

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.

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

Биометрический анализ кампанских
и маастрихтских белемнителлид
юго-востока русской платформы

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.

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. Найдик.

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 дробном 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 ростров, 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-

ным 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 размерность.

Полученные в результате замеров значения признака составят 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 акссессуса (E):

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

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

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 $\bar{x} \pm 1m_{\bar{x}}$; $\bar{x} \pm 2m_{\bar{x}}$ и $\bar{x} \pm 3m_{\bar{x}}$, где $m_{\bar{x}} = S/\sqrt{\pi}$ – ошибка средней, которая допускается, когда среднее значение пробы рассматривается в качестве оценки средней генеральной совокупности. Указанные пределы соответствуют 68, 95 и 99% уровням значимости бессошибочного 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 понимания внутривидового и межвидового многообразия.
3. Решения вопроса о взаимоотношениях 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. Использования данных о количественном распределении ис-
копаемых 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 - π , \bar{x} , s , t_{α} , v - для каждого из исследуемых признаков, позволяющих рассчитать пределы изменчивости: $\bar{x} \pm t_{\alpha} \cdot s$ и генеральную среднюю: $\bar{x} \pm t_{\alpha} \cdot v \cdot s$; здесь (и далее) t - значение критерия Стьюдента; α - уровень значимости.

Связь изменчивости морфологических признаков определяется расчетом коэффициента корреляции:

$$\begin{aligned} Z_{xy} &= \frac{S_{xy}}{S_x \cdot S_y} ; \quad S_{xy} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{n - 1} \\ \text{или } Z_{xy} &= \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \cdot \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}} \end{aligned}$$

где Z_{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} - ко-
эффициент ковариации (совместной изменчивости) признаков

x и y

Выделяются существенные (значимые) и несущественные (не-
значимые) 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 проблемами изучения временных и географических популяций, т.е. проблемами соответствующих видов и подвидов.

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

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

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

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

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)

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

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

где: k - количество классов (разрядов) наблюдений;

n_1 и n_2 - объемы проб; φ_i' и φ_i'' - частоты встречаемости значений исследуемого признака в i -ом классе для первой (φ_i') и второй (φ_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 ($y = \beta x^a$), гетерогенический ($y = c + \beta x^a$) или изогонический ($y = \beta + \alpha x$) рост. Первый и второй путем логарифмирования могут быть приведены к изогоническому виду. Уравнение последнего рассчитывается:

1. Для сокращенной главной оси:

$$\alpha = \frac{S_y}{S_x} \quad m_\alpha = \alpha \sqrt{\frac{1-\gamma^2}{n-2}} \quad \beta = \bar{y} - \bar{x}\alpha$$

2. Для линий регрессии (y по x):

$$\beta = \gamma \frac{S_y}{S_x} \quad S^2 = \frac{\sum_{yy}^2 \cdot (1-\gamma^2)}{n-2} \quad m_\beta = \sqrt{\frac{\sum_{yy}^2 \cdot (1-\gamma^2)}{\sum_{xx}^2 \cdot n(n-2)}} ,$$

где: α — 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_α и m_β — ошибки α и β ; γ — коэффициент корреляции;

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

\sum_{xx}^2 — то же для x_i

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

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

или по размерам исследуемых признаков:

$$t_{\alpha} = \frac{x_0(\alpha_1 - \alpha_2) + (\beta_1 - \beta_2)}{\sqrt{m_{\alpha_1}^2(x_0 - \bar{x}_1)^2 + m_{\alpha_2}^2(x_0 - \bar{x}_2)^2}} \quad \text{для сокращенной главной оси}$$

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

где: $\bar{\beta} = \frac{\bar{y}_1 - \bar{y}_2}{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}; \quad \beta = \frac{\beta_1 \sum_{xx_1}^2 + \beta_2 \sum_{xx_2}^2}{\sum_{xx_1}^2 + \sum_{xx_2}^2};$

$$m_{\bar{\beta} - \beta} = \sqrt{\bar{m}^2 + m^2} \quad \bar{m}^2 = \frac{\bar{S}^2}{\sum_{xx_1}^2 + \sum_{xx_2}^2}$$

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

\bar{S}^2 — общая дисперсия;

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

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 является 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-

рэзов 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 экземпляров. 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 , $m\bar{x}$, v , 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 .

$$\chi^2 = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|^2}{(S_1^2/n_1) + (S_2^2/n_2)}$$

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

Ш. 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 подвидов, 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 Махalanобиса (1927).

Предварительно нами была исследована информативность 16 морфологических признаков ростра 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 ростра, длина первого видимого ростра, индекс Шатского, альвеолярный и апикальный углы и коэффициент бокового утолщения - являющиеся 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 ковариаций, корреляции и средних значений признаков всех исследуемых проб по методике, предложенной С.Р.Рао (1955) и Р.Миллером и Дж.Каном (1965).

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

где; π_1 и π_2 - объемы сравниваемых проб.

Значимость χ^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 мерила 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 белемнитид, начиная от *Belemnitella praecursor* *praecursor* *Stolley*.

В позднем сантоне ("птериевые слои") отчетливо выделяется филогенетический ряд: *B.p.praecursor* - *B.p.media* - *B.p.micronatiformis* - *B.p.kasachstanica*.

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

От *B.m.micronata* в самом начале кампанскоого века отшелестился ряд: *B.m.elongata*-*B.l.langei minor*-*B.l.langei*-*B.l.hajdinji*, с ответвлением от *B.l.langei* подвида *B.l.sublangei*.

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

У белемнелл раннего маастрикта прослеживается ряд: *Bel.subabbreviata* sp.n.- *Bel.licharewi*, *Bel.desnensis*. 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.abbreviata abbreviata* - *Bel.ab.praearkhangelkii* - *Bel.ab.rostabbreviata*. От *Bel.ab.praearkhangelkii* на рубеже ранне-

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

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

Белемнителлиды кампана и маастрихта по значениям \mathcal{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* *mammillatus* (Nilsson) настолько велика, что неопределенная генетическая связь между первыми и последними вряд ли возможна.

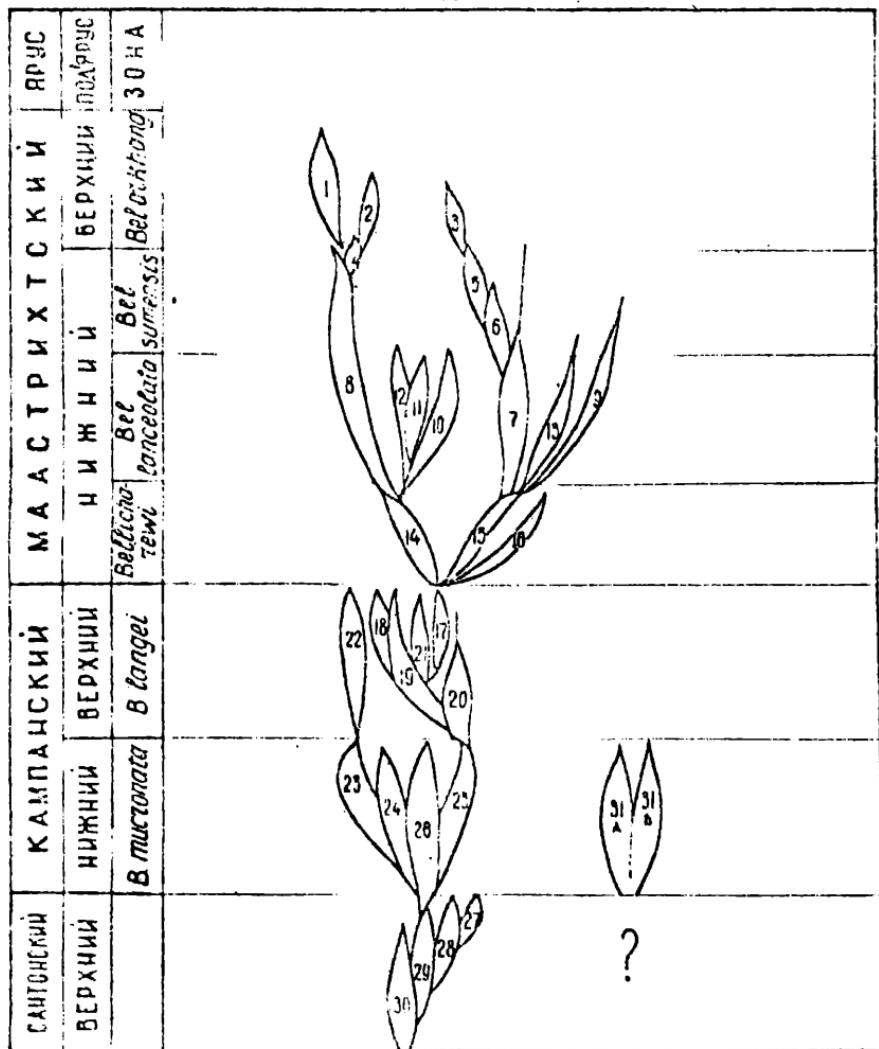
В процессе эволюционного развития у белемнителлид на рубеже кампанского и маастрихтского веков появляются качественные и количественные различия в характере изменчивости и развитии отдельных признаков ростра. И представляется вполне обоснованным независимо от моно- или полифилетического пути их развития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

СХЕМА

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

Составил В.В. Мозговой
1969 г.



На схеме филогенетических связей цифрами обозначены:

Род 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 Jaletzky
17. Bel.kursensis Najdin

Род Belemnitella

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

Род Belemnelloccamata

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

14. ОПИСАНИЕ ВИДОВ И ПОДВИДОВ

Описано 16 видов и 22 подвида, принадлежащих родам *Belemnitella*, *Belemnella* и *Belemnelloca max* (*Gonio teuthis*). Виды: *Belemnitella postsenior*, *Belemnella subabbreviata*, *Bel.abbreviata*, *Bel.lancetoides* и подвиды *B.praecursor kasachstanica*, *B.micronata 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 , m_x , v . Математическое сравнение по критерию различия τ^2 дано в таблицах 40–42 приложений.

У. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В ЭВОЛЮЦИОННОМ РАЗВИТИИ БЕЛЕМНИТЕЛЛ И БЕЛЕМНЕЛЛ

В главе изложены результаты исследования направлений изменчивости морфологических признаков ростров белемнитов в процессе их эволюционного развития. При этом наряду со сравнением средних значений признаков по критерию τ^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.micronatiformis* и *B.p.kasachstanica*.

Филогенетический ряд *B.micronata micronata* – *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 изменились в узких пределах. У *B.m.ponderosa* и *B.m.semitorquata* изменение морфологических признаков противоположно предыдущему ряду.

От *B.langii langei* отделилась *B.l.sublangei*, у которых развитие шло 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 этом же направлении привело к появлению *Bel.subabbreviata*.

У белемнитов 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.

Белемниты ряда: *Bel.subabbreviata* - *Bel.abbreviata abbreviata* - *Bel.ab.praearkhangelskii* - *Bel.ab.postabbreviata* ряда: *Bel.licharewi* - *Bel.lanceolata lanceolata* - *Bel.sumensis sumensis* - *Bel.s.ocidentalis* - *Bel.s.actulagensis* образуют по размерам первого видимого ростра, юловной и постальвеолярной длины, 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.lanceoides* и *Bel.gracilis*) изменение почти всех признаков проявилось своеобразно, несколько отлично 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.micronatifirmis Jeletzky* *B.p.kazachstanica subsp.n.* верхней части гранулятowego мела Западной Германии и основанию нижнего кампана Аквитании. Кроме того, кампанный век в таком понимании отвечает периоду расцвета типичных белемнитов: *B.praecursor*, *B.micronata* и *B.langei*.

Выше распространены *B.m.micronata*, *B.m.ponderosa*, *B.m.se-nior*, *B.m.elongata*, *Belemnellocaemam-millatus 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 micronata* верхнего кампана распространены *B.langei minor*, *B.l.langei* и *B.l.najdini*. В самых низах встречены *B.m.se-nior* 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.Куцура (1951) и последующие исследователи по их стратиграфическому положению между "мукронатовыми" и "ланцеолятовыми" слоями относили к лангьеевой зоне. В подошве глин у с.Пудовкино Саратовской области впервые найдены *Bel.licharewi Jeletz.*, *Bel.deshensis Jeletz.* и *Bel.subabbreviata sp.n.* Таким образом, возраст этих отложений датируется нижнемаастрихтским. Учитывая, что слои, содержащие указанных белемнитов 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 элибо-

иям *Bel.lanceolata* и *Bel.sumensis*.

Для нижней, ланцетолистовой, подсеконы характерны *Bel.lanceolata lanceolata*, *Bel.abbreviata abbreviata*, *Bel.inflata*, *Bel.lanceoloides*, *Bel.anguigera volgenica*, *Bel.gracilis*.

Для подсеконы *Bel.sumensis* типичны *Bel.sumensis sumensis*, *Bel.s.ocidentalis*, *Bel.ab.praearkhangelkii*. Здесь часто встречаются *Bel.abbreviata abbreviata*, но *Bel.lanceolata lanceolata* редки.

Верхний маастрихт характеризуется распространенными только в слоях этого возраста: *Bel.arkhangelskii*, *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 политической 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 белемнителлид на основе многомерного статистического анализа. Оно выявило более сложную картину эволюционного развития изученной группы ископаемых, чем это предотвратилось 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 белемнитов методом математической статистики. Тезисы доклада к XIII сессии ВГО, Ленинград, 1967.
2. К вопросу о границе кампана и маастрихта в районе Хвалынска (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 со-пределльных 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).
- 5.0 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 белемнителлид. 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, 1969), на годичной научной конференции геологического факультета и НИИГеологии Саратовского госуниверситета (январь, 1969).