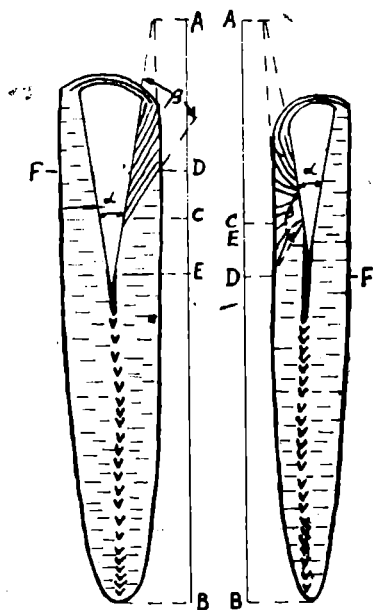


БИОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КАМПАНСКИХ И МААСТРИХТСКИХ БЕЛЕМНИТЕЛЛИД

В последнее время в палеонтологии все чаще стали использовать математические методы исследований. Особенно эффективно их применение при изучении и разделении близких видов. Для этого обычно анализируются числовые характеристики одного или нескольких морфологических признаков. Поэтому очень важно правильно выбрать именно те признаки, по которым легче разделяются рассматриваемые таксономические категории.

При изучении кампанских и маастрихтских белемнителлид Саратовского Поволжья мы встретились с подобной проблемой. Мы попытались выявить систематическую значимость возможно большего числа морфологических признаков роста с учетом следующих условий: 1) исследуемые образцы взяты с небольшой территории, что позволило избежать влияния фактора географической изменчивости; 2) коллекция была определена одним исследователем, чтобы избежать влияния различного понимания объема одного и того же вида; 3) коллекция содержала достаточно большое количество особей по каждому из исследуемых видов (подвидов).

При расчетах и построениях нами были использованы данные польского палеонтолога Р. Конгеля (13) по коллекции белемнитов из кампанских и маастрихтских отложений среднего течения р. Вислы, отвечающей всем указанным выше требованиям. Кроме того, для сравнения привлекался материал Д. П. Найдина по кампанским и маастрихтским белемнителлам и белемнителлам различных районов Русской платформы и наш материал из тех же отложений Саратовского Поволжья.

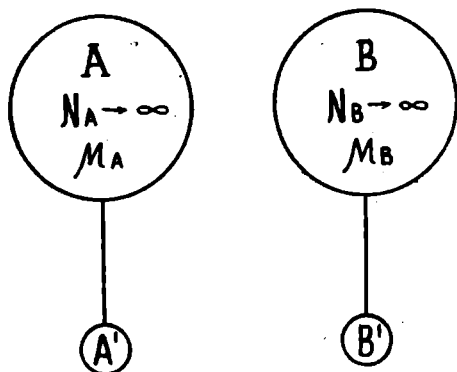


Р и с. 1. Систематические признаки ростра

- | | |
|--|-----------------|
| I — условная длина ростра | AB |
| II — относительная длина ростра | BD |
| III — относительный спинно-брюшной диаметр | DF |
| IV — индекс Шатского (расстояние от вершины альвеолы до внутреннего конца основания брюшной щели) | CE |
| V — индекс Новака (расстояние от вершины альвеолы до внешнего конца основания брюшной щели) | DE |
| VI — Щелевой индекс | CD |
| VII — Альвеолярный угол | d |
| VIII — Щелевой угол | β |
| IX — отношение индекса Шатского к относительной длине ростра | $\frac{CE}{BD}$ |
| X — отношение индекса Новака к относительной длине ростра | $\frac{DE}{BD}$ |
| XI — отношение глубины альвеолы к условной длине ростра | $\frac{AE}{AB}$ |
| XII — отношение наружной длины брюшной щели к глубине альвеолы | $\frac{AD}{AE}$ |
| XIII — отношение спинно-брюшного диаметра у внешнего конца основания брюшной щели к относительной длине ростра | $\frac{DE}{BD}$ |
| XIV — отношение наружной длины брюшной щели к условной длине ростра | $\frac{AD}{AB}$ |

10*

на (т. е. довольно большая в статистическом смысле), то она примерно отражает закономерности биологической совокупности, ее породившей. В таком случае мы можем принять нормальный закон распределения случайных значений того или иного признака в пробах (что подтверждается характером распределения частот в наших пробах) и принять следующую модель (рис. 2).



Допустим, в природе объективно существуют две совокупности А и В, количество особей в которых стремится к бесконечности. Эти совокупности особей характеризуются средними значениями M_A и M_B интересующего нас признака, определить которые непосредственно невозможно. На практике мы имеем дело с пробами (коллекциями) A' и B' из этих совокупностей с соответствующими объемами (суммой индивидуумов) n_A и n_B . По этим пробам мы можем получить основные статистики по интересующему нас признаку: средние арифметические \bar{x} и \bar{y} и меру рассеяния или дисперсию σ_A и σ_B , ошибки средних m_A и m_B и ошибку разницы m_d . Полученные данные позволяют провести сравнение наших проб по интересующему признаку, а, значит, и сравнение естественных совокупностей А и В. Для этих целей используется

критерий Стьюдента: $t = \frac{|\bar{x} - \bar{y}|}{m_d}$,

который позволяет решить: объясняется ли различие средних значений данного признака в исследуемых пробах случайными причинами отбора особей в пробах и их естественной вари-

абильностью или же особи в пробах происходят из разных естественных совокупностей. Математически это означает: несущественно или существенно различие между средними значениями данного признака в исследуемых пробах.

Полученные значения критерия Стьюдента сравниваются с табличными. При этом берется доверительный уровень 99%, позволяющий с вероятностью 99% судить о достоверности или недостоверности различия. Если полученные значения критерия Стьюдента больше табличных (или больше 3 при объеме проб не менее, чем по 15—20 особей), то различие совокупностей А и В по данному признаку считается существенным. Если же значения критерия Стьюдента получились меньше табличных и подобные результаты получены и по другим признакам, то наше допущение о существовании двух естественных совокупностей А и В неверно, а кажущееся различие проб объясняется широким диапазоном изменчивости в пределах одной естественной совокупности.

Однако определить характер различия (популяционное, подвидовое или видовое) на основании математических исследований пока не представляется возможным. Некоторые исследователи (7, 8, 11, 12) решают этот вопрос более определенно. Но мы полагаем, что в одной группе ископаемых существенные статистические различия могут появляться на уровне популяций (например, у некоторых бентонных организмов). В других группах статистически отличимы могут быть лишь подвиды или виды. Критерий Стьюдента (как и ряд других критериев математической статистики) позволяет лишь установить наличие или отсутствие статистического различия сравниваемых проб по исследуемому признаку. Характер различия должен выявить палеонтолог, учитывая биологическую значимость исследуемого признака.

Критерий Стьюдента был применен нами при сравнении соответствующих средних значений признаков указанных выше видов и подвидов внутри каждой группы и для сравнения групп между собой. При этом были получены следующие результаты.

Группа *Belemnella arkhangeliskii* (табл. 2).

По признаку 1 *Bel. pensaensis* существенно отличается большими средними значениями этого признака от остальных видов группы лишь на взрослых стадиях и в коллекциях в целом без учета возрастных стадий. От *Bel. pensaensis* существенно отличаются также и юношеские *Bel. skolozdrownae*. *Bel. arkhangeliskii* существенно отличается от *Bel. kazimiroviensis*

лишь на взрослой, а от *Bel. skolozdrownae* на всех возрастных стадиях. Ростры *Bel. arkhangelskii* заметно длиннее ростров указанных видов. Старческие особи *Bel. arkhangelskii* и *Bel. kazimiroviensis* по этому признаку не отличимы. *Bel. kazimiroviensis* на всех стадиях развития существенно отличается от *Bel. skolozdrownae* заметно большими средними значениями условной длины ростра.

Таким образом, по условной длине взрослые особи всех четырех видов рассматриваемой группы существенно отличаются друг от друга. На юношеской стадии развития от остальных видов группы четко отличается меньшими средними значениями этого признака (50,2 против 62,5—68,5) лишь *Bel. skolozdrownae*. У старческих форм существенные отличия наблюдаются при сравнении *Bel. skolozdrownae* с *Bel. arkhangelskii* и с *Bel. kazimiroviensis*. Без учета возрастных стадий не отличаются друг от друга только *Bel. arkhangelskii* и *Bel. kazimiroviensis*.

По относительной длине ростра (признак II) наблюдается зависимость, сходная с предыдущей, за исключением отличия *Bel. pensaensis* от *Bel. skolozdrownae* и на старческой стадии развития.

Средние значения признака III не позволяют отличить *Bel. pensaensis* от *Bel. arkhangelskii* на всех возрастных стадиях. Не дает существенных различий сравнение юношеских и старческих ростров *Bel. pensaensis* и *Bel. kazimiroviensis*, а также старческих форм и коллекции в целом *Bel. arkhangelskii* и *Bel. kazimiroviensis*. Четко отличается *Bel. skolozdrownae* от остальных видов группы меньшими значениями этого признака на всех стадиях роста.

Индексу Шатского (признак IV) исследователи позднемеловых белемнителл и белемнелл придают важное систематическое значение. *Bel. pensaensis* не отличается от *Bel. arkhangelskii* по средним значениям этого признака на всех возрастных стадиях. От *Bel. kazimiroviensis* существенно отличаются лишь старческие формы и формы без учета возрастных стадий *Bel. pensaensis*. Средние значения для последнего 3,4—3,5, а для *Bel. kazimiroviensis* 2,7—2,8. От *Bel. skolozdrownae* не отличимы лишь старческие *Bel. pensaensis*.

Bel. arkhangelskii не отличается от *Bel. kazimiroviensis* лишь на юношеской стадии, а от *Bel. skolozdrownae*—на старческой. *Bel. kazimiroviensis* существенно отличается от *Bel. skolozdrownae* по средним значениям индекса Шатского только на юношеской стадии развития.

Сравнение видов группы *Belemnella arkhangel'skii*
(по критерию Стьюдента)

СРАВНИ- ВАЕМЫЕ ВИДЫ	СТАДИИ РОСТА	П Р И З Н А К И													
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
A ₁ -B ₁	1
	2	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
	3
	4	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
A ₁ -C ₁	1
	2	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
	3
	4	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
A ₁ -D ₁	1
	2	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
	3
	4	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
B ₁ -C ₁	1
	2	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
	3
	4	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
B ₁ -D ₁	1
	2	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
	3
	4	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
C ₁ -D ₁	1
	2	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
	3
	4	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×

Условные обозначения:



существенные различия

несущественные различия

расчеты не производились

Стадии роста: 1—юношеская; 2—взрослая; 3—старческая;
4—в целом по коллекции без учета возрастных стадий.
Индексация видов на табл. 1.

По средним значениям признаков V, VI, VIII, X и XIII в рассматриваемой группе все виды существенно отличаются друг от друга почти на всех возрастных стадиях, а также в целом по коллекции. Исключение составляют старческие *Bel. kazimiroviensis* и *Bel. skolozdrownae* по V признаку; юношеские *Bel. pensaensis* и *Bel. arkhangelskii*, а также *Bel. skolozdrownae* и *Bel. kazimiroviensis* по XIII признаку.

По VII признаку (альвеолярному углу) *Bel. pensaensis* отличается от *Bel. arkhangelskii* и *Bel. kazimiroviensis* лишь на взрослых стадиях и в коллекциях в целом, а от *Bel. skolozdrownae* и на юношеской стадии. *Bel. arkhangelskii* не отличается существенно от *Bel. kazimiroviensis* по средним значениям альвеолярного угла ни на одной из возрастных стадий, а от *Bel. skolozdrownae* отличается на взрослой стадии и в целом по коллекции. *Bel. kazimiroviensis* существенно отличается от *Bel. skolozdrownae* лишь на юношеской стадии развития.

Рассматриваемые виды существенно не отличаются друг от друга по средним значениям признака IX. Исключение составляют сравнения *Bel. kazimiroviensis* с *Bel. arkhangelskii* и *Bel. skolozdrownae* в коллекциях без учета возрастных стадий.

По XI признаку почти все виды группы (за исключением *Bel. pensaensis* и *Bel. arkhangelskii*) существенно отличаются друг от друга на взрослой стадии и в коллекциях в целом. Кроме этого, юношеские *Bel. skolozdrownae* также существенно отличаются от остальных видов группы меньшими значениями этого признака. Различие улавливается и при сравнении между собой коллекций всех видов группы без учета возрастных стадий.

Характерно, что по XII признаку существенно отличаются лишь старческие особи *Bel. kazimiroviensis* и *Bel. skolozdrownae* от *Bel. pensaensis* и *Bel. arkhangelskii*. Между собой ни первые два, ни вторые два вида не различимы. Иногда (при сравнении *Bel. kazimiroviensis* с *Bel. pensaensis* и *Bel. arkhangelskii*) существенные различия улавливаются и при сравнении коллекций в целом.

По XIV признаку взрослые *Bel. pensaensis* существенно отличаются от соответствующих *Bel. arkhangelskii* и *Bel. kazimiroviensis*. От *Bel. skolozdrownae* ростры *Bel. pensaensis* отличаются лишь на юношеской стадии и в коллекции в целом. *Bel. arkhangelskii* совершенно не отличается от *Bel. kazimiro-*

viensis, а от *Bel. skolozdrownae* не отличаются лишь старческие *Bel. arkhangelskii*. *Bel. kazimiroviensis* не отличается от *Bel. skolozdrownae* также только на старческой стадии развития.

Суммируя данные по группе *Bel. arkhangelskii*, можно прийти к следующим выводам:

1. Индекс Новака, щелевой индекс, щелевой угол, отношение индекса Новака к относительной длине ростра и отношение длины брюшной щели к глубине альвеолы позволяют наиболее четко разграничивать виды внутри этой группы. Исключения составляют сравнения *Bel. kazimiroviensis* с *Bel. skolozdrownae* по индексу Новака, *Bel. pensaensis* с *Bel. arkhangelskii* и *Bel. kazimiroviensis* с *Bel. skolozdrownae* по отношению длины брюшной щели к глубине альвеолы.

2. Ростры взрослых особей существенно отличаются между собой по условной и относительной длинам (I и II признак). Такие же различия наблюдаются по альвеолярному углу (исключение составляет сравнение *Bel. arkhangelskii* с *Bel. kazimiroviensis*) и по отношению глубины альвеолы к условной длине ростра (за исключением *Bel. pensaensis* и *Bel. arkhangelskii*).

3. Остальные признаки можно использовать лишь при сравнении отдельных видов на определенных стадиях их онтогенетического развития.

4. Виды группы *Bel. arkhangelskii* довольно четко отличаются друг от друга по указанным выше признакам. Одновременно они имеют очень много общего в морфологическом строении ростра. Кроме этого, наблюдается определенная географическая приуроченность массовых находений *Bel. kazimiroviensis* и *Bel. skolozdrownae* к западным и юго-западным районам Русской платформы, а *Bel. arkhangelskii* — к восточным и юго-восточным. Некоторые исследователи рассматривают все виды группы как один — *Belemnella arkhangelskii* Najdin. Нам кажется целесообразным и вполне оправданным рассматривать указанные выше четыре вида в качестве географических подвидов *Belemnella arkhangelskii* Najdin.

Группа *Belemnella lanceolata* (табл. 3)

Подвиды *Bel. lanceolata lanceolata* и *Bel. lanceolata occidentalis* существенно отличаются друг от друга лишь по средним значениям альвеолярного угла на взрослой и старческой

Сравнение видов группы *Belemnella lanceolata*
(по критерию Стьюдента)

СРАВНИ- ВАЕМЫЕ ВИДЫ	СТАДИИ РОСТА	П Р И З Н А К И													
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
A ₂ -B ₂	1		
	2	X
	3	X
	4	X
A ₂ -C ₂	1			X	X
	2	X	X	.
	3	X	X	.
	4	X	X	.
A ₂ -F	1			X	X
	2	X	X
	3	X	X
	4	X	X
B ₂ -C ₂	1			X	X
	2	X
	3	X
	4	X
B ₂ -F	1			X
	2	X
	3	X
	4	X
C ₂ -F	1
	2	.	X	X
	3	.	X	X
	4	X

Условные обозначения на табл. 1 и 2.

стадиях и в коллекциях в целом. По остальным признакам ни на одной из возрастных стадий они не отличаются друг от друга. По этому же признаку различаются подвиды *Bel. gracilis gracilis* и *Bel. gracilis vistulensis* (оба подвиды в понимании Р. Конгеля)¹. Кроме того, они существенно отличаются и при

¹ По нашему мнению, Р. Конгель неправильно отождествляет этот вид с *Belemnitella lanceolata* var. *gracilis* Архангельского.

сравнении средних значений относительного спинно-брюшного диаметра взрослых экземпляров.

При сравнении подвидов *Bel. lanceolata* с подвидами *Bel. gracilis* существенные различия выявляются по многим признакам (V, VI, VIII, X, XIII). Индекс Шатского позволяет отличить *Bel. lanceolata lanceolata* от *Bel. gracilis gracilis* и *Bel. lanceolata occidentalis* от обоих подвидов *Bel. gracilis* лишь на взрослых стадиях роста и в коллекциях в целом.

Таким образом, в группе *Bel. lanceolata*, как и в предыдущей группе, признаками, позволяющими наиболее четко разграничивать виды внутри группы, являются индекс Новака (V), целевой индекс (VI), целевой угол (VIII), отношение индекса Новака к относительной длине рostrа и отношение наружной длины брюшной щели к глубине альвеолы.

Группа *Belemnitella langei* (табл. 4)

Все виды этой группы четко отличаются между собой по V признаку (за исключением юношеских *B. tinog* и *B. langei* из кампана γ), по VI признаку (за исключением юношеских и старческих *B. langei* и *B. najdini* из кампана γ), и по признакам VIII, X и XIII (за исключением всех возрастных стадий *B. tinog* и *B. langei* из нижнего маастрихта и юношеских *B. tinog* и *B. langei* из кампана γ), т. е. по тем же признакам, по которым четко разграничивались виды в предыдущих группах. Остальные признаки могут быть использованы на определенных возрастных стадиях.

Группа *Belemnitella mucronata* (табл. 5)

Биометрической обработке были подвергнуты две пробы из коллекции Р. Конгеля, отнесенные им к *Belemnitella mucronata* и происходящие из кампана γ и кампана $\alpha + \beta$. На юношеской стадии развития пробы существенно отличаются по средним значениям признаков II, IV, VI, VII, VIII, XIV. Взрослые формы существенно различаются по IV, V, VI, XI. Старческие формы обеих проб обнаруживают очень большое сходство, различаясь существенно лишь по условной длине рostrа. В целом без учета возрастных стадий пробы отличаются друг от друга по тем же признакам, что и взрослые формы, за исключением индекса Шатского.

Таким образом, *Belemnitella mucronata* из кампана γ отличается от *B. mucronata* из кампана $\alpha + \beta$ на юношеской и взрослой стадиях развития и в коллекциях в целом по всем основным признакам, по которым и в предыдущих группах

Сравнение видов группы *Belemnitella langei*
(по критерию Стьюдента)

СРАВНИ- ВАЕМЫЕ ВИДЫ	СТАДИИ РАЗВИТИЯ	П Р И З Н А К И													
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
A ₃ -D ₃	1														
	2
	3
	4
A ₃ -B ₄	1														
	2
	3
	4
D ₃ -B ₄	1														
	2
	3
	4
B ₃ -E ₃	1
	2
	3
	4
B ₃ -C ₄	1
	2
	3
	4
E ₃ -C ₄	1
	2
	3
	4
C ₃ -A ₄	1
	2
	3
	4
C ₃ -J	1														
	2		
	3		
	4		
A ₄ -J	1		
	2		
	3		
	4		

Условные обозначения на табл. 1 и 2.

СРАВНИ- ВАЕМЫЕ ПРОБЫ	СТАДИИ РОСТА	П Р И З Н А К И													
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
A ₅ - B ₅	1	.	×	.	×	.	.	×	×	×
	2	.	.	.	×	×	×	.	×	.	×	×	.	.	.
	3	×
	4	×	×	×	×	×	×	×	.	.	.

Сравнение *Belemnitella mucronata* (Arkh.) из кампана γ (A₅) и кампана $\alpha + \beta$ (B₅) (по критерию Стьюдента)

Условные обозначения на табл. 1 и 2.

отличаются виды друг от друга. Это, по нашему мнению, свидетельствует о том, что *Belemnitella mucronata* в понимании Р. Конгеля является сборным видом. Несомненно, что формы из кампана γ и $\alpha + \beta$ долины Вислы, относимые Р. Конгелем к *Belemnitella mucronata*, не могут принадлежать одному виду.

Группа *Belemnitella junior* (табл. 6)

Недостаточность материала не позволила проанализировать виды этой очень интересной группы на всех возрастных стадиях.

Старческие *B. junior* и формы без учета возрастных стадий из нижнего и верхнего маастрихта не обнаруживают существенных различий ни по одному из исследованных признаков. По-видимому, в течение всего маастрихта ростры данного вида не претерпели существенных изменений. В противоположность *B. junior*, формы взрослых *B. powaki* из нижнего и из верхнего маастрихта отличаются существенно по средним значениям щелевого индекса, а в целом по коллекции — по V и X признакам. Между собой виды различаются по V, VI и VIII признакам.

ружат значительное сходство по многим признакам. Однако расчеты показывают, что виды этих групп отличаются друг от друга существенно (за очень небольшими исключениями) по всем исследованным признакам и почти на всех возрастных стадиях.

Использование методов математической статистики в палеонтологии помогает выявлять диагностичность тех или иных признаков у видов внутри группы или при сравнении отдельных групп видов. Вместе с тем остальные признаки позволяют решать ряд иных, не менее ценных вопросов. Например, отношение индекса Шатского к относительной длине ростра (признак IX) не обнаруживает существенных различий при сравнении видов внутри групп. Но при сравнении видов из разных групп этот признак в подавляющем большинстве случаев позволяет различать их довольно четко.

Признаки I, II, III, VII, XI и XIV не могут считаться диагностическими для всех видов группы *Bel. arkhangeliskii*. Характерно, что *Bel. pensaensis* и *Bel. arkhangeliskii* по этим признакам не отличаются на юношеских и старческих возрастных стадиях, тогда как взрослые формы этих видов различаются довольно четко. То же наблюдается при сравнении *Bel. pensaensis* с *Bel. kazimiroviensis*. Особенно много существенных отличий выявляется при сравнении юношеских *Bel. pensaensis* с *Bel. arkhangeliskii*. По-видимому, эти виды генетически наиболее тесно связаны. Очень близок к ним *Bel. kazimiroviensis*. Юношеские и старческие ростры этого вида по многим признакам не отличимы от *Bel. pensaensis* и *Bel. arkhangeliskii*. Существенные различия наблюдаются по большинству исследованных признаков только у взрослых форм. Наиболее выделяется отличием от всех видов этой группы по большинству признаков *Bel. skolozodrownae*. Возможно, она генетически наиболее удалена от общего ствола группы.

Таким образом, методы математической статистики позволяют выявлять диагностические признаки для отдельных систематических категорий. Одновременно «недиагностические» признаки в ряде случаев позволяют выявить динамику морфологической эволюции. Безусловно, при использовании этих методов никогда нельзя упускать из вида биологическую значимость изучаемого признака.

Исследование характера изменчивости дисперсий систематических признаков ростров показывает, что внутри группы они, в основном, не различаются существенно по критерию

Сравнение видов групп *Belemnella arkhangeliskii* и *Belemnella lanceolata* (по критерию Стьюдента)

СРАВНИ- ВАЕМЫЕ В И Д Ы	СТАДИИ ВОЗРАСТА	П Р И З Н А К И													
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
$A_2 - A_1$	1					*								*	
	2											*	*	*	
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
$A_2 - B_1$	1					*								*	
	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
$A_2 - C_1$	1					*								*	
	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
$A_2 - D_1$	1					*								*	
	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
$C_2 - A_1$	1					*								*	
	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
$C_2 - B_1$	1					*								*	
	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
$C_2 - C_1$	1					*								*	
	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
$C_2 - D_1$	1					*								*	
	2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
	4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	

Условные обозначения на табл. 1 и 2—

Фишера, а между видами из разных групп не различаются в одних случаях по критерию Фишера, в других — по критерию Кохрена. Несущественные различия дисперсий позволили применить в исследовании однофакторный дисперсионный анализ. При этом был использован Т-метод (метод профессора Тьюки) множественного сравнения, позволяющий по тому или иному признаку проводить итоговое сравнение любой из исследованных пар видов (подвидов). При множественном сравнении наряду с коллекцией Р. Конгеля были использованы данные Д. П. Найдина по следующим видам и подвидам:

II группа — *Belemnella lanceolata* (Schloth.)

IV группа — *Belemnitella langei langei* (Schat.)

Belemnitella langei najdini (Kong.)

V группа — *Belemnitella mucronata mucronata* (Ark.)

VI группа — *Belemnitella junior* Now.,

и наш материал:

I группа — *Belemnella arkhangeliskii* Najd.

II группа — *Belemnella lanceolata lanceolata* (Schloth.)

V группа — *Belemnitella mucronata mucronata* (Ark.).

Индексация видов и подвигов приведена в табл. 9. Техника расчетов по Т-методу (см. табл. 8) довольно проста. Сначала составляется сводная таблица средних значений признака для всех исследуемых видов и подвигов и находятся средние арифметические для каждой группы. Затем для каждой группы отдельно вычисляется отклонение средней вида (или подвида) от средней группы, полученные отклонения (d) возводятся в квадрат и суммируются сначала внутри групп, а затем по всем группам. Полученная сумма квадратов отклонений по всем группам делится на количество степеней свободы для групп (равное количеству сравниваемых единиц минус количество единиц в одной группе). В результате этого находится оценка дисперсии по данному признаку для всех исследуемых единиц (видов и подвигов). Делением оценки дисперсии на корень квадратный из количества сравниваемых единиц (в нашем случае 30—шесть групп по 5 единиц) получается значение ошибки дисперсии. Из таблиц студентизированного размаха берется значение q , соответствующее количеству степеней свободы для всей коллекции (f), количеству сравниваемых единиц (k) и выбранному уровню значимости (α). Последний, обычно, берется 95%.

Произведение студентизированного размаха на ошибку дисперсии $q \cdot \frac{s}{\sqrt{k}}$ — дает максимальное допустимое рас-

РАСЧЕТ

допустимого расхождения по индексу Новака
Т-методом множественного сравнения

$N=1117$ —количество исследованных ростров

$k=30$ — количество сравниваемых единиц (6 групп по 5 единиц)

$l=5$ — количество сравниваемых единиц в группе

$f=N^6-k=1087$ —количество степеней свободы для всей коллекции

$F=k-1=25$ —количество степеней свободы для групп

d —отклонение средней вида (подвида) от средней группы

$\Sigma d^2=154,912$ —сумма квадратов отклонений по всем группам

$$S^2 = \frac{\Sigma d^2}{E} = 6,1965 \text{—оценка дисперсии}$$

$$\frac{S}{\sqrt{k}} = 0,458 \text{—ошибка дисперсии}$$

$q_{f,k,\alpha} = 5,25$ —стьюдентизированный размах (берется из таблиц)

$$DR = q \frac{S}{\sqrt{k}} = 2,3 \text{—допустимое расхождение}$$

хождение между средними значениями признака исследуемых таксономических единиц. Если разность средних значений превышает допустимое расхождение, то исследуемые пробы по данному признаку следует отнести к различным естественным совокупностям.

Т-метод позволяет сравнивать между собой любую пару из C^2_n возможных сочетаний,

где n —число сравниваемых единиц (видов и подвидов), или, в нашем случае, $C^2_{30}=435$ возможных сравнений.

Сопоставление результатов расчета допустимого расхож-

Средние значения признаков для видов и подвидов

	1	2	3	4	5	6
А	8,4	10,1	12,1	7,6	13,2	12,8
В	4,7	8,9	11,1	4,7	16,4	11,3
С	1,63	4,1	12,1	6,0	18,0	8,1
Д	0,3	11,2	9,1	8,7	21,0	9,8
Е	5,34	8,4	8,2	5,8	20,0	13,4
Среднее значение для групп	3,95	8,54	10,52	6,56	17,7	11,08

Индексация видов и подвидов по группам дана в табл. 9.

Группы	I					II					III					IV					V					VI									
	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E					
Виды																																			
<i>Bel. pensagensis</i>	A	X																																	
<i>Bel. arkhangel'skii</i>	B																																		
<i>Bel. kazimiroviciensis</i>	C																																		
<i>Bel. skobolev'skii</i>	D																																		
<i>Bel. latseobata latseobata</i>	E																																		
<i>Bel. latseob. occidentalis</i>	A																																		
<i>Bel. gracilis gracilis</i>	B																																		
<i>Bel. latseob. latseob.</i>	C																																		
<i>Bel. latseobata</i>	D																																		
<i>Bel. latseobata</i>	E																																		
<i>В. пажитов</i>	A																																		
	B																																		
	C																																		
	D																																		
	E																																		
	A																																		
	B																																		
	C																																		
	D																																		
	E																																		
	A																																		
	B																																		
	C																																		
	D																																		
	E																																		
	A																																		
	B																																		
	C																																		
	D																																		
	E																																		
	A																																		
	B																																		
	C																																		
	D																																		
	E																																		
	A																																		
	B																																		
	C																																		
	D																																		
	E																																		

Таблица 9

Сопоставление некоторых видов родов *Veletnitella* и *Veletnitella* (взрослая стадия развития по индексу Новака I—методом множественного сравнения)

Материал: 1. Коллекция: I группа А, В, С, D; II группа А, В, С; III группа А, В, С, D, E; IV группа А, В, С; V группа А, В; VI группа А, В, С, D.

2. Коллекция Д. П. Найдина: II группа E; IV группа D, E; V группа D, E; VI группа E.

3. Коллекция В. В. Мозгового: I группа E; II группа D; V группа C.

Условные обозначения:

- X — существенные различия
- — несущественные различия
- — граничные значения

дения по индексу Новака и аналогичных расчетов по относительной длине ростров взрослых стадий представлены соответственно на таблицах 9 и 10. Римскими цифрами здесь обозначены группы, латинскими буквами — виды и подвиды внутри групп. Границы между группами образуют систему треугольников и квадратов. Сравнение видов (или подвидов) внутри групп проводится в треугольниках путем нахождения точки пересечения сравниваемых видов (по принципу турнирных таблиц). Перечеркнутые клетки пересечения сравниваемых видов обозначают, что средние значения данных видов по данному признаку существенно отличаются друг от друга. Так, например, внутри треугольника группы *Belemnella arkhangeliskii* при сопоставлении видов группы по индексу Новака перечеркнутой остается лишь клетка пересечения видов, закодированных буквами В и Е, т. е. средние значения индекса Новака в пробах вида *Belemnella arkhangeliskii* Najdin из долины Вислы (проба В) и из Саратовского Поволжья (проба Е) не отличаются между собой. Остальные виды между собой по средним значениям этого признака отличаются существенно.

Сравнение интересующего нас вида по средним значениям данного признака с видами из других групп производится в соответствующих квадратах. Например, тот же вид *Belemnella arkhangeliskii* не отличается по средним значениям индекса Новака от *Bel. gracilis gracilis* (в понимании Р. Конгеля — II группа С), и от *Belemnitella najdini* как из коллекции Р. Конгеля (IV—В, С), так и из коллекции Д. П. Найдина (IV—Е). От остальных исследованных видов *Bel. arkhangeliskii* по средним значениям индекса Новака отличается существенно.

Совпадение результатов сравнения по критерию Стьюдента и по Т-методу множественного сравнения составляет около 99%, т. е. практически соответствует уровню значимости по критерию Стьюдента.

Таблицы 9 и 10 позволяют не только сравнивать отдельные виды между собой или один вид (подвид) со всеми остальными видами (подвидами) коллекции, но и сравнивать один и тот же вид, описанный различными исследователями, т. е. позволяют определять однозначность понимания объема того или иного вида (или подвида) различными исследователями. Например, как уже указывалось выше, в первой группе под буквой В закодирован вид *Bel. arkhangeliskii* из коллекции Р. Конгеля, а под буквой Е — тот же вид из на-

Группы	I					II					III					IV					V					VI																													
	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E																				
<i>Bel. pensuensis</i>	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X										
<i>Bel. azkharzelskii</i>	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X					
<i>Bel. kasimirovicensis</i>	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X					
<i>Bel. skolozdovnae</i>	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X					
<i>Bel. azkharzelskii</i>	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X
<i>Bel. lanceolata lanceolata</i>	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X
<i>Bel. lanceol. occidentalis</i>	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X
<i>Bel. gracilis gracilis</i>	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X
<i>Bel. lanceolata lanceolata</i>	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X
<i>Bel. lanceolata</i>	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X
<i>B. mitros</i>	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X
— " —	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X
— " —	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X
<i>B. Langei</i>	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X
— " —	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X
— " —	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X
<i>B. pajdini</i>	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X
— " —	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X
<i>B. Langei Langei</i>	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X
<i>B. Langei pajdini</i>	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X
<i>B. micropata</i>	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X
— " —	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X
<i>B. micropata micropata</i>	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X
— " —	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X
<i>B. micropata micropata</i>	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X
<i>B. praevictor media</i>	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X					
<i>B. junior</i>	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X	B	X	X	X	X
— " —	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X	C	X	X	X	X
<i>B. novaki</i>	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X	D	X	X	X	X
— " —	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X	E	X	X	X	X
<i>B. junior</i>	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X	A	X	X	X	X

Таблица 10

Сопоставление некоторых видов родов *Belemnitella* и *Belemnitella* (взрослая стадия) по относительной длине ростра Т-методом множественного сравнения

Условные обозначения на табл. 9.

шей коллекции. Они не отличаются не только между собой, но и по характеру взаимоотношения с другими исследованными видами и подвидами. Это свидетельствует как об однозначности понимания объема вида *Bel. arkhangel'skii* P. Конгелем и нами, так и о незначительной географической изменчивости форм, описываемых под этим названием.

В группе *B. micropata* под буквами А и В закодирован вид *Belemnitella micropata* из коллекции P. Конгеля, происходящей из двух последовательных горизонтов кампана — γ и $\alpha + \beta$ (по P. Конгелю) долины Вислы. Образцы этого вида отличаются между собой (как по критерию Стьюдента, так и по Т-методу) и от *B. micropata micropata* из нашей коллекции (V группа—С) и из коллекции Д. П. Найдина (V группа—Д), в то время как последние между собой не отличаются и характер их взаимоотношений с другими видами идентичен. Это свидетельствует о том, что объем вида *B. micropata* P. Конгель понимал слишком широко и что вполне оправдано выделение Д. П. Найдиным в составе этого вида ряда подвигов и отдельных видов; объем подвида *B. micropata micropata* Д. П. Найдиным и нами понимается однозначно. Возможно, часть образцов, описанных P. Конгелем под *B. micropata* из кампана γ принадлежит *B. minor* (*B. langei minor* в понимании Д. П. Найдина), т. к. с последними они обнаруживают большое сходство.

Объемы подвигов *Belemnitella langei* и *B. l. najdini* Д. П. Найдиным и P. Конгелем понимаются однозначно. Пробы этих подвигов из коллекций обоих исследователей не отличаются между собой. Некоторое незначительное отличие в характере взаимоотношений с другими исследованными видами вполне объяснимо влиянием факторов географической изменчивости, особенно в образцах Д. П. Найдина, происходящих из различных пунктов Русской платформы.

Нам хочется указать еще на одну особенность таблиц 9 и 10. Допустим, что в тех или иных отложениях встречены образцы предположительно нового вида (подвида), которые можно отнести к одной из наших групп. В этом случае после замеров и предварительной математической обработки (нахождение средней и дисперсии) достаточно вставить данные по этим образцам в соответствующую группу (табл. 8), предварительно вычеркнув из этой группы вид-дублет. Подобными в первой группе является *B. arkhangel'skii*, повторяющийся дважды (В и Е), во второй — *B. lanceolata lanceolata* (А и Д) и в III—VI группах вычеркивается значение одного из

последовательных горизонтов любого вида (подвида). Нет необходимости производить вновь все расчеты. Достаточно пересчитать среднюю для группы, в которую вносятся новые данные, и итоговый расчет. Фактически так нами и сделано при сравнении образцов из нашей коллекции с образцами из коллекции Р. Конгеля и Д. П. Найдина.

Подводя итоги нашим предварительным исследованиям, можно сделать следующие выводы.

1. Применению математических методов в палеонтологии должен предшествовать глубокий палеобиологический анализ исследуемого материала. При математической обработке данных по любому признаку ископаемого прежде всего должна учитываться биологическая значимость данного признака для животного.

2. Применение методов математической статистики имеет огромное значение при обработке палеонтологического материала. Но оно далеко не ограничивается решением вопроса о принадлежности тех или иных образцов ископаемых к тому или иному виду. Возможности использования математических методов в палеонтологии гораздо шире, а полученная объективная информация может быть несравненно объемнее и глубже.

3. Систематическая значимость морфологических признаков ископаемых организмов различна. Она зависит от положения изучаемой совокупности в общей систематике. Если на уровне вида диагностичны одни, то на других уровнях могут быть диагностичными другие признаки.

4. Удобным способом выявления диагностических признаков может быть одномерный статистический анализ по возможно большему числу признаков для 3-х—4-х близких видов при 15—20 индивидуумах в пробах.

5. Так называемые «недиагностические» признаки при статистической обработке материала несут не меньший, а по ряду вопросов несравненно больший объем информации, нежели признаки диагностические.

6. Применение Т-метода множественного сравнения позволяет анализировать и сравнивать между собой большое количество исходного материала, с очень высокой степенью достоверности позволяет проводить итоговые сравнения по различным родственным группам ископаемых.

7. Т-метод множественного сравнения позволяет судить об однозначности или неоднозначности понимания объема того или иного вида (подвида) различными и даже одним исследо-

вателем, а при соответствующем материале — о влиянии географической изменчивости.

8. При изучении новых видов Т-метод множественного сравнения позволяет проводить сравнение со всеми известными видами данного рода, являясь объективным критерием выделения новых видов (подвидов).

Л и т е р а т у р а

1. Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. Изд-во иностр. лит., М. 1947.
 2. Майр Э., Линсли Ю., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. Изд. иностр. лит., М. 1956.
 3. Миллер Р., Кан Дж. Статистический анализ в геологических науках. Изд. «Мир», М. 1965.
 4. Найдин Д. П. Верхнемеловые белемниты Западной Украины. Тр. МГРИ, т. XXVII, 1952.
 5. Найдин Д. П. Верхнемеловые белемнителлы и белемнеллы Русской платформы и некоторых сопредельных областей. БМОИП, отд. геол., т. XXXIX (4), 1964.
 6. Плохинский Н. А. Биометрия. Изд. Сибирского отд. АН СССР, Новосибирск, 1961.
 7. Таболякова В. Я. Биометрическое изучение рода *Viviparus* из понтических отложений Керченского полуострова и юга Бессарабии. Палеонт. ж. № 1, 1959.
 8. Таболякова В. Я. Биометрическое изучение киммериджских представителей рода *Viviparus*. Палеонт. ж. № 2, 1960.
 9. Урбах. Математическая статистика для биологов и медиков. Изд. АН СССР, М. 1963.
 10. Шеффе Г. Дисперсионный анализ. Гос. изд. физ-мат. лит-ры, М., 1963.
 11. Вигма В. Н. Some aspects of the theory and practica of quadtitative invertebrata paleontology, Journ. Paleont., 22, 1948.
 12. Jmbrie J. The place of biometries in taxonomy. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 108, art. 2, 1956.
 13. Kongiel R. On Belemnites from sediments in the Vistula valley. Prace Muzeum Ziemi, prace paleozoologiczne, N 5, Warszawa, 1962.
 14. Simpson G. G. Quantitative Zoology. New York, 1960.
-