

Т. Л. ЗАХАРОВА, В. А. ЗАХАРОВ

ОПЫТ БИОМЕТРИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ДВУСТВОРОК С ПОМОЩЬЮ ЭВМ

Все возрастающая детализация стратиграфических работ приводит к необходимости детальных систематических исследований. Изучение видов в палеонтологии все более и более приближается к изучению и сравнению ископаемых популяций: совокупности экземпляров вида входящих в единый ископаемый автохтонный (неперемещенный) танатоценоз. В результате проведения на обнажениях тафономических и литологических наблюдений и последующего палеоэкологического и литологического анализом удается определить: являются ли содержащиеся в слое окаменелости захороненными на месте жизни или же перемещенными из других мест после смерти. Выборки, сделанные палеонтологом из ценозов, захороненных на месте жизни, очень ценны для систематики; они характеризуют популяцию вида, обитавшую на месте захоронения. Изучение внутри- и межпопуляционной изменчивости ставит на объективную основу установление диагностических признаков вида. Работа с массовым материалом — выборками из популяций — требует более объективных, чем визуальные наблюдения, методов сравнения. Одним из таких методов, давно уже признанных в биологии и геологии, является биометрический метод. Этот метод наиболее эффективен при изучении внутривидовой, в особенности межпопуляционной изменчивости, поскольку основные отличия между популяциями чаще всего количественные [2].

Нами исследованы два вида двустворчатых моллюсков: *Astarte (Astarte) lopsiyaensis* Zakh. и *A. (A.) lyapinensis* Zakh. из кимериджских отложений (верхняя юра) на Северном Урале (реки Лопсия и Толья*). Морские отложения кимериджа на реках Лопсии и Толье представлены глинами мощностью около 100 м. Астарты являются наиболее обильными по всему разрезу окаменелостями. Вид *A. (A.) lopsiyaensis* встречается в большом количестве в голубовато-серых глинах верхнего кимериджа. Раковины хорошей сохранности, захоронены без определенной ориентировки и сортировки. Совместно с представителями этого вида встречается один и тот же комплекс беспозвоночных. Тафономические и палеоэкологические наблюдения показывают, что захоронение раковин происходило в относительно спокойной среде, на месте либо вблизи от места жизни популяций. Условия обитания вида, вероятно, оставались близкими в течение всей его жизни. Вид *A. (A.) lyapinensis* встречается очень часто в нижнекимериджских глинах на р. Толье и в основании

* Виды описаны в монографии по астартидам [1].

верхнекимериджских глин на р. Лопсии. Раковины хорошей сохранности. Сопровождающий асарт комплекс окаменелостей на р. Толье богаче такового с р. Лопсии. Ископаемые танатсенозы близки к автохтонным.

Палеоэкологический анализ показывает, что условия жизни популяций были близки, однако лопсинская жила в более спокойной (более глубоководной) обстановке, чем тольинская.

Каждый из рассмотренных видов представлен в коллекции двумя выборками из двух популяций. Выборки были сравнены между собой попарно по каждому из признаков с помощью следующих статистических критериев: Колмогорова-Смирнова, в основе которого лежит сравнение рядов накопленных частостей, критерия χ^2 , основанного на сравнении частот двух распределений, и двух параметрических критериев различия: критерия Стьюдента (сравнение математических ожиданий двух статистических совокупностей) и критерия Фишера (сравнение дисперсий двух статистических совокупностей). С помощью этих критериев решается вопрос, являются ли две заданные эмпирические совокупности выборками из одной (нулевая гипотеза) или из разных генеральных совокупностей. Алгоритм вычисления критерия Колмогорова-Смирнова (λ) следующий. Выписываются в порядке возрастания все значения одноименных признаков двух совокупностей; проставляются частоты обоих рядов. Если варианта относится к первой совокупности, ставится единица, ко второй — ноль, и так для всего ряда чисел. Вычисляются накопленные частоты. Деля накопленные частоты на число вариант каждого ряда, находим накопленные частоты. Определяем максимальную разность между накопленными частотами отдельных рядов чисел $\lambda^2 = D^2 \frac{N_1 \cdot N_2}{N_1 + N_2}$.

Если вычисленный критерий $\lambda^2 > \lambda_{01}^2$ (однопроцентный верхний критерий значимости коэффициента λ^2), то две выборки относятся к разным генеральным совокупностям. Если $\lambda^2 \leq \lambda_{05}^2$ (пятипроцентный нижний критерий значимости λ^2), то две рассматриваемые выборки являются выборками из одной генеральной совокупности. Таким образом, нулевая гипотеза справедлива при $\lambda_{01}^2 > \lambda^2 \leq \lambda_{05}^2$. Критерий χ^2 решает вопрос об однородности эмпирического материала: если окажется, что две эмпирические совокупности распределены одинаково, то их можно считать выборками из одной генеральной совокупности. Вычисление критерия χ^2 производится по формуле

$$\chi^2 = \frac{1}{N' N''} \sum_{i=1}^K \frac{(N'_i N'' - N_i' N_i'')^2}{N_i' + N_i''},$$

где N' и N'' — объемы соответственно первого и второго распределений; N'_i и N_i'' — число вариант совокупности, содержащееся в определенном интервале; K — число интервалов [3]. Вычисленное χ^2 сравнивается с критическими значениями χ_{01}^2 и χ_{05}^2 . Нулевая гипотеза справедлива при выполнении следующего неравенства: $\chi_{01}^2 > \chi^2 \leq \chi_{05}^2$. Критические значения χ_{01}^2 и χ_{05}^2 зависят от числа степеней свободы f , а таблицы этих критических значений приведены в приложениях у В. Урбаха [3, табл. XIX].

При помощи критерия Стьюдента (t) сравниваются математические ожидания двух статистических совокупностей и решается вопрос: является ли расхождение между средними двух выборок значимым, т. е. что

* $\lambda_{05}^2 = 0,5 \ln 40 = 1,84$; $\lambda_{01}^2 = 0,5 \ln 200 = 2,65$.

это — расхождение между средними двух выборок, относящихся к разным генеральным совокупностям, или нет? Условие отказа от нулевой гипотезы $|t_{\text{выч}}| > t_{\alpha}$, т. е. расхождение между двумя средними объясняется принадлежностью выборок к разным генеральным совокупностям

$$|t_{\text{выч}}| = \frac{x_I - x_{II}}{S_{x_I - x_{II}}}$$

где x_I, x_{II} — математические ожидания выборок,

$$S_{x_I - x_{II}} = \sqrt{\frac{(N_I - 1) D_I + (N_{II} - 1) D_{II}}{N_I + N_{II} - 2} \cdot \frac{N_I + N_{II}}{N_I N_{II}}}$$

D_I, D_{II} — дисперсии выборок.

Критерий Фишера (F) дает ответ на тот же вопрос, что и критерий Стьюдента, но сравнение выборок ведется по дисперсиям статистических совокупностей

$$F = \frac{\sigma_I^2}{\sigma_{II}^2}$$

Если $|F_{\text{выч}}| > |F_{\alpha}|$, то нулевая гипотеза отвергается.

По описанным выше алгоритмам составлены программы, и с их помощью на ЭВМ были обработаны результаты биометрического изучения популяций.

Вид *Astarte (Astarte) lopsiyaensis* Zakh. из верхнего кимериджа р. Лопсии представлен двумя выборками из двух разновозрастных популяций: выборка А из зоны *Aulacostephanus mutabilis*, выборка Б из зоны *Virgatatioceras* sp. Из зоны *Aulacostephanus eudoxus*, расположенной между означенными, материал не был собран. В выборке из ранней популяции измерено 95 экземпляров (правые и левые створки), в выборке из более поздней популяции — 82 экземпляра.

Вид *Astarte (Astarte) lyapinensis* Zakh. представлен двумя выборками А' из зоны *Rasenia uralensis* нижнего кимериджа р. Толыи, выборка Б' из основания зоны *Aulacostephanus mutabilis* верхнего кимериджа р. Лопсии. В выборке А' измерено 24 экземпляра (правые и левые створки), в выборке Б' — 30 экземпляров. Измерялись и вычислялись следующие величины (рис. 1): длина раковины (Д), высота (В), коэффициенты удлиненности (В/Д) и выпуклости (Вп/В), длина передней части (ДПЧ), коэффициент скошенности (ДПЧ/Д), апикальный угол (А).

Для всех популяций были построены кривые распределения значений по апикальным углам, коэффициентам скошенности, удлиненности, выпуклости (рис. 2, 3) и поля корреляции некоторых из этих значений (рис. 4—7). Как видно из графиков, выборки из двух популяций одного вида отличаются одна от другой. Для определения степени различия двух выборок они были сравнены попарно между собой с помощью вышеописанных статистических критериев.

Сравнение признаков вида *A. (A.) lopsiyaensis* Zakh. производилось по правым и левым створкам отдельно во избежание повторов. Сравнение признаков вида *A. (A.) lyapinensis* Zakh. производилось по правым и левым створкам совместно из-за ограниченности материала. Результаты сведены в таблицу.

Как видно из таблицы, для вида *A. (A.) lopsiyaensis* все критерии дают отрицательный ответ на вопрос о принадлежности выборок к одной генеральной совокупности только по апикальному углу*. Коэффициент

* Кроме критерия Фишера по левым створкам.

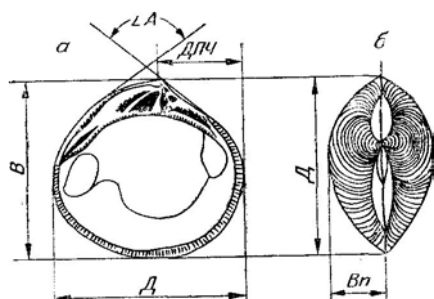


Рис. 1. Строение раковины астартиды и измеренные параметры:

а — вид с внутренней стороны, б — вид со стороны верхнего края. Д — длина, В — высота, Bn — выпуклость, ДПЧ — длина передней части, А — апикальный угол.

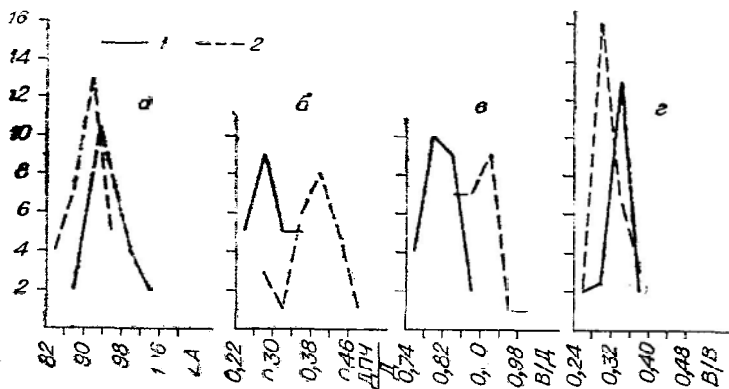


Рис. 2. Кривые распределения значений апикальных углов (а), коэффициентов скошенности (б), коэффициентов удлиненности (в) и коэффициентов выпуклости (г) по выборкам из популяций:

1 — типового подвида *Astarte* (A.) *lyapinensis lyapinensis*, 2 — *toliyaensis*.

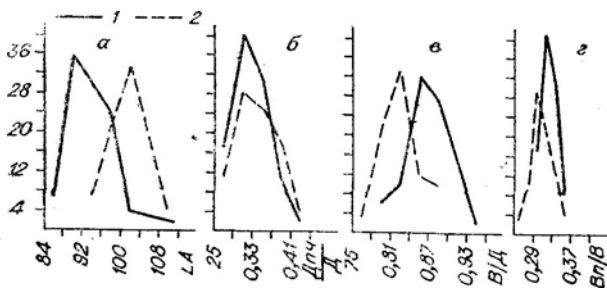


Рис. 3. Кривые распределения значений апикальных углов (а), коэффициентов скошенности (б), коэффициентов удлиненности (в) и коэффициентов выпуклости (г) по двум выборкам из популяций:

1 — типового подвида *Astarte* (A.) *lopsiyaensis lopsiyaensis*; 2 — A. (A.) *lopsiyaensis improvisa*.

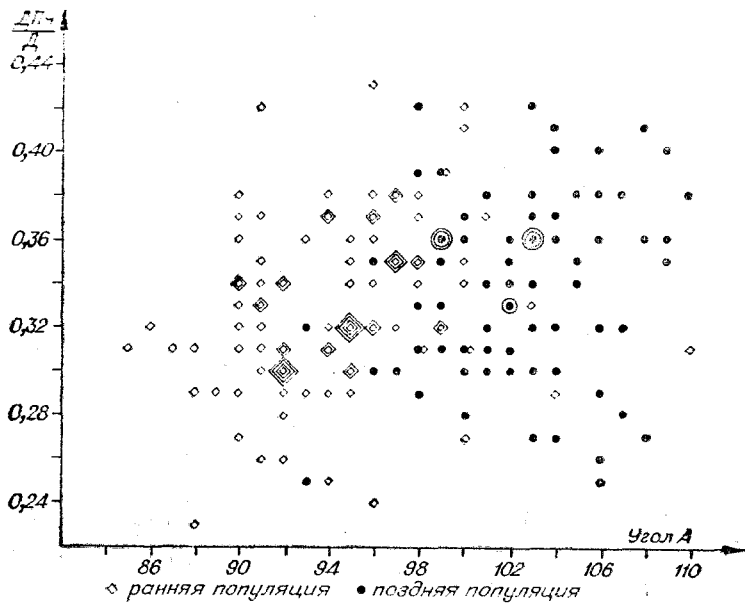


Рис. 4. Поля корреляции значений коэффициента скошенности ДПЧ/Д и апикального угла А у *A. (A.) lopsiyaensis lopsiyaensis* (квадратики) и *A. (A.) lopsiyaensis improvisa*.

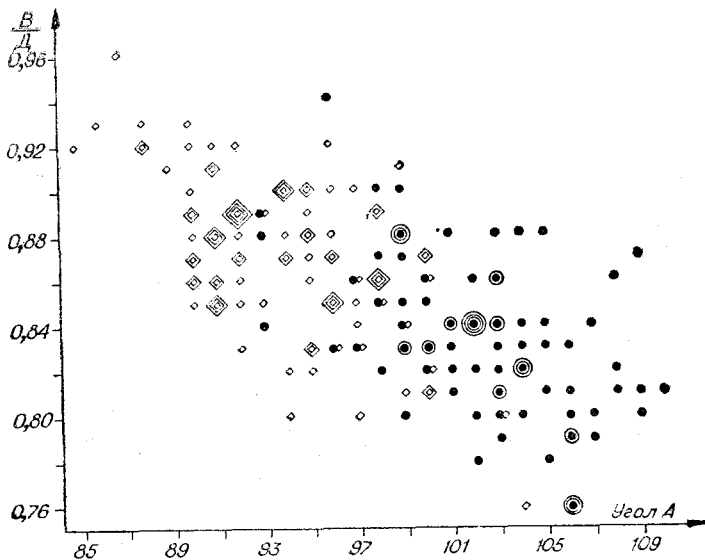


Рис. 5. Поля корреляции значений коэффициента удлиненности В/Д и апикального угла А у тех же видов, что на рис. 4.

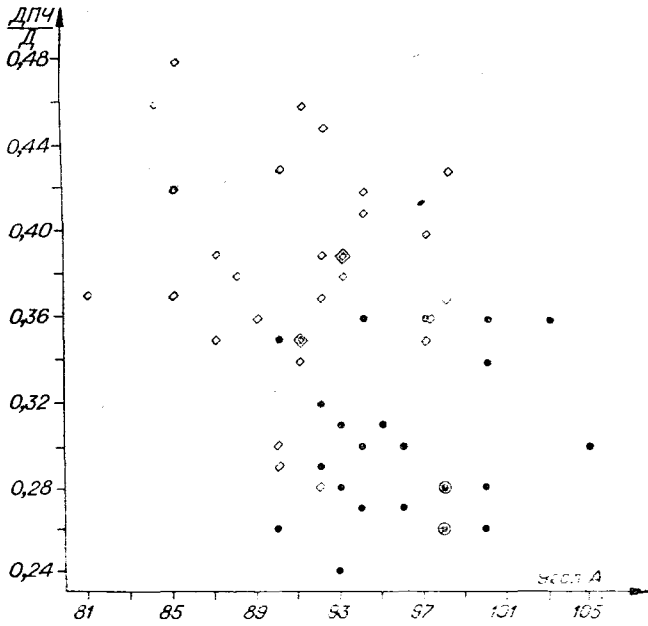


Рис. 6. Поля корреляции значений коэффициентов скошенности ДПЧ/Д и апикального угла А у А. (А.) *lyapinensis lyapinensis* (кружки) и А. (А.) *lyapinensis toliyanensis*.

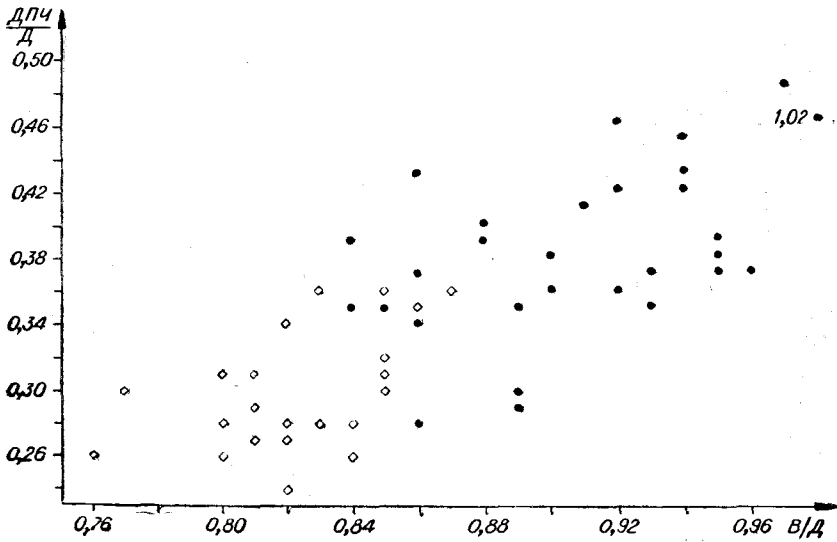


Рис. 7. Поля корреляции значений коэффициента скошенности ДПЧ/Д и коэффициента удлиненности В/Д у тех же подвидов, что на рис. 6.

Критерий	<i>Astarte (Astarte) lopsiyaensis</i>								<i>A. (A.) lyapinensis</i>			
	Створки											
	правые				левые				правые и левые			
	$\frac{B}{D}$	$\frac{Bn}{B}$	$\frac{ДПЧ}{D}$	LA	$\frac{B}{D}$	$\frac{Bn}{B}$	$\frac{ДПЧ}{D}$	LA	$\frac{B}{D}$	$\frac{Bn}{B}$	$\frac{АПЧ}{D}$	LA
Колмогорова-Смирнова	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-
χ^2	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+
Стьюдента	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-
Фишера	+	+	+	-	+	+	-	+	-	-	+	-

Примечание: + да, - нет.

систематического различия (коэффициент Майра) по этому признаку равен 1,18. Поля корреляции перекрывают одно другое менее чем на 75%. Для вида *A. (A.) lyapinensis* все критерии дают отрицательный ответ на вопрос о принадлежности выборок к одной генеральной совокупности только по коэффициенту удлиненности. Коэффициент систематического различия по этому признаку равен 1,15. Поля корреляции перекрывают одно другое менее чем на 75%. Анализируемые выборки значительно расходятся также и по ряду других признаков (см. табл.).

Итак, биометрическое изучение показывает, что популяции обоих видов относятся к разным генеральным совокупностям, соответствующим в систематике наименьшему таксону — подвидам. Единственно, что противоречит этому выводу, — величины коэффициентов систематического различия, которые меньше рекомендуемого допустимого 1,28, хотя и очень близки к нему. Однако абсолютная величина коэффициента систематического различия, как указывал и Э. Майр, не может иметь решающего значения при таксономическом разделении [2]. Необходимо учитывать все многообразие признаков.

ВЫВОДЫ

1. В результате биометрического изучения межпопуляционной изменчивости двух кимеридских видов астарта (двустворки) на Северном Урале, эти виды — *Astarte (A.) lopsiyaensis* и *A. (A.) lyapinensis* — были разделены каждый на два подвида: *A. (A.) lopsiyaensis lopsiyaensis* (популяция А) и *A. (A.) lopsiyaensis improvisa* (популяция Б); *A. (A.) lyapinensis lyapinensis* (популяция Б') и *A. (A.) lyapinensis toliyaensis* (популяция А').

2. Проведенные в поле тафономические наблюдения и палеоэкологический анализ указывают на сходные условия существования популяций каждого вида. Следовательно, морфологические изменения в популяциях могут быть объяснены лишь как результат стабилизирующего действия отбора, т. е. эволюционными причинами.

ЛИТЕРАТУРА

- Захаров В. А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири и условия их существования (семейство *Astartidae*). Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 113, 1970.
- Майр Э., Ленсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. ИЛ, 1956.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы. «Наука», 1964.