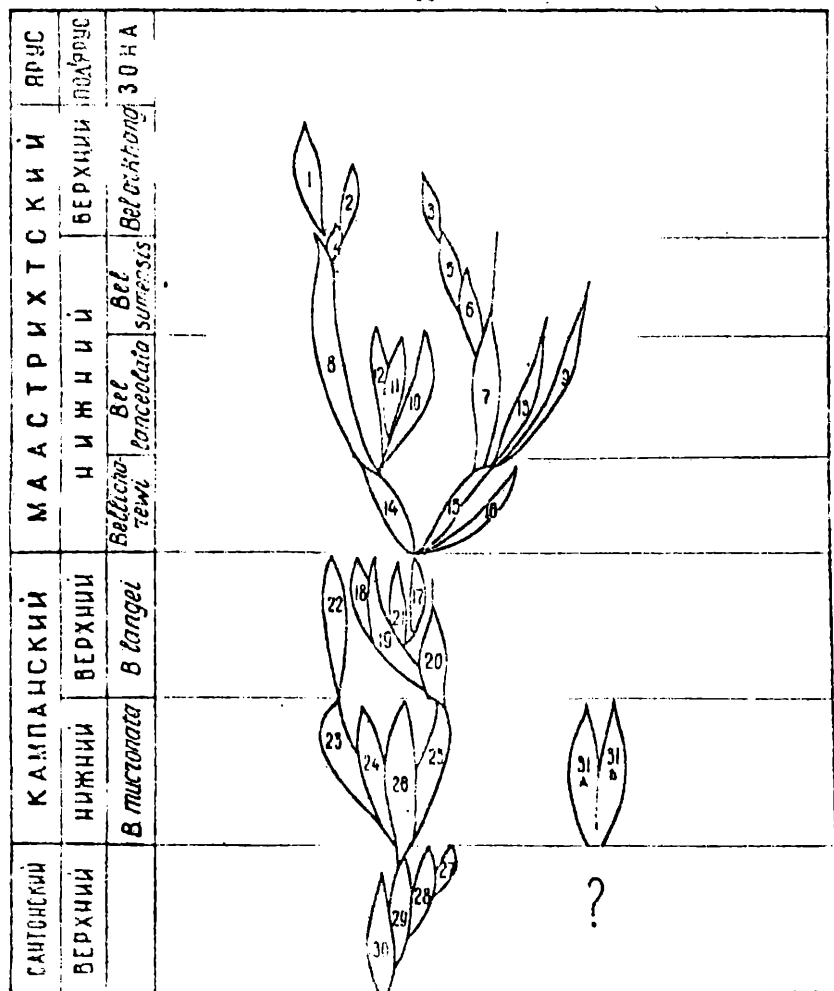
Необходимо подчеркнуть, что приведенная схема филогенетических связей получена в результате многомерного математического анализа материала, в отношении которого не делалось никаких априорных предположений. Новые виды или подвиды выделены только в том случае, если математически была доказана их самостоятельность с вероятностью 99%.

С Х Е М А

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ КАМПАНСКИХ И МААСТРИХТСКИХ
БЕЛЕМИТЕЛЛОВ (по данным многомерного статистического анализа)

Составил Б.В. Мозговой

1969г



На схеме филогенетических связей цифрами обозначены:

Под *Belemnella*

1. *Bel.arkhangelskii* Najdin
2. *Bel.abbreviata postabbreviata* sp.and subsp.nova
3. *Bel.sumensis actulagensis* subsp.nova
4. *Bel.abbreviata praearkhangelskii* Najdin
5. *Bel.sumensis occidentalis* Birkelund
6. *Bel.sumensis sumensis* Jeletzky
7. *Bel.lanceolata lanceolata* (Schlotheim)
8. *Bel.abbreviata abbreviata* sp.and subsp.nova
9. *Bel.gracilis* Arkhangelsky
10. *Bel.inflata* Arkhangelsky
11. *Bel.angusta angusta* Najdin
12. *Bel.angusta volgenica* subsp.nova
13. *Bel.lancetoides* sp.nova
14. *Bel.subabbreviata* sp.nova
15. *Bel.licharewi* Jeletzky
16. *Bel.desnensis* Jeletzky
17. *Bel.kursensis* Najdin

Под *Belemnites*

18. *B.langei najdini* Kongiel
19. *B.langei langei* Schatsky
20. *B.langei minor* Jeletzky
21. *B.langei sublangei* subsp.nova
22. *B.postsenior* sp.nova
23. *B.mucronata senior* Nowak
24. *B.mucronata ponderosa* Sinzov
25. *B.mucronata elongata* subsp.nova
26. *B.mucronata mucronata* Arkhangelsky
27. *B.praecursor kasachstanica* subsp.nova
28. *B.praecursor mucronatiformis* Jeletzky
29. *B.praecursor media* Jeletzky
30. *B.praecursor praecursor* Stolley

Под *Belemnellocamax*

31. *A. Bl. mammillatus mammillatus* (Nilsson)
31. *A. Bl. mammillatus volgensis* Najdin

1У. ОПИСАНИЕ ВИДОВ И ПОДВИДОВ

Описано 16 видов и 22 подвида, принадлежащих родам *Belemnitella*, *Belemnella* и *Belemnellocamax* (*Gonioteuthis*). Виды: *Belemnitella postsenior*, *Belemnella subabbreviata*, *Bel. abbreviata*, *Bel. lancetoides* и подвиды *B. praecursor kasachstanica*, *B. mucronata elongata*, *B. langei sublangei*, *Bel. abbreviata abbreviata*, *Bel. ab. postabbreviata*, *Bel. sumensis actulagensis*, *Bel. angusta volgenica* описываются впервые.

Для каждого подвида или вида приводятся по всем изученным морфологическим признакам основные биометрические данные:

π , \bar{x} , s , π_x , ν . Математическое сравнение по критерию различия χ^2 дано в таблицах 40-42 приложений.

У. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В ЭВОЛЮЦИОННОМ РАЗВИТИИ БЕЛЕМНИТЕЛЛ И БЕЛЕМНЕЛЛ

В главе изложены результаты исследования направлений из-менчивости морфологических признаков ростров белемнитов в процессе их эволюционного развития. При этом наряду со сравнением средних значений признаков по критерию χ^2 применен графический метод.

Развитие каждого из признаков рассматривалось в двухмерном пространстве: времени (ось Y - пробы в их стратиграфической последовательности) и диапазоне изменчивости у различных видов и подвидов (ось X - размах оценок средних). Это дает наглядное представление о направлениях в эволюционном развитии белемнителл и белемнелл, расшифровывая по каждому признаку общую схему, полученную в результате многомерного анализа.

Развитие *B. praecursor Stolley* шло по пути уменьшения условной и постальвеолярной длин ростров, индекса Шатского, альвеолярного угла (за исключением *B. p. kasachstanica*), индекса Новака, диаметров и увеличения коэффициента бокового утолщения. Удлиненность ростров оставалась почти постоянной. Все изменения наиболее резко проявились у *B. p. mucronatiformis* и *B. p. kasachstanica*.

Филогенетический ряд *B. mucronata mucronata* - *B. m. elongata* - *B. langei minor* - *B. l. langei* - *B. l. najdini* развивался в направлении уменьшения условной и постальвеолярной длин,

индексов Шатского и Новака, диаметров, снижения максимального бокового утолщения. Альвеолярный угол и длина первого видимого ростра изменялись в узких пределах. У *B.m.ponderosa* и *B.m.senior* изменение морфологических признаков противоположно предыдущему ряду.

От *B.langei langei* отделилась *B.l.sublangei*, у которых развитие пошло по пути уменьшения альвеолярного и щелевого углов, индекса Шатского и увеличения бокового утолщения и апикального угла. Продолжением этого направления развития явилась *Bel.kursensis*, у которой произошло резкое уменьшение альвеолярного угла и увеличение первого видимого ростра и бокового утолщения по сравнению с *B.l.sublangei*. Дальнейшее развитие в это же направлении привело к появлению *Bel.subabbreviata*.

У белемнителл позднего сентона и позднего кампана отчетливо проявляется гомеоморфия по многим признакам.

Bel.subabbreviata, *Bel.licharewi* и *Bel.desnensis* образуют филогенетический ряд, развитие которого шло по пути увеличения длины первого видимого ростра, коэффициента утолщения и удлиненности ростров, увеличения длины, особенно постальвеолярной у *Bel.desnensis*, уменьшения альвеолярного угла и индекса Шатского.

Белемнеиды ряда: *Bel.subabbreviata* - *Bel.abbreviata abbreviata* - *Bel.ab.praearkhangelskii* - *Bel.ab.postabbreviata*

ряда: *Bel.licharewi* - *Bel.lanceolata lanceolata* - *Bel.sumensis sumensis* - *Bel.s.occidentalis* - *Bel.stactulagensis* образуют по размерам первого видимого ростра, уловой и постальвеолярной длин, альвеолярного угла и коэффициенту утолщения отчетливые параллельно развивающиеся ветви. Для них характерна общая тенденция к уменьшению длины первого видимого ростра и коэффициента утолщения, увеличения альвеолярного угла и индекса Шатского от низких к высоким формам.

В боковых ответвлениях (*Bel.inflata* и *Bel.angusta*; *Bel.lanceoloides* и *Bel.gracilis*) изменение почти всех признаков проявилось своеобразно, несколько отличнo от общих направлений обеих ветвей.

Развитие от *Bel.ab.praearkhangelskii* - *Bel.arkhangelskii* шло по пути резкого сокращения длины первого видимого ростра, увеличения индекса Шатского, альвеолярного и щелево-

го углов.

У1. НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ СТРАТИГРАФИИ

Рассмотрены вопросы зонального расчленения кампанских и маастрихтских отложений Саратовского и Ульяновского Поволжья.

"Гтериевые слои" к сантонскому ярусу отнесены условно: Литературные данные (О.Зейтц, 1952; Фогт, 1954; Д.П.Найдин, 1965) свидетельствуют о соответствии слоев с *B. praecursor praecursor* Stolley, *B. p. media* Jeletzky, *B. p. mucronatiformis* Jeletzky *B. p. kazachstanica* subsp. n. верхней части гранулятового мела Западной Германии и основанию нижнего кампана Аквитании. Кроме того, кампанский век в таком понимании отвечает периоду расцвета типичных белемнителл: *B. praecursor*, *B. mucronata* и *B. langei*.

Выше распространены *B. m. mucronata*, *B. m. ponderosa*, *B. m. senior*, *B. m. elongata*, *Belemnellocaha mammillatus volgensis*. Эти слои относятся к нижнему кампану. В слоях, покрывающих указанные и предыдущими исследователями (А.Н.Иванова, 1959; Т.Л.Дервиз, 1959 и др.) относимых к зоне *Belemnitella mucronata* верхнего кампана распространены *B. langei minor*, *B. l. langei* и *B. l. najdini*. В самых низах встречены *B. m. senior* и *B. m. elongata*.

На значительной части Саратовского и Ульяновского Поволжья выше залегают черные или темно-серые глины (или их аналоги), которые Е.В.Милановский (1928) и В.В.Буцура (1951) и последующие исследователи по их стратиграфическому положению между "мукронатовыми" и "ланцеолятовыми" слоями относили к лангиевой зоне. В подошве глин у с.Пудовкино Саратовской области впервые найдены *Bel. licharewi* Jeletz., *Bel. deshnensis* Jeletz. и *Bel. subabbreviata* sp. n. Таким образом, возраст этих отложений датируется нижнемаастрихтским. Учитывая, что слои, содержащие указанных белемнителл четко фаунистически отделяются от ниже- и вышележащих почти на всей территории Русской платформы, предлагается выделить их в зону *Belemnella licharewi* - самую нижнюю зону маастрихта.

Отложения ланцеолятовой зоны нижнего маастрихта распространены широко, представлены мелом, мергелями, песками. В составе зоны выделяются две подзоны, соответствующие эпибо-

лям *Bel.lanceolata* и *Bel.sumensis*.

Для нижней, ланцеолятовой, подзоны характерны *Bel.lanceolata lanceolata*, *Bel.abbreviata abbreviata*, *Bel.inflata*, *Bel.lanceoides*, *Bel.angusta vulgenica*, *Bel.gracilis*.

Для подзоны *Bel.sumensis* типичны *Bel.sumensis sumensis*, *Bel.s.occidentalis*, *Bel.ab.praearkhangeliskii*. Здесь часто встречаются *Bel.abbreviata abbreviata*, но *Bel.lanceolata lanceolata* редки.

Верхний маастрихт характеризуется распространенными только в слоях этого возраста: *Bel.arhangeliskii*, *Bel.s.actulagensis* и *Bel.ab.postabbreviata*.

Таким образом, устанавливается более полный разрез кампанских и маастрихтских отложений на территории Саратовского и Ульяновского Поволжья, чем полагали раньше.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные результаты работы следующие:

1. Рассмотрены возможности применения методов математической статистики в палеонтологии. Показано, что с позиций политипической концепции вида внедрение точных методов в практику палеонтологических исследований необходимо, особенно при рассмотрении спорных или неразрешимых другими методами вопросов.

2. Проведено математическое моделирование филогенетических связей кампанских и маастрихтских белемнителл на основе многомерного статистического анализа. Оно выявило более сложную картину эволюционного развития изученной группы ископаемых, чем это представлялось раньше.

3. Доказано, что белемнителлы и белемнеллы тесно связаны в своем филогенетическом развитии. Но характер и направления их эволюционного развития различались настолько резко, что вполне оправдано выделение родов - *Belemnitella* и *Belemnella*.

4. На основе математического анализа выявлены основные направления в эволюционном развитии белемнителл и белемнелл.

5. Выяснено, что "перелом" филогенетических ветвей белемнителл и белемнелл приходится на рубеж кампана и маастрихта при проведении границы между ними по кровле слоев с *B.langei*.

6. По находкам ростров белемнитов, установлено наличие палеонтологически охарактеризованных отложений зоны *B. langei* верхнего кампана, зоны *Bel. licharewi* и подзоны *Bel. sumensis* нижнего маастрихта на территории Саратовского и Ульяновского Поволжья.

Работы автора по теме диссертации

1. Выявление диагностических признаков позднемеловых белемнителл методом математической статистики. Тезисы доклада к XIII сессии ВГО, Ленинград, 1967.
2. К вопросу о границе кампана и маастрихта в районе Хвалынского (Саратовское Поволжье). В сб. Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья, вып. 4, ч. 1, Изд. Саратовск. гос. ун-та, 1967.
3. Описание верхнемеловых белемнитов. В "Атласе мезозойской фауны и спорово-пыльцевых комплексов Нижнего Поволжья и сопредельных областей", вып. 2. Головоногие. Изд. Саратовск. гос. ун-та (в печати).
4. Биометрический анализ некоторых видов и подвидов *Belemnites* и *Belemnella*. В сб. Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья", вып. 5. Изд. Саратовск. гос. ун-та, 1969 (в печати).
5. О границе кампанского и маастрихтского ярусов в Нижнем Поволжье. В сб. "Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья", вып. 5, 1969 (в печати).
6. Корреляционный анализ морфологических признаков кампанских и маастрихтских белемнителл. В сб. "Труды молодых ученых" сер. геолого-географич., вып. 2 (совместно с В.Ф. Михайловым) (в печати).

Основные положения диссертации доложены на XIII сессии ВГО (1967), Всесоюзном совещании по применению математических методов в палеонтологии (Фрунзе, май, 1968), на годичной научной конференции геологического факультета и НИИ Геологии Саратовского государственного университета (январь, 1969).