

Т. Г. САРЫЧЕВА

**ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ГРАФИЧЕСКОГО МЕТОДА
В ИЗУЧЕНИИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРОДУКТИД**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем)

Каждый исследователь, который имеет дело с большим количеством сильно варьирующих особей, всегда испытывает необходимость найти какой-то объективный критерий для количественного учета степени изменчивости признаков и для выяснения взаимных связей между ними. Мне также пришлось столкнуться с этим при изучении изменчивости раковин *Antiquatonia besputaensis*, sp. n. из подмосковного нижнего карбона.

A. besputaensis, sp. n. — это небольшая раковина с сильно выпуклой брюшной створкой и колечкато вогнутой спинной. Максимальная ширина раковины примерно равна ее длине и приурочена к смычному краю. Обе створки покрыты радиальными ребрами, тонкими в области макушки и грубыми в передней половине раковины. В месте максимальной кривизны брюшной створки многие ребра выклиниваются или сильно утоньшаются. На всей поверхности брюшной створки рассеяны полые длинные иглы. На границе ушков и висцеральной части раковины неизменно располагается изогнутый ряд игл, в дальнейшем изложении называемый «боковой ряд». Другой ряд игл тянется вдоль смычного края.

Описываемый вид встречается иногда в массовом количестве в тарусских и стешевских слоях серпуховской свиты и является одним из самых изменчивых представителей нижнекаменноугольных *Antiquatonia*. Индивидуальной изменчивости подвержены почти все без исключения его внешние признаки, как-то: размеры, выпуклость ребер, правильность их чередования, количество игл и густота их расположения на всей поверхности створки и в боковом ряду и т. д. При этом максимум изменчивости наблюдается среди раковин, происходящих из слоев стешевского возраста.

Здесь необходимо напомнить, что время отложения тарусских слоев характеризовалось относительной устойчивостью в жизни бассейна, что можно заключить по типу осадков этого времени. Они выражены однородной толщей в 8—10 м светлых, то более, то менее мелкодетритусовых известняков, содержащих отдельные гнезда или целые слои богатые фауной, преимущественно брахиопод. Следующий за тарусским, стешевский век, напротив, отличался большой неустойчивостью и разнообразием условий образования осадков в бассейне, который находился в это время в каких-то, повидимому существенно отличающихся от тарусских условиях. Это видно из того, что сплошная толща однородных известняков в это время сменяется во всем Подмосковном бассейне невыдержанными в вертикальном и горизонтальном направлениях пачками мергелей, глин, криноидных известняков и всевозможными

комбинациями этих типов осадков. Фауна в стешевских слоях также распределена неравномерно: во многих местах присутствует в массовом количестве и отличается своим разнообразием.

Большинство видов стешевского времени дает большую вспышку изменчивости, — здесь появляется много новых разновидностей и даже новых видов. Такой период усиленной изменчивости наблюдается и у рассматриваемого вида *A. besputaensis*, sp. n. Если среди тарусских *A. besputaensis*, sp. n. преобладают средние формы, то среди стешевских они тонут в массе самых разнообразных отклонений. Повидимому, здесь имеет место то усиление изменчивости, которое, по мнению Шмальгаузена (1939 : 34—35), происходит обычно при изменении среды обитания после длительного периода развития вида в постоянной среде.

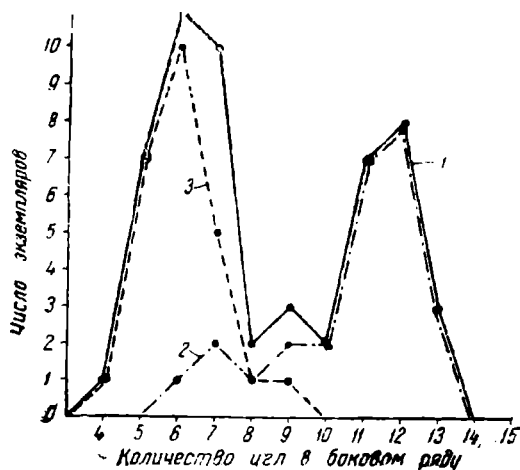


Рис. 1. Кривые изменчивости количества игл в боковом ряду *Antiquatonia besputaensis*.

1 — кривая для всего вида в целом; 2 — кривая для стешевской группы; 3 — кривая для тарусской группы.

хотелось остановиться только на рассмотрении изменчивости некоторых признаков в течение длительного периода существования и эволюции вида в целом. Такими признаками, сильно изменчивыми и в то же время более или менее легко поддающимися измерению и цифровому выражению, являются в нашем случае длина раковины, измеренная по изгибу брюшной створки, количество игл в боковом ряду и число ребер в 10 мм на разном расстоянии от смычного края.

Рассматривая тарусские формы как одну группу, а стешевские как другую, можно заметить, что количество игл в боковом ряду у стешевских форм в среднем больше, чем у тарусских. Построенная для этого признака общая кривая является резко двувершинной (рис. 1, кривая 1). Однако эта двувершинность пропадает, если мы построим для каждой из групп отдельные кривые (рис. 1, кривые 2 и 3).

Общий размер раковины у стешевских форм в среднем несколько крупнее, чем у тарусских (возрастные различия по возможности из подсчета исключались). Кривая, построенная для этого признака, является простой, одновершинной, но отдельные кривые для стешевской и тарусской групп показывают несовпадение их крайних частей (рис. 2).

Как указывалось выше, ширина ребер на раковине резко увеличивается в направлении к лобному краю. Это хорошо видно на серии

кривых, построенных для ребер на расстоянии 5, 10, 20 и 30 мм от носика раковины. Сравнивая кривые стешевской (рис. 3) и тарусской (рис. 4) групп, мы видим, что ребристость на расстоянии 5 мм и 30 мм у обеих групп сходна, тогда как на расстоянии 10 и 20 мм ребристость тарусских форм является в основном более грубой — вершины соответствующих кривых несколько смещены влево по сравнению со стешевскими кривыми. При объединении этих кривых получается отчетливая двугорбинность. Интересно отметить, что все кривые стешевской группы не только для ребристости, но и для количества игл и для размера отличаются от тарусских своей большей сложностью. Большинство из них несет то более, то менее отчетливые признаки многовершинности, подчеркивая большую изменчивость особой стешевской группы форм.

При рассмотрении всех приведенных кривых естественно встает вопрос: связаны ли эти признаки один с другим какой-либо зависимостью, или они отклоняются в ту или иную сторону совершенно самостоятельно? Если связаны, то все или только некоторые, и какие именно? Анализ построенных кривых не дает ясного ответа на поставленные вопросы, так как в виде кривой можно изобразить изменчивость только одного признака или,

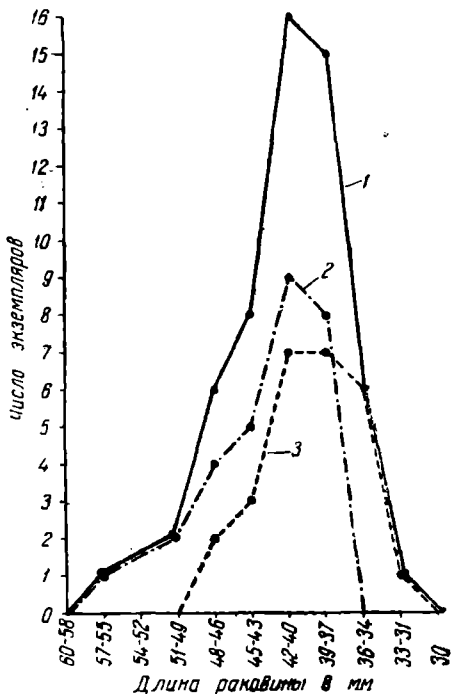


Рис. 2. Кривые изменчивости длины раковины *Antiquatonia besputaensis*, sp. n. Обозначения кривых те же, что и на рис. 1.

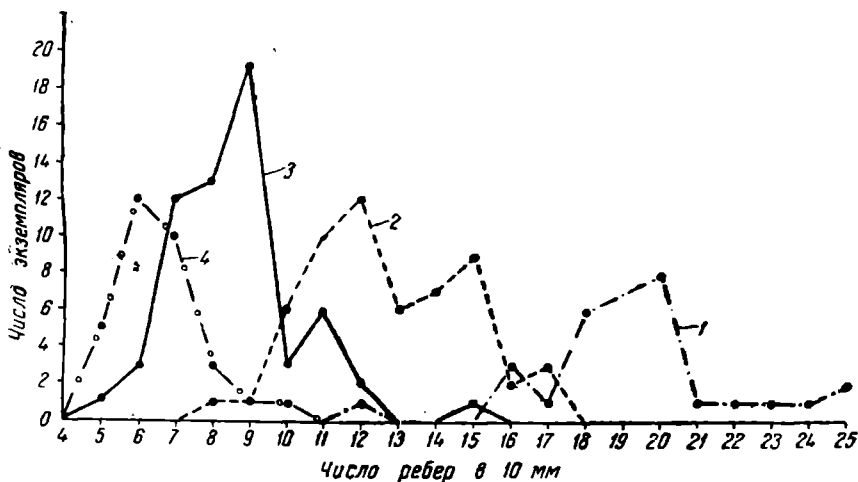


Рис. 3. Кривые изменчивости количества ребер у стешевской группы *Antiquatonia besputaensis*, sp. n. в 10 мм на разном расстоянии от смычного края. 1 — на расстоянии 5 мм; 2 — на расстоянии 10 мм; 3 — на расстоянии 20 мм; 4 — на расстоянии 30 мм.

в крайнем случае, двух, если их можно выразить в процентном отношении друг к другу.

Для того чтобы ответить на эти вопросы, надо дать характеристику и сравнение изменчивости комбинации признаков. Такое сравнение обычно производится на глаз, что при рассмотрении большого ма-

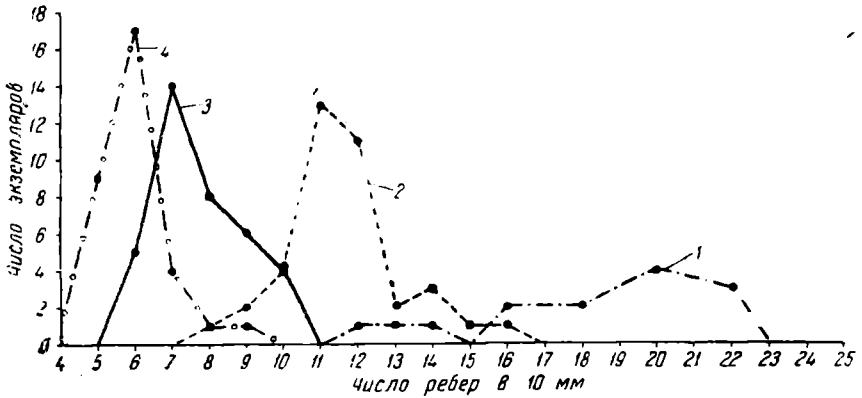


Рис. 4. Кривые изменчивости количества ребер у тарусской группы *Antiquatonia besputaensis*, sp. n. Обозначения кривых те же, что и [на рис. 3.

териала не исключает возможности внесения в него субъективного элемента. А это в свою очередь неизбежно должно вызвать ту или иную ошибку в выводах. Необходимо наши субъективные наблюдения

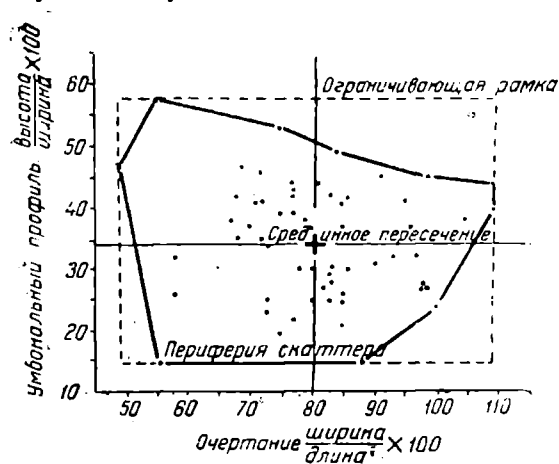


Рис. 5. Скаттер для общей формы раковины со всеми элементами графического построения. (По Swinnerton).

Swinnerton (1940 : LXXXIX). Пользуясь методом построения скаттеров, можно выразить графически два признака в их взаимосвязи, а если взять процентные отношения признаков одного к другому, то и три-четыре признака. Этот метод заключается в следующем (рис. 5).

На оси абсцисс откладывается один признак (или отношение двух признаков), на оси ординат — другой. Для каждого измеренного экземпляра находится в этой системе его место и наносится точка. Крайние точки соединяются прямыми линиями. Получается многоугольник, очер-

подвергнуть контролю путем введения их в какую-то графическую схему. Для этого нужно найти такой способ графического изображения изменчивости признаков, который позволил бы рассматривать их по взаимной связи, а не поодиночке, как это делается при построении обычных кривых. Таким методом графического изображения комбинации признаков является построение «диаграмм рассеяния», или скаттеров. Этот метод впервые был применен к ископаемым Day (1915), а в последнее время несколько видоизменен и упро-

чивающий площадь, занятую неправильно рассеянными точками, который и носит, по Swinnerton, название «скаттер». Ломаную линию, очерчивающую скаттер, Swinnerton называет «периферией скаттера». Крайние выступы многоугольника очерчиваются линиями, параллельными осям координат, так что получается прямоугольник, получивший название «ограничивающей рамки». Наконец скаттер разделяется двумя взаимно перпендикулярными линиями, параллельными осям координат. Одна из них разделяет скаттер на две половины в вертикальном направлении, другая — в горизонтальном. Каждая из них проводится с таким расчетом, чтобы по обе стороны от нее находилось примерно одинаковое количество точек. Место их пересечения получило название «срединного пересечения». Эта точка необязательно должна находиться в центре скаттера — она помещается внутри его в зависимости от расположения точек. Рис. 5, взятый из Swinnerton (1940 : LXXXIX, рис. 3), поясняет сказанное.

Для сравнения популяции имеют значение главным образом расположение и очертания скаттера; менее важны, но также употребляются для сравнения место срединного пересечения и ограничивающая рамка. Поэтому обычно графически изображаются только очертания скаттеров — периферия скаттеров, а в некоторых случаях даже одни только центральные пересечения в виде крестиков, занимающих определенное местоположение по отношению к осям координат. Для примера приведу некоторые скаттеры Swinnerton. На стр. XCV он приводит диаграмму (рис. 6), из которой видно, что молодые формы вида В (тонкая линия скаттера), являющиеся потомком вида А (пунктирная линия скаттера), имеют больше общих признаков со взрослыми стадиями своего предка, чем со взрослыми особями того же вида В (толстая линия скаттера). Таким образом оказалось очень отчетливо выраженным графически явление рекапитуляции, проявляющееся в унаследовании общей формы раковины, т. е. такого комплексного признака, который особенно трудно поддается цифровому выражению и статистической обработке, без разложения его на более элементарные признаки, как длина, ширина, высота и т. д., которые в отдельности не могут характеризовать общую форму раковины. То же самое наглядно видно, если изобразить только центральные пересечения соответствующих скаттеров, как на рис. 7 (Swinnerton, 1940: СII, рис. 9).

Возвращаясь к рассмотрению наших продуктид, попытаемся методом построения скаттеров решить вопрос, в какой взаимозависимости находятся изменения отдельных признаков друг с другом. Из приведенных кривых видно, что в отношении ребристости наиболее характерным и различным для каждой группы форм является количество ребер на пространстве 10 мм на расстоянии 10 мм от конца носика. Поэтому для построения скаттеров были взяты не все измерения ребер, а только указанные. Контрольные скаттеры, построенные с ребрами на других расстояниях от носика, существенных изменений против принятого не дали и потому здесь не приводятся.

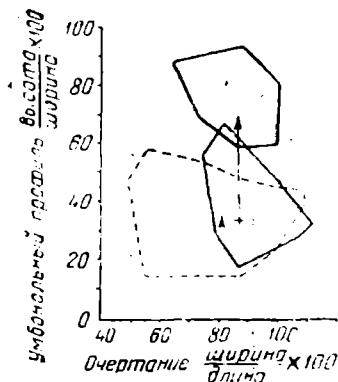


Рис. 6. Периферия скаттеров для общей формы раковины взрослых (жирная линия) и молодых (тонкая линия) особей вида В. Пунктирная линия — скаттер взрослых форм вида А — предка вида В. Срединные пересечения показаны крестом и стрелками. (По Swinnerton).

Были построены скаттеры, характеризующие: 1) ребристость и размер раковины; 2) ребристость и количество игл в боковом ряду; 3) количество игл в боковом ряду и размер раковины.

Первые скаттеры (рис. 8) показали, что обе группы имеют несколько различные размеры раковин — тарусские формы не достигают величины стешевских, а эти последние не бывают такими мелкими, как могут быть тарусские, но на ребристость это не влияет совершенно. Скаттеры этих групп почти совершенно не смещены по горизонтальной оси, на которой указывается количество ребер в 10 мм. Срединные пересечения скаттеров также расположены очень

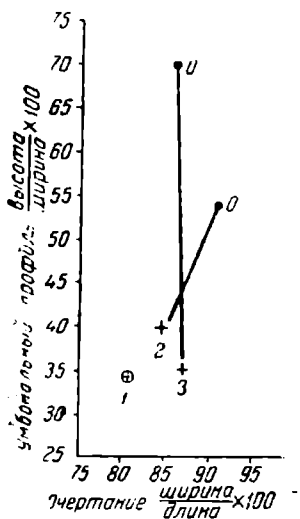


Рис. 7. Срединные пересечения взрослых (O) и молодых (+) форм различных видов одной филогенетической ветви. Нумерация видов в их хронологической последовательности. (По Swinnerton).

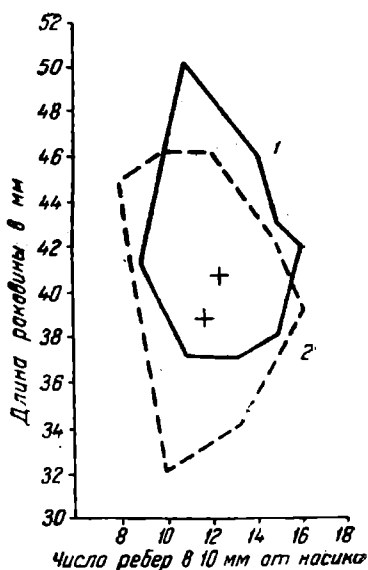


Рис. 8. Скаттеры длины раковины и ребристости *Antiquatonia besputaensis*, sp. n.

Кривая 1 — стешевская группа, кривая 2 — тарусская группа.

близко один от другого. Следовательно, размер раковины никак не влиял на ее ребристость.

Вторые скаттеры (рис. 9), построенные с учетом той же ребристости и числа игл в боковом ряду, показывают резкое смещение стешевского скаттера в сторону большего количества игл в боковом ряду и очень незначительное смещение его же в сторону увеличения числа ребер на расстоянии 10 мм от носика. Соответственно смещенными являются и срединные пересечения. Из этого можно сделать вывод, что особи, входящие в состав стешевской группы форм, обладают значительно большим количеством игл в боковом ряду (как это было уже хорошо видно и по кривым), но этот признак едва ли находится в тесной коррелятивной связи с характером ребристости. Смещение стешевского скаттера в сторону более тонкой ребристости слишком незначительно, чтобы основываться на нем в выводах.

Третья пара скаттеров (рис. 10), построенная на сопоставлении размера раковины и количества игл в боковом ряду, представляет большой интерес.

Здесь мы видим, что скаттер стешевской группы форм переместился значительно не только в сторону увеличения количества игл в боковом ряду, но и в сторону увеличения размера раковины. Оба перемещения являются очень значительными и не вызывают сомнений в том, что здесь нет влияния каких-либо случайных причин. Следовательно, наше графическое построение отражает действительно существующую у рассматриваемой группы закономерность, а именно: увеличение размера раковины коррелятивно связано с увеличением количества игл в боковом ряду. Но наши измерения не показывают, от чего зависит это увеличение числа игл. Совершенно естественно предположить, что если вся раковина становится длиннее, то увеличивается и длина бокового ряда, а следовательно увеличивается и количество слагающих его игл. Иными словами, увеличение количества игл и увеличение длины раковины не являются признаками, изменяющимися коррелятивно в своем эволюционном развитии, а оба они просто связаны с возрастным изменением раковины. Однако уже внимательное рассмотрение очертания

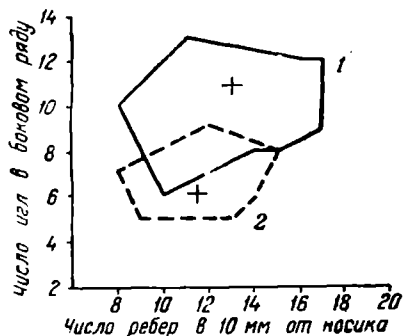


Рис. 9. Скаттеры числа² игл в боковом ряду и ребристости *Antiquatonia besputaensis*, sp. n.

Кривая 1 — стешевская группа; кривая 2 — тарусская группа.

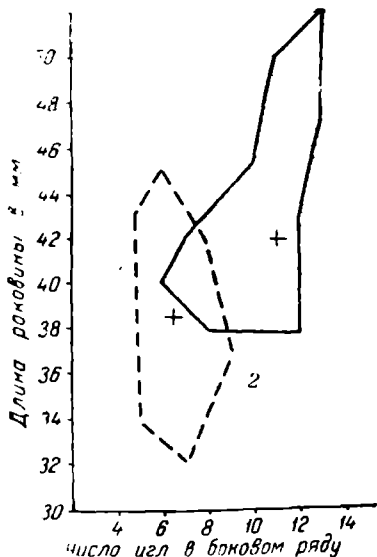


Рис. 10. Скаттеры числа игл в боковом ряду и длины *Antiquatonia besputaensis*, s. n.

Кривая 1 — стешевская группа; кривая 2 — тарусская группа.

скаттеров показывает, что тарусские формы, даже такие же крупные по размеру, как и стешевские, не показывают никаких следов увеличения числа игл. Максимальное число игл среди тарусских форм имеет экземпляр размером в 37 мм, тогда как многочисленные раковины с длиной, превышающей 40 мм, имеют количество игл, приближающееся к среднему и даже ниже среднего. Наряду с этим представители стешевской группы, даже имея размеры, сходные с тарусскими, значительно отклоняются от них по количеству игл. Таким образом можно думать, что прямой зависимости между размером раковины и количеством игл в боковом ряду нет и выявленная связь оказывается более сложной. При рассмотрении самих раковин отчетливо видно, что у стешевских форм иглы расположены в ряду очень тесно, расстояние между ними иногда менее 1 мм, тогда как у тарусских раковин это расстояние может превышать 2 мм. Отсюда совершенно ясно, что количество игл в ряду увеличивается не просто механически с увеличением длины раковины, а оно действительно является признаком, эволюционно изменяющимся в определенном направлении параллельно с прогрессивным увеличением размера раковины.

К сожалению, до сих пор точно не установлено, для чего служили животному его длинные полые иглы. Повидимому, они имели двойную функцию — для поддержания раковины в удобном для животного положении и для усиления связи животного с внешней средой. Совершенно естественно предположить, что при увеличении размера животного более приспособленными оказались формы стешевского типа, несущие большее количество игл в боковом ряду, чем раковины с редкими иглами. Поэтому тарусские формы с малым количеством игл в ряду вытесняются в стешевское время особями более богатыми иглами.

Из приведенного опыта применения метода построения «диаграмм рассеяния» при изучении изменчивости, мне кажется, можно сделать вывод, что подобный анализ помогает выявить некоторые закономерности эволюционного развития тех или иных групп, а в отдельных случаях даже может служить основой для построения филогенетических схем, устанавливая явления рекапитуляции. В то же время этот метод, как и всякий иной графический способ изображения изменчивости, является хорошим контролем и проверкой выводов, полученных путем непосредственного наблюдения варьирующих признаков в их сложной комбинации друг с другом.

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
2 XII 1946

ЛИТЕРАТУРА

- Шмальгаузен И. И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. Изд. АН СССР.
- Day H. 1915. Variation in a Carboniferous Brachiopod, *Reticularia lineata* Mart. Mem. Manch. Lit. Phil. Soc., LIX, 1.
- Swinerton H. H. 1940. The Study of Variation in Fossils. Quart. Journ. Geol. Soc., XCVI, 3.