

Ю. В. Заика

К ТАКСОНОМИИ ОРДОВИКСКИХ ЛИХЕНАРИИД (TABULATA) ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

В настоящее время в верхней части дарривилского яруса и в верхнем ордовике на Приполярном Урале выявлено 18 видов табулятоморфных кораллов, среди которых наиболее распространены представители отряда Lichenariida [1, 2]. Новые виды из родов Lessnikovaea Sokolov, 1951 и Lichenaria Winchell et Schuchert, 1895 на Приполярном Урале были установлены Б. С. Соколовым из разрезов по рекам Косью и Кожим на основании количественных различий диаметра кораллитов, а также степени их размерной дифференциации. При этом указанные в источнике первоописания [1] объемы типовых выборок (до 10 колоний) недостаточны для доказательства статистически достоверных различий количественных видовых признаков. Необходимо отметить, что во многих публикациях ставится под сомнение таксономическое значение ряда размерных характеристик, подверженных у табулят широкой модификационной изменчивости [3–7]. Тем не менее при наличии массового материала для статистического исследования по количественным признакам могут быть подтверждены или опровергнуты видовые и внутривидовые различия табулят [7, 8].

С целью уточнения систематического состава лихенариид производилось изучение массового материала из обнажений чердынского и тыпыльского горизонтов («лландейло» и «карадож») в правобережье р. Косью (район устья ручья Зыб-кыталан-иоль, местонахождение голотипа и паратипов Lichenaria arctica Sokolov, 1951) и р. Кожим (район урочища Последняя Тоня), собранного геологами О. Н. Андреевой и Ю. Б. Евдокимовым в 1966–1967 гг. Всего из этих местонахождений исследованы 34 колонии Lessnikovaea и 70 колоний Lichenaria (всего более 200 шлифов), на которых выполнены измерения минимальных и максимальных диаметров кораллитов, максимальной толщины стенки, частоты расположения днщ и развития септальных образований. Полученные данные по тем количественным признакам, на которых Б. С. Соколовым были обоснованы видовые различия, сгруппированы в вариационные ряды и проанализированы с применением основных статистических показателей совокупности [9–11]. После определения интервалов вариации морфометрические лимиты, указанные Б. С. Соколовым при описании рассматриваемых видов, сопоставлялись с установленными на изучаемых совокупностях достоверными вероятностями для подтверждения или опровержения достоверных различий признаков.

Виды Lichenaria arctica Sokolov, 1951, L. markini Sokolov, 1951 и L. expressa Sokolov, 1951 различаются по величине диаметра кораллитов и их размерной дифференциации (табл. 1). Вариационный размах размеров поперечных сечений ячеек изученной выборки Lichenaria содержит в качестве единиц совокупности все указанные в табл. 1 величины. Тем не менее при построении и последующем анализе вариационной кривой обнаружена неоднородность выборки. Так, получен многовершинный полигон распределения минимальных и максимальных

Таблица 1. Диагностические признаки видов рода Lichenaria среднего ордовика Приполярного Урала (по [1])

Вид	Диаметр кораллитов, мм	Дифференциация, мм
L. arctica	0,80–1,25	0,45
L. markini	1,20–1,60	0,40
L. expressa	1,80	0,0

диаметров кораллитов (рис. 1), а также установлены высокие значения коэффициента вариации (табл. 2), которые превышают характерные для однородной выборки 10% [11]. Многовершинность (наличие нескольких модальных классов) может отражать дифференциацию ячеек в полипниках Lichenaria, характеризуя устойчивые размерные классы полипов, обозначающие стадии роста. При этом в поперечных сечениях колоний должны наблюдаться резкие (в пределах долей от указанной в табл. 1 степени дифференциации) изменения диаметров кораллитов и их устойчивое сохранение на некотором протяжении роста, что на изученном материале не прослеживается закономерно. Наличие нескольких модальных классов при достаточном количестве материала может также быть показателем смешения в одной выборке нескольких самостоятельных совокупностей (различных или разновозрастных палеопопуляций одного либо разных видов), каждую из которых следует анализировать отдельно. Если средние значения вариант, группирующихся вокруг модальных классов многовершинной кривой, статистически различаются, то эти единицы принадлежат к отдельным вариационным рядам. Как наиболее наглядный метод сравнения

средних арифметических использовалось правило, согласно которому единицы вариационного ряда, расположенные в интервале трех стандартных отклонений (3σ) от среднего арифметического значения, относятся к данной совокупности с вероятностью до 0,997 [11]. В изучаемом примере наблюдаются три пика кривой распределения минимальных диаметров кораллитов и два – максимальных (рис. 1). Среднее арифметическое третьей группы вариант минимальных размерных классов выходит за пределы 3σ , тогда как первые две средние размещаются в указанном интервале (рис. 1). Выборка максимальных диаметров также статистически неоднородна.

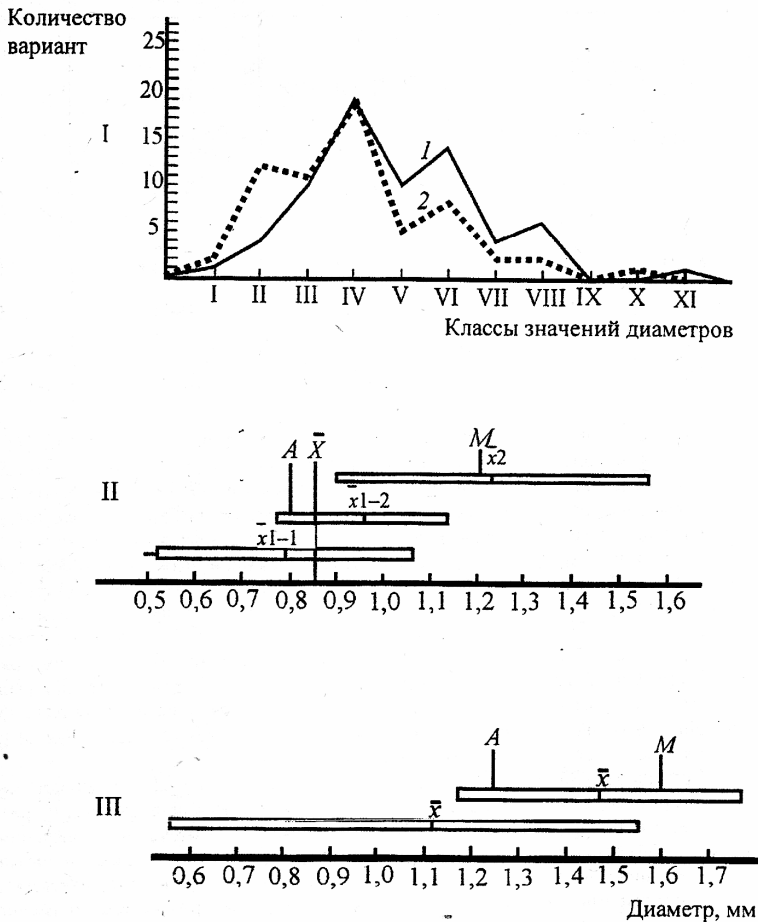


Рис. 1. Параметры вариации выборки рода *Lichenaria*.

I – полигон распределения минимальных (1) и максимальных (2) диаметров кораллитов; II – определение достоверности различий средних арифметических полимодального полигона распределения минимальных диаметров кораллитов (*A* – *L. arctica*, *M* – *L. markini*); \bar{x}_{1-1} и \bar{x}_{1-2} – средние арифметические одноомодальных пиков *L. arctica*, соответствующих классам значений I–IV и V–VI; \bar{x} – их общая средняя арифметическая; \bar{x}_2 – среднее значение классов VII–VII; III – средние арифметические основных пиков кривой распределения максимальных диаметров кораллитов (*A* – *L. arctica*, *M* – *L. markini*) и их сопоставление с доверительными интервалами (трима стандартными отклонениями от \bar{x}). Уровень значимости равен 0,01.

Таблица 2. Параметры вариационных кривых диаметров кораллитов в изученных совокупностях родов *Lichenaria* и *Lessnikovaea*

Статистический показатель	Род <i>Lichenaria</i>		Род <i>Lessnikovaea</i>	
	Минимальный диаметр	Максимальный диаметр	Минимальный диаметр	Максимальный диаметр
Средняя арифметическая \bar{x} , мм	0,917	1,249	0,948	1,257
Квадратическое отклонение (Σ/x^2)	2,065	5,035	1,930	2,448
Стандартное отклонение (σ)	0,173	0,270	0,242	0,272
Варианса (σ^2)	0,030	0,073	0,058	0,074
Коэффициент вариации (v)	18,860	21,600	25,500	21,760

Минимальное значение диаметра кораллитов *Lichenaria arctica* Sokolov, 1951, равно по [1] 0,8 мм, приблизительно совпадает со средним арифметическим наибольшей группы измерений (рис. 1) данного вариационного ряда. В то же время минимальный диаметр кораллита *L. markini* Sokolov, 1951 (1,2 мм) относится к статистически обособленной третьей части выборки. Максимальное поперечное сечение ячейки *L. arctica*, которое в описании [1] составляет 1,25 мм, размещается вблизи среднеарифметической полученного вариационного ряда, тогда как максимальный диаметр *L. markini* (1,6 мм), также представленный в данной выборке, с небольшой достоверностью принадлежит к интервалу 3σ . Таким образом, большая часть анализируемой совокупности принадлежит популяциям вида *L. arctica*, вариационный размах диаметров кораллитов которого, по нашим данным, расширяется до 0,5–1,5 мм с дифференциацией в 1,0 мм. При этом различия минимальных и максимальных диаметров кораллитов в колониях данного вида и в полипниках *L. markini* статистически достоверны. Потому, несмотря на перекрытие вариационного размаха размеров кораллитов, рассмотренные представители рода *Lichenaria*, выделенные главным образом по количественным признакам, самостоятельны. Единицы совокупности, соответствующие по размерам виду *L. expressa* Sokolov, 1951, очень малочисленны, обособлены от основной части выборки (рис. 1) и ниже не рассматриваются, так как недостаточны для статистического изучения.

Разделение рода *Lessnikovaea* Sokolov, 1951 на два вида: *L. spinosa* и *L. elegans* производилось Б. С. Соколовым (1951) по величине поперечного сечения кораллитов: ячейки первого дифференцированы по размерам в пределах 1,1–1,4 мм, а второго почти не дифференцированы и составляют 1,0 мм. В изученных поперечных сечениях колоний рода *Lessnikovaea* дифференциация кораллитов не проявлялась постоянно, так как, возможно, обозначает периодические фазы ускоренного роста полипников. Так, на основании распределения максимальных поперечных сечений кораллитов построен многовершинный вариационный ряд, при этом минимальные значения диаметров образовали одномодальный полигон, что указывает на ограниченные пределы колебания размерного уровня кораллитов в начальных стадиях роста и на дальнейшую периодичность увеличения колонии, связанную с делением ячеек. Возрастные уровни, отмечающие появление новых генераций полипов, на серийных поперечных срезах могут являться причиной дифференциации размеров и полимодальности кривой распределения максимальных диаметров. С этим связан и высокий коэффициент вариации (показатель неоднородности выборки), который для рядов минимальных и максимальных диаметров близок по значению, что подтверждается и достоверным (выше среднего) положительным коэффициентом корреляции (0,635).

При разграничении одномодальных групп максимальных диаметров статистически значимых различий не наблюдается, так как среднее арифметическое классов I и II, обособленных на полигоне распределения, находится в диапазоне 3σ основной части совокупности (рис. 2). Выделение классов VI и X, представленных единичными экземплярами, в отдельные пики объясняется ошибкой выборки, которая, таким образом, принадлежит одному и тому же виду и по диапазону варьирования размеров кораллитов содержит интервал изменчивости как *Lessnikovaea spinosa*, так и *L. elegans*, без проявления достоверных различий. Исходя из этого предлагается считать *L. elegans* синонимом *L. spinosa* как первого описанного представителя рода *Lessnikovaea* [1].

Автор благодарит О. П. Ковалевского (ВСЕГЕИ) за предоставление материалов и критические замечания, позволившие улучшить работу.

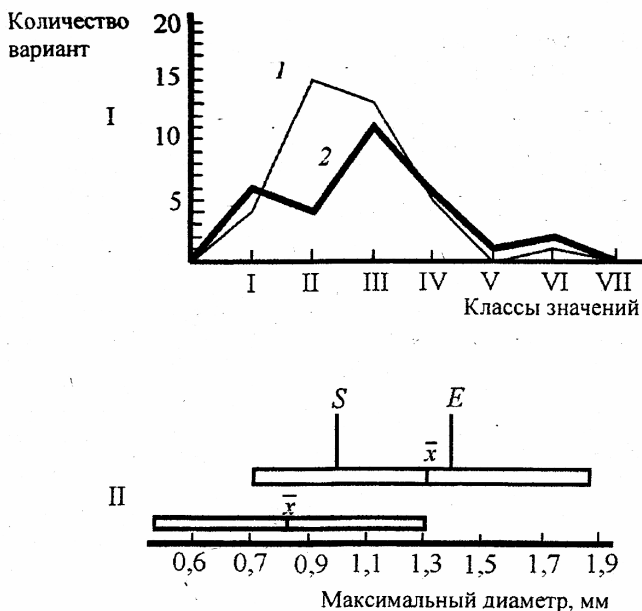


Рис. 2. Параметры вариации выборки рода *Lessnikovaea*.
 I – полигон распределения минимальных (1) и максимальных (2) диаметров кораллитов; II – средние арифметические основных пиков кривой распределения максимальных диаметров кораллитов (S – *L. spinosa*, E – *L. elegans*). Уровень значимости равен 0,01.

Summary

Zaika Yu. V. On taxonomy of the Lichenariida (Tabulata) from the North Urals.

Many species of tabulate corals were described earlier on the basis of quantitative (dimensional) characteristics. But for all that the type material was often too small in number to differentiate properly between species and populations, and as a consequence isolated populations of the same species might have been described under separate species names. Applying some primary biometrical methods makes it possible to substantiate whether the paleopopulation we investigate is an individual taxonomic unit.

Литература

1. Соколов Б. С. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Ч. I. Ордовик Западного Урала и Прибалтики // Труды Всесоюз. нефт. науч.-исслед. геол.-развед. ин-та. Нов. сер. Вып. 48. Л.; М., 1951.
2. Дембовский Б. Я., Ключкина М. Л., Наседкина В. А. и др. Ордовик Приполярного Урала. Палеонтология. Свердловск, 1991.
3. Келлер Н. Б. Формы изменчивости фаовитид и их роль в процессах видообразования // Табуляты и гелиолитоиды палеозоя СССР: Труды II Всесоюз. симпозиума по изучению ископаемых кораллов СССР. Вып. 1. М., 1971.
4. Тесаков Ю. И. К методике определения видовых критериев у табулят // Там же.
5. Тесаков Ю. И. Этуд миграции популяций табулят во времени // Этуды по стратиграфии. М., 1974.
6. Тесаков Ю. И. Табуляты. Популяционный и биостратиграфический анализ. М., 1978.
7. Stel J. H. Studies on the palaeobiology of favositids. Groningen, 1978.
8. Альховик Т. С., Баранов В. В. Популяционный анализ табулят // Отечественная геология. 2000. № 5.
9. Sokal R., Rohlf F. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. San Francisco, 1969.
10. Майр Э. Принципы зоологической систематики / Пер. с англ. М. В. Минь; Под ред. и с предисл. проф. В. Г. Гелтнера. М., 1971.
11. Роклицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1973.

Статья поступила в редакцию 15 ноября 2004 г.